3ª edición

Biología

Scott Freeman

PEARSON
Addison Wesley

BIOLOGÍA

Tamaño real: 4 cm

EN LA FOTOGRAFÍA:
Un *Octopus* sp. (pequeño), fotografiado en el Midway Atoll National Wildlife Refuge, al Noroeste de las islas Hawai el 29 de marzo de 2003, por David Liittschwager y Susan Middleton, autores de *Archipelago: Portraits of Life in the World's Most Remote Island Sanctuary* (National Geographic Society, 2005).

BIOLOGÍA

TERCERA EDICIÓN

SCOTT FREEMAN

University of Washington

TRADUCCIÓN

Ediciones Gráficas Arial

PEARSON Addison Wesley

San Francisco Boston New York Cape Town Hong Kong London Madrid México City
Montreal Munich París Singapore Sydney Tokyo Toronto

BIOLOGÍA
Tercera edición.
Scott Freeman

PEARSON EDUCACIÓN, S. A., Madrid, 2009
ISBN: 978-84-7829-098-7

Materia: Biología, 573

Formato: 215 × 270 mm. Páginas: 1.390

Authorized translation from the English language edition, entitled BIOLOGICAL SCIENCE, 3rd Edition by SCOTT FREEMAN, published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2008. All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmited in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission from Pearson Education, Inc.

© PEARSON EDUCACIÓN, S. A., 2009.
Ribera del Loira, 28
28042 Madrid (España)
www.pearsoneducacion.com

Todos los derechos reservados. Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual *(arts. 270 y sgts. Código penal)*.

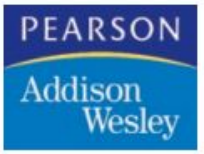
Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos: www.cedro.org),
si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

ISBN: 978-84-7829-098-7
Depósito Legal:

Equipo editorial:
Editor: Miguel Martín-Romo
Técnico editorial: Esther Martín
Equipo de producción:
Director: José Antonio Clares
Técnico:
Diseño de cubierta: Equipo de diseño de Pearson Educación, S. A.
Traducción y composición: Ediciones Gráficas Arial, S.L.
Impreso por:

Nota sobre enlaces a páginas web ajenas: Este libro puede incluir enlaces a sitios web gestionados por terceros y ajenos a PEARSON EDUCACIÓN, S. A. que se incluyen solo con finalidad informativa. PEARSON EDUCACIÓN, S. A. no asume ningún tipo de responsabilidad por los daños y perjuicios derivados del uso de los datos personales que pueda hacer un tercero encargado del mantenimiento de las páginas web ajenas a PEARSON EDUCACIÓN, S. A. y del funcionamiento, accesibilidad o mantenimiento de los sitios web no gestionados por PEARSON EDUCACIÓN, S. A. Las referencias se proporcionan en el estado en que se encuentran en el momento de publicación sin garantías, expresas o implícitas, sobre la información que se proporcione en ellas.

Impreso en España – *Printed in Spain*
Este libro ha sido impreso con tintas y papel ecológicos.



Índice general

1 La Biología y el árbol de la vida **1**

UNIDAD 1 LAS MOLÉCULAS DE LA VIDA 18

2 Agua y carbono: la base química de la vida **18**
3 Estructura y función de las proteínas **43**
4 Los ácidos nucleicos y el mundo del RNA **67**
5 Introducción a los hidratos de carbono **82**
6 Lípidos, membranas y primeras células **95**

UNIDAD 2 ESTRUCTURA Y FUNCIÓN CELULAR 119

7 Interior celular **119**
8 Interacciones entre células **150**
9 Respiración celular y fermentación **170**
10 Fotosíntesis **198**
11 El ciclo celular **222**

UNIDAD 3 ESTRUCTURA Y EXPRESIÓN GÉNICA 243

12 Meiosis **243**
13 Mendel y los genes **265**
14 DNA y genes: síntesis y reparación **295**
15 Funcionamiento de los genes **316**
16 Transcripción y traducción **329**
17 Control de la expresión génica en bacterias **352**
18 Control de la expresión génica en eucariotas **370**
19 Análisis e ingeniería genética **389**
20 Genómica **415**

UNIDAD 4 BIOLOGÍA DEL DESARROLLO 434

21 Principios del desarrollo **434**
22 Introducción al desarrollo animal **451**
23 Introducción al desarrollo de las plantas **467**

UNIDAD 5 PROCESOS Y MODELOS EVOLUTIVOS 481

24 Evolución por selección natural **481**
25 Procesos evolutivos **503**
26 Especiación **526**
27 La filogénesis y la historia de la vida **543**

UNIDAD 6 LA DIVERSIFICACIÓN DE LA VIDA 566

28 Bacterias y arqueas **566**
29 Protistas **593**
30 Plantas verdes **626**
31 Hongos **664**
32 Introducción a los animales **688**
33 Animales protóstomos **712**
34 Animales deuteróstomos **737**
35 Virus **769**

UNIDAD 7 FUNCIONAMIENTO DE LAS PLANTAS 791

36 Forma y función de las plantas **791**
37 Transporte de agua y azúcar en las plantas **813**
38 Nutrición de las plantas **837**
39 Sistemas sensitivos, señales y respuestas de las plantas **857**
40 Reproducción de las plantas **892**

UNIDAD 8 FUNCIONAMIENTO DE LOS ANIMALES 913

41 Forma y función de los animales **913**
42 Equilibrio hídrico y electrolítico en los animales **934**
43 Nutrición animal **957**
44 Intercambio gaseoso y circulación **978**
45 Señales eléctricas de los animales **1006**
46 Sistemas sensitivos y movimiento de los animales **1030**
47 Señales químicas en los animales **1054**
48 Reproducción animal **1079**
49 El sistema inmunitario de los animales **1104**

UNIDAD 9 ECOLOGÍA 1125

50 Introducción a la Ecología **1125**
51 Comportamiento **1149**
52 Ecología de poblaciones **1173**
53 Ecología de comunidades **1196**
54 Ecosistemas **1222**
55 Biodiversidad y biología de la conservación **1244**

El autor

Scott Freeman obtuvo el título de doctor en Zoología en la Universidad de Washington, y logró después una beca postdoctoral Alfred P. Sloan en evolución molecular en la Universidad de Princeton. Actualmente investiga los conocimientos de la enseñanza y el aprendizaje, en concreto, (1) cómo el aprendizaje activo y las técnicas de enseñanza de los compañeros aumentan el aprendizaje del alumno y mejoran su rendimiento en la introducción a la Biología, y (2) cómo varían las preguntas de exámenes entre los cursos de introducción a la Biología, los exámenes estandarizados de admisión de postgrado y los cursos docentes profesionales. También ha realizado investigaciones en Biología evolutiva, desde el parasitismo en nido hasta la sistemática molecular de la familia de los mirlos. Scott imparte clases de introducción a la Biología en la Universidad de Washington y es el coautor, junto con Jon Herron, del reconocido texto de pregrado *Evolutionary Analysis*.

ASESORES DE UNIDADES

Un grupo de elite de once expertos en contenidos y excelentes profesores trabajó con Scott y Kim en todos los aspectos de la tercera edición. Estos asesores han sido muy valiosos, porque leyeron e interpretaron revisiones, recomendaron la lectura de nuevos artículos sobresalientes, respondieron a las preguntas y aconsejaron sobre muchos temas concretos. La calidad y precisión de este libro son un tributo a su esfuerzo y sabiduría.

Ross Feldberg, *Tufts University* (Unidad 1)

David Wilson, *Parkland College* (Unidad 1)

Paula Lemons, *Duke University* (Unidad 2)

Greg Podgorski, *Utah State University* (Unidades 3 y 4)

George Gilchrist, *College of William and Mary* (Unidad 5)

Brianna Timmerman, *University of South Carolina* (Unidad 6)

Marc Perkins, *Orange Coast College* (Unidad 6)

Michael Black, *California Polytechnic State University* (Unidades 6 y 8)

Diane Marshall, *University of New Mexico* (Unidad 7)

James M. Ryan, *Hobart and William Smith Colleges* (Unidad 8)

Alan Molumby, *University of Illinois, Chicago* (Unidad 9)

ILUSTRADORA

Kim Quillin reúne el conocimiento de la Biología y el diseño de la información para crear representaciones visuales didácticas y científicamente precisas de los principios de la Biología. Se licenció en Biología en *Oberlin College* y se realizó el doctorado en Biología integradora (como becaria licenciada de la *National Science Foundation*) en la Universidad de California, Berkeley. Ha enseñado Biología a los alumnos de ambos centros. Tanto los estudiantes como los docentes han alabado los programas de ilustración de Kim para este texto, así como para *Biology: A Guide to the Natural World*, de David Krogh, y *Biology: Science for Life*, de Colleen Belk y Virginia Borden, porque consigue aplicar los principios básicos del diseño de la información para transmitir complejas ideas biológicas de un modo visualmente atractivo.

Prefacio a los docentes

ESTUDIANTES, también hay un prefacio para vosotros en las páginas anteriores al Capítulo 1. Se llama «Uso de este libro como una herramienta de aprendizaje». Por favor, leedlo, os puede ayudar a organizaros y aprobar este curso. ***Scott Freeman***

Este libro es para aquellos docentes que quieran ayudar a sus alumnos a aprender a pensar como un biólogo. El conocimiento de los contenidos, la capacidad para resolver problemas, y el pensamiento analítico que esto supone puede ayudar a los alumnos a ser mejores personas, además de prepararlos para alcanzar el éxito en medicina clínica, investigación científica, medio ambiente, derecho, enseñanza, periodismo y otras carreras.

Un curso cuyo objetivo es pensar y aprender, en vez de simplemente memorizar, es importante porque los estudiantes de Biología de hoy serán los que resuelvan los problemas mañana. Este es el siglo de la Biología, no solo por el increíble ritmo de la investigación, sino también porque muchos de los retos más importantes de hoy en día, como la escasez de recursos, la sobrepoblación, la extinción de especies, la resistencia a fármacos, y el calentamiento global, tienen una naturaleza biológica. El mundo necesita a nuestros alumnos.

Un texto pensado para los alumnos

La primera edición de *Biología* se esforzaba en proporcionar una nueva estrategia para la enseñanza de la Biología, en la que primaba el pensamiento analítico de alto nivel sobre el conocimiento enciclopédico de la Biología. La segunda edición se mantuvo fiel a esta estrategia, pero añadió temas y cambios que hicieron que a los profesores les resultara más sencillo usar el libro. La tercera edición también ha pasado por varias revisiones de expertos y asesores. Con las recomendaciones de cientos de profesores de todo el mundo, hice miles de cambios para que el libro fuera aún más preciso, actualizado y fácil de usar. Pero básicamente, esta edición es totalmente para los estudiantes. Durante los tres últimos años, el equipo del libro y yo hemos usado los conocimientos derivados de la investigación sobre aprendizaje en los estudiantes, así como las aportaciones directas de los alumnos, para crear una mejor herramienta de aprendizaje.

Me sumergí en la bibliografía del aprendizaje en los alumnos, y los miembros del equipo del libro y yo dirigimos dos docenas de grupos centrales con más de 130 estudiantes. Hicimos las mismas preguntas a los estudiantes, una y otra vez: ¿qué cuestiones son las más difíciles en este capítulo? ¿Qué te ha ayudado a «pillarlo»? ¿Qué te echaba para atrás? ¿Cómo puede enseñar mejor esta figura, o tabla, o pasaje del texto? Nuestro objetivo era crear un texto innovador, atractivo, lleno de la curiosidad que conduce a investigar, y basado en los datos científicos de cómo aprenden los alumnos.

Nuestras lecturas e investigaciones identificaron bastante rápido dos problemas fundamentales:

1. *A los alumnos principiantes les cuesta captar la información importante.* Este es uno de los hallazgos más llamativos de la investigación sobre cómo aprenden las personas. También es algo que oímos continuamente como docentes. «¿Tenemos que sabernos X?». «¿Entra Y en el examen?» También lo vemos cuando los alumnos vienen al despacho y abren el libro: han subrayado todo. Los estudiantes necesitan ayuda para saber qué material es realmente importante y cuál ofrece detalles adicionales. Esto es crucial para su éxito, porque, si estamos haciendo bien nuestro trabajo, vamos a comprobar si saben lo importante, no los detalles que olvidarán cinco minutos después del examen.
2. *Los alumnos principiantes no saben autoevaluarse.* ¿Cuántas veces te han dicho los alumnos «entendí los conceptos *muy bien*, pero el examen me salió fatal»? Los estudiantes novatos luchan por comprender cuando no entienden algo. Se sientan en clase o leen el texto y se dicen, «sí, lo entiendo, lo entiendo», pero después fracasan en el examen. Los expertos son mucho más escépticos: se fuerzan a *usar* la información y las ideas antes de estar seguros de que entienden algo.

Básicamente, nuestra tarea es sencilla: necesitamos ayudar a nuestros estudiantes a convertirse en mejores estudiantes. Los textos deberían ayudar a los alumnos a adquirir las habilidades que necesitan para dar el paso de principiante a experto.

Apoyo a los principiantes

El hilo dorado: «aprende»

Nuestra respuesta al problema de «no sé distinguir los puntos principales» es un conjunto de herramientas, destacadas en dorado por todo el texto.

- **Conceptos clave:** listados al principio de cada capítulo. Cuando se presenta material relacionado con esos conceptos clave en el capítulo, se marca con un punto dorado.
- **Repaso del capítulo:** repasa todos los conceptos clave. Así, las ideas importantes de cada capítulo se esbozan al inicio, se desarrollan en detalle y por último se resumen.
- **Cuadros de «Comprueba si lo has entendido»:** aparecen al final de las secciones clave de cada capítulo. Cada cuadro resume brevemente uno o dos puntos fundamentales, las ideas clave que los estudiantes deberían dominar antes de proseguir.

- **Pasajes resaltados:** ayudan a los alumnos a centrarse en informaciones especialmente importantes a lo largo del texto.
- **Tablas resumen:** reúnen información en un formato compacto, fácil de repasar.

En efecto, el hilo dorado ofrece a los estudiantes directrices expertas para seleccionar y centrarse en los puntos importantes y unificadores de una disciplina plagada de información. Además, y con el mismo espíritu:

- **«Manos señalizadoras»:** en las ilustraciones, funcionan como la mano del profesor en la pizarra, dirigiendo la atención de los alumnos a los puntos principales de una figura.

El hilo azul: «practica»

Nuestra respuesta al problema de la autoevaluación es un conjunto de preguntas y ejercicios, destacados en azul por todo el texto.

- **«Deberías ser capaz de...» en el texto:** ejercicios sobre cuestiones que profesores y alumnos han identificado como los conceptos más difíciles de cada capítulo.
- **Preguntas y ejercicios en las figuras:** animan a los estudiantes a analizar críticamente la información de figuras y tablas, no solo a aprenderla.
- **Resúmenes de los capítulos:** incluyen problemas y ejercicios de «Deberías ser capaz de...» relacionados con todos los conceptos clave enumerados en el hilo dorado de «aprende».
- **Preguntas al final del capítulo:** están organizadas de acuerdo con la taxonomía del aprendizaje de Bloom, de modo que los estudiantes pueden comprobar lo que saben en los niveles de conocimiento, comprensión y aplicación.

La idea fundamental es que, si los estudiantes realmente comprenden una información o un concepto, deberían ser capaces de aplicarlo y utilizarlo.

Apoyo al aprendizaje visual

Kim Quillin, la ilustradora de este libro, es un talento entre un billón. Reúne una fantástica formación en Biología (doctorada en la Universidad de California, Berkeley), conocimiento de la investigación de Edward Tufte sobre la arquitectura de la información, un impresionante talento artístico y la sensibilidad de una profesora hacia los alumnos.

Los objetivos de Kim en la primera edición fueron construir una narrativa visual que resultara (1) una extensión directa de la narrativa del texto, y (2) que prestara especial atención a los últimos avances en diseño de la información. Por ejemplo, las figuras que ilustran procesos escalonados en Biología se presentaron en un formato estandarizado, intuitivo y lineal, para ahorrar a los estudiantes los «badenes anti-velocidad» de las composiciones enrevesadas. En todas las figuras, los dibujos, colores y rótulos se colocaron con una precisión quirúrgica para lograr la máxima claridad posible y presentar una clara jerarquía de la información. Y para ayudar a transmitir una voz narrativa a las figuras, Kim integró la «mano señalizadora», inspirada por M.A.R. Koehl, miembro de la *National Academy of Sciences,* como una forma sencilla y amable de destacar información importante o complicada como tendencias de los datos en gráficos, o las implicaciones de los árboles filogenéticos.

La segunda edición permaneció fiel a la filosofía artística original, añadiendo detalles pedidos por los profesores, formalizando los experimentos en cuadros que hacían que el proceso experimental fuera consistente y explícito, y aumentando la viveza y el colorido de los dibujos. Las mejoras en la tercera edición se han centrado en actualizar el contenido de muchas figuras y en refinar la claridad, el impacto y la sencillez para los alumnos.

Apoyo al desarrollo de habilidades

Cuando los profesores escriben los objetivos docentes en los cursos de introducción a la Biología, prestan mucha atención al desarrollo de habilidades, además del énfasis tradicional en el dominio de contenidos y conceptos y el objetivo, más nuevo, de lograr un pensamiento analítico de alto nivel.

Para ayudar al desarrollo de habilidades en la introducción a la Biología, he añadido un grupo de nueve apéndices, llamado BioHabilidades, al final del libro, antes del glosario. Las BioHabilidades están pensadas para proporcionar formación sobre habilidades y técnicas usadas en Biología. Además, algunas de las BioHabilidades deberían ayudar a apuntalar la preparación de los alumnos en matemáticas y química. Se citan en los puntos relevantes del texto. Es importante recomendarlas a los estudiantes que tengan problemas con habilidades concretas.

1. Interpretar gráficos
2. Interpretar árboles filogenéticos
3. Uso de pruebas estadísticas e interpretación de las barras de error estándar
4. Interpretar estructuras químicas
5. Uso de logaritmos
6. Realización de mapas conceptuales
7. Electroforesis para separar moléculas
8. Observar estructuras y procesos microscópicos
9. Combinación de probabilidades

Al servicio de la comunidad de profesores

Nada me emociona más que ver a un profesor entregado trabajando con alumnos motivados. Enseñar y aprender son la esencia de la humanidad, de lo que somos.

Escribo este libro porque es mi manera de contribuir a ese trabajo. Como autor de libros de texto, mi mayor recompensa surge de la interacción con docentes y alumnos motivados de todo el mundo: mediante correos electrónicos, llamadas de teléfono, grupos, revisiones, seminarios y talleres de enseñanza.

Los cursos de introducción a la Biología están sufriendo un cambio lento y estable, pero importante: de un ejercicio basado en la memorización, mayormente pasivo, a un intercambio dinámico y activo que destaca el pensamiento analítico de primer nivel. Este cambio es bueno. Los docentes se sienten estimulados y disfrutan más. Se enfrentan a los problemas de la enseñanza con un marco conceptual de comprobación de hipótesis, recogiendo datos y cambiando el diseño de los cursos basándose en la evidencia científica. Los estudiantes rinden más y deberían estar mejor preparados para los programas de grado, módulos profesionales y las carreras relacionadas con la Biología. Mi esperanza es que este libro pueda contribuir a ese cambio.

Gracias por tener en cuenta este texto, por tu amor a la Biología, y por tu trabajo por el bien de tus alumnos. Lo que tú haces *sí es importante.*

Scott Freeman
Universidad de Washington

Este libro está dedicado a la mejor profesión del mundo: la enseñanza. Los profesores son como el legendario Johnny Appleseed, plantan semillas, pero casi nunca consiguen ver los árboles ni los frutos. Esta edición se refleja especialmente en cuatro profesores que me impactaron de un modo excepcional: Vern Bailey, Owen Jenkins, Sievert Rohwer y Barbara Wakimoto. Gracias.

Índice de contenidos

1 La Biología y el árbol de la vida 1

1.1 **La teoría celular 2**
¿Están compuestos por células *todos* los organismos? **2**
¿De dónde vienen las células? **2**

1.2 **La teoría de la evolución por la selección natural 4**
¿Qué es la evolución? **4**
¿Qué es la selección natural? **4**

1.3 **El árbol de la vida 6**
Taxonomía lineana **7**
Uso de moléculas para conocer el árbol de la vida **8**
CUADRO 1.1 **Nombres y términos científicos 8**

1.4 **Práctica de la Biología 11**
¿Por qué las jirafas tienen el cuello largo? Introducción a la comprobación de las hipótesis **11**
¿Por qué pican los pimientos chiles? Introducción al diseño experimental **12**
REPASO DEL CAPÍTULO **15**

UNIDAD 1 LAS MOLÉCULAS DE LA VIDA 18

2 Agua y carbono: la base química de la vida 18

2.1 **Los ladrillos de la evolución química 19**
¿Qué átomos están en los organismos? **19**
¿Cómo mantienen unidas a las moléculas los enlaces covalentes? **20**
¿Cómo se mantienen unidos los compuestos iónicos mediante enlaces iónicos? **21**
Algunas moléculas sencillas formadas con H, C, N y O **23**

2.2 **Los océanos primitivos y las propiedades del agua 25**
¿Por qué es el agua un solvente tan eficaz? **25**
¿Cómo se correlaciona la estructura del agua con sus propiedades? **26**
Reacciones ácido-base y pH **29**
CUADRO 2.1 **¿Qué es un tampón? 30**

2.3 **Reacciones químicas, evolución química y energía química 31**
¿Cómo se producen las reacciones químicas? **31**
¿Qué es la energía? **32**
Evolución química: un sistema modelo **32**
¿Cómo cambió la energía química durante la evolución química? **36**

2.4 **La importancia del carbono 38**
Enlaces entre átomos de carbono **38**
Grupos funcionales **38**
REPASO DEL CAPÍTULO **41**

3 Estructura y función de las proteínas 43

3.1 **¿Qué hacen las proteínas? 44**

3.2 **Experimentos sobre el principio del origen de la vida 45**

3.3 **Aminoácidos y polimerización 46**
Estructura de los aminoácidos **46**
¿Cómo se unen los aminoácidos para formar las proteínas? **48**

3.4 **¿Cómo son las proteínas? 52**
Estructura primaria **52**
Estructura secundaria **53**
Estructura terciaria **54**
Estructura cuaternaria **56**
Los pliegues y su función **56**
CUADRO 3.1 **Priones 58**

3.5 **Enzimas. Introducción a la catálisis 58**
¿Cómo funcionan las enzimas? **60**
¿Fue una proteína el primer ente vivo? **64**
REPASO DEL CAPÍTULO **65**

4 Los ácidos nucleicos y el mundo del RNA 67

4.1 **¿Qué es un ácido nucleico? 68**
¿Podría la evolución química conducir a la producción de nucleótidos? **69**
¿Cómo se polimerizan los nucleótidos para formar ácidos nucleicos? **69**

4.2 **Estructura y función del DNA 71**
¿Cómo es la estructura secundaria del DNA? **71**
El DNA es una molécula que contiene información **73**
¿Es el DNA una molécula catalítica? **74**
CUADRO 4.1 **El lado humano de la investigación 75**

4.3 **Estructura y función del RNA 76**
El RNA como molécula contenedora de información **77**
¿Es el RNA una molécula catalítica? **77**

4.4 **La primera forma de vida** 77
REPASO DEL CAPÍTULO 79

5 **Introducción a los hidratos de carbono** 82
5.1 **Los azúcares como monómeros** 83
5.2 **Estructura de los polisacáridos** 84
Almidón: un polisacárido de depósito en las plantas 85
Glucógeno: un polisacárido de depósito muy ramificado en los animales 86
Celulosa: un polisacárido estructural de las plantas 86
Quitina: un polisacárido estructural de los hongos y los animales 86
Peptidoglucano: un polisacárido estructural de las bacterias 86
Los polisacáridos y la evolución química 86
CUADRO 5.1 **Intolerancia a la lactosa y galactosemia** 88
CUADRO 5.2 **¿Cómo matan a las bacterias la penicilina y la cefalosporina?** 88
5.3 **¿Qué hacen los hidratos de carbono?** 89
Los hidratos de carbono como moléculas estructurales 89
El papel de los hidratos de carbono en la identidad celular 90
El papel de los hidratos de carbono en el depósito de energía 91
REPASO DEL CAPÍTULO 93

6 **Lípidos, membranas y primeras células** 95
6.1 **Lípidos** 96
¿Qué es un lípido? 96
Descripción de tres tipos de lípidos presentes en las células 97
Estructura de los lípidos de membrana 99
6.2 **Bicapas de fosfolípidos** 99
Membranas artificiales como un sistema experimental 100
Permeabilidad selectiva de las bicapas lipídicas 101
¿Afecta el tipo de lípido de una membrana a su permeabilidad? 102
¿Por qué afecta la temperatura a la fluidez y la permeabilidad de las membranas? 104
6.3 **Por qué atraviesan las moléculas las bicapas lipídicas: difusión y ósmosis** 105
6.4 **Proteínas de la membrana** 107
Sistemas para el estudio de las proteínas de membrana 109
¿Cómo afectan las proteínas de la membrana a los iones y las moléculas? 110
REPASO DEL CAPÍTULO 117

UNIDAD 2 INTERIOR CELULAR 119

7 **Interior celular** 119
7.1 **¿Qué hay dentro de una célula?** 120
Células procariotas 120
Células eucariotas 122
¿Cómo se correlacionan estructura y función? 130
La célula dinámica 131
CUADRO 7.1 **¿Cómo funciona una centrifugadora?** 133
7.2 **La membrana nuclear: transporte dentro y fuera del núcleo** 134
¿Cómo se importan moléculas al núcleo? 135
7.3 **El sistema de endomembranas: producción y transporte de proteínas** 136
Entrada al sistema de endomembranas: hipótesis de la señal 138
Del ER al Golgi 139
¿Qué sucede dentro del aparato de Golgi? 140
¿Cómo se transportan los productos desde el Golgi? 140
7.4 **El citoesqueleto dinámico** 141
Filamentos de actina 141
Filamentos intermedios 143
Microtúbulos 144
Cilios y flagelos: movimiento de toda la célula 146
REPASO DEL CAPÍTULO 148

8 **Interacciones entre células** 150
8.1 **La superficie celular** 151
Estructura y función de una capa extracelular 151
La pared celular de las plantas 152
La matriz extracelular en los animales 153
8.2 **¿Cómo se conectan y comunican las células adyacentes?** 154
Uniones intercelulares 155
CUADRO 8.1 **¿Qué sucede cuando la matriz extracelular es defectuosa?** 156
Orificios intercelulares 161
8.3 **¿Cómo se comunican las células lejanas?** 161
Las hormonas son mensajeros de largo recorrido 162
Recepción de la señal 162
Procesamiento de la señal 163
Respuesta a la señal 167
Desactivación de la señal 167
REPASO DEL CAPÍTULO 168

9 **Respiración celular y fermentación** 170
9.1 **Naturaleza de la energía química y reacciones redox** 171
¿Cómo impulsa el ATP las reacciones endergónicas? 172
¿Qué es una reacción redox? 173
9.2 **Revisión de la respiración celular** 175
Procesamiento de la glucosa: glucólisis 176
Procesamiento del piruvato 176
Ciclo de Krebs 176
Transporte de electrones 176
Métodos de producción del ATP 178
9.3 **Glucólisis** 180
Análisis detallado de las reacciones glucolíticas 180
¿Cómo se regula la glucólisis? 181
9.4 **Procesamiento del piruvato** 182
9.5 **El ciclo de Krebs** 183
¿Cómo se regula el ciclo de Krebs? 185
¿Qué sucede con el NADH y el $FADH_2$? 186

9.6 **Transporte de electrones y quimiósmosis 187**
Componentes de la cadena de transporte de electrones **187**
Hipótesis quimiosmótica **188**
¿Cómo se organiza la cadena de transporte de electrones? **189**
El descubrimiento de la ATP sintasa **190**
Fosforilación oxidativa **191**
9.7 **Fermentación 192**
9.8 **¿Cómo interacciona la respiración celular con otras vías metabólicas? 194**
Procesamiento de proteínas y grasas como combustible **194**
Las vías anabólicas sintetizan moléculas cruciales 195
REPASO DEL CAPÍTULO **196**

10 Fotosíntesis 198
10.1 **Resumen de la fotosíntesis 199**
Fotosíntesis: dos grupos de reacciones conectados **199**
Estructura del cloroplasto **200**
CUADRO 10.1. **Tipos de plastidios 201**
10.2 **¿Cómo captura la clorofila la energía lumínica? 201**
Los pigmentos fotosintéticos absorben la luz **202**
CUADRO 10.2. **¿Cómo miden los investigadores el espectro de absorción? 204**
Cuando se absorbe la luz, los electrones pasan a estar «excitados» **205**
10.3 **El descubrimiento de los fotosistemas I y II 207**
¿Cómo funciona el fotosistema II? **208**
¿Cómo funciona el fotosistema I? **210**
El esquema Z: los fotosistemas I y II trabajan juntos **211**
10.4 **¿Cómo se reduce el dióxido de carbono para producir glucosa? 213**
Ciclo de Calvin **213**
El descubrimiento del rubisco **215**
¿Cómo se transporta el dióxido de carbono al rubisco? **215**
¿Qué sucede con el azúcar producido por la fotosíntesis? **218**
REPASO DEL CAPÍTULO **219**

11 El ciclo celular 222
11.1 **Mitosis y ciclo celular 223**
Fase M e interfase **224**
El descubrimiento del ciclo celular **225**
El descubrimiento de las fases gap **225**
CUADRO 11.1 **Métodos de cultivo celular 225**
11.2 **¿Cómo tiene lugar la mitosis? 227**
Sucesos en la mitosis **227**
Citocinesis **229**
CUADRO 11.2 **¿Cómo se dividen las bacterias? 230**
¿Cómo se mueven los cromosomas durante la mitosis? **232**
11.3 **Control del ciclo celular 233**
El descubrimiento de las moléculas reguladoras del ciclo celular **233**
Puntos de control del ciclo celular **236**
11.4 **Cáncer: división celular fuera de control 237**
Propiedades de las células cancerígenas **238**
El cáncer requiere la pérdida de control del ciclo celular **238**
REPASO DEL CAPÍTULO **240**

UNIDAD 3 ESTRUCTURA Y EXPRESIÓN CELULAR 243

12 Meiosis 243
12.1 **¿Cómo ocurre la meiosis? 244**
Una visión general de la meiosis **245**
Las fases de la meiosis I **249**
Las fases de la meiosis II **250**
Un acercamiento a los hechos clave en la profase de la meiosis I **250**
CUADRO 12.1. **Técnicas de cariotipado 252**
12.2 **Las consecuencias de la meiosis 254**
Cromosomas y herencia **254**
¿Cómo produce variación genética la separación y la distribución de los cromosomas homólogos? **255**
El rol del sobrecruzamiento **255**
CUADRO 12.2. **¿Cómo ocurre la recombinación en bacterias? 256**
¿Cómo afecta la fecundación a la variación genética? **257**
12.3 **¿Por qué existe la meiosis? ¿Por qué el sexo? 258**
La paradoja del sexo **258**
La hipótesis de la selección purificadora **259**
La hipótesis del cambio ambiental **259**
12.4 **Errores en la meiosis 260**
¿Cómo ocurren los errores? **261**
¿Por qué ocurren errores? **262**
REPASO DEL CAPÍTULO **263**

13 Mendel y los genes 265
13.1 **Experimentos de Mendel con un rasgo único 266**
¿Qué preguntas intentaba responder Mendel? **266**
Los guisantes son el primer organismo modelo de la Genética **266**
Herencia de un rasgo único **268**
Naturaleza y comportamiento de los determinantes hereditarios **269**
Comprobación del modelo **271**
13.2 **Experimentos de Mendel con dos rasgos 272**
Un cruzamiento de prueba para confirmar las predicciones **272**
13.3 **Teoría cromosómica de la herencia 274**
13.4 **Comprobación y extensión de la teoría cromosómica 276**
Descubrimiento de los cromosomas sexuales **276**
Herencia ligada a X y la teoría cromosómica **277**
¿Qué sucede cuando los genes están en el mismo cromosoma? **278**
13.5 **Extensión de las leyes de Mendel 281**
Alelos múltiples y rasgos polimorfos **282**
Dominancia incompleta y codominancia **282**
Pleiotropía **283**

Los genes están influenciados por el ambiente físico y el ambiente genético 283
Rasgos cuantitativos 284

13.6 **Las leyes de Mendel en las personas 286**
Los alelos, ¿son dominantes o recesivos? 287
El rasgo, ¿es autosómico o ligado al sexo? 288
REPASO DEL CAPÍTULO 289

14 DNA y genes: síntesis y reparación 295

14.1 **El DNA como material hereditario 296**
¿Es el DNA el material genético? 297

14.2 **Comprobación de las primeras hipótesis acerca de la síntesis del DNA 299**
El experimento de Meselson-Stahl 300

14.3 **Modelo integral de la síntesis del DNA 303**
¿Cómo empieza la replicación? 303
¿Cómo se abre y se estabiliza la hélice? 304
¿Cómo se sintetiza la hebra conductora? 304
¿Cómo se sintetiza la hebra retrasada? 305

14.4 **Replicación de los extremos de los cromosomas lineales 308**

14.5 **Reparación de errores y daños 310**
¿Cómo corrige pruebas la DNA polimerasa? 310
Reparación de la escisión de nucleótidos 311
Xeroderma pigmentosum: estudio de un caso 312
REPASO DEL CAPÍTULO 313

15 Funcionamiento de los genes 316

15.1 **¿Qué hacen los genes? 317**

15.2 **El dogma central de la Biología molecular 319**
El RNA como intermediario entre genes y proteínas 319
El dogma central 320

15.3 **El código genético 322**
¿Cuántas letras tiene una palabra del código genético? 322
¿Cómo descifraron el código los investigadores? 324
CUADRO 15.1. **Evolución del código genético 326**
REPASO DEL CAPÍTULO 326

16 Transcripción y traducción 329

16.1 **Transcripción en bacterias 330**
Estructura y función de la RNA polimerasa 331
Iniciación: ¿cómo comienza la transcripción? 331
Elongación y terminación 332

16.2 **Transcripción y procesamiento del RNA en los eucariotas 333**
CUADRO 16.1. **Toxinas y transcripción 334**
El asombroso descubrimiento de los genes eucariotas en piezas 335
Exones, intrones, y corte y empalme del RNA 335
Añadir caperuzas y colas a los transcritos 336

16.3 **Introducción a la traducción 337**
Los ribosomas son el lugar de síntesis de proteínas 337
¿Cómo especifica un triplete del mRNA un aminoácido? 339

16.4 **El papel del RNA transferente 339**
¿Cómo son los tRNA? 340
¿Cuántos tRNA existen? 341

16.5 **Ribosomas y mecanismos de traducción 342**
Iniciación 343
Elongación 344
Terminación 345

16.6 **¿Cuál es la base molecular de la mutación? 347**
Mutación puntual 347
Mutaciones a nivel cromosómico 349
REPASO DEL CAPÍTULO 350

17 Control de la expresión génica en bacterias 352

17.1 **La regulación génica y el flujo de información 353**
Mecanismos de regulación: descripción 353
El metabolismo de la lactosa: un sistema modelo 354

17.2 **Identificación de los genes implicados en el metabolismo de la lactosa 355**
¿Cómo se encontraron los genes? 355
Diferentes clases de mutaciones en el metabolismo de la lactosa 356
Varios genes están implicados en el metabolismo de la lactosa 357

17.3 **Mecanismos del control negativo: descubrimiento del represor 358**
El operón lac 358
¿Por qué ha sido tan importante el modelo del operón *lac*? 360
Un nuevo giro en el control negativo: comparación entre los operones *trp* y *lac* 360
CUADRO 17.1. **La huella del DNA 361**

17.4 **Mecanismos de control positivo: la represión catabólica 362**
¿Cómo influye la glucosa en la formación del complejo CAP-cAMP? 362

17.5 **El operador y el represor: una introducción a la unión de proteínas al DNA 365**
¿Cómo se encontró al operador? 365
¿Cómo se une el represor al operador? 366
¿Qué será lo siguiente? 367
REPASO DEL CAPÍTULO 367

18 Control de la expresión génica en eucariotas 370

18.1 **Mecanismos de regulación génica: repaso general 371**

18.2 **DNA eucariota y regulación de la expresión génica 372**
¿Cómo se estructura la cromatina? 372
Pruebas de que la estructura de la cromatina está alterada en los genes activos 373
¿Cómo se altera la cromatina? 373
Las modificaciones de la cromatina pueden heredarse 374

18.3 **Secuencias reguladoras y proteínas reguladoras 374**
Algunas secuencias reguladoras están cerca del promotor 375

Algunas secuencias reguladoras están lejos del promotor 375
¿Qué papel desempeñan las proteínas reguladoras? 377
18.4 **Iniciación de la transcripción 379**
18.5 **Control postranscripcional 380**
Ayuste alternativo de los mRNA 381
Estabilidad del mRNA y la interferencia de RNA 381
¿Cómo se controla la traducción? 382
Control postraducción 383
Una retrospectiva de 50 años: ¿en qué se parecen la expresión génica de bacterias y la de eucariotas? 383
18.6 **Relación entre el cáncer y los defectos de la regulación génica 384**
REPASO DEL CAPÍTULO 386

19 Análisis e ingeniería genética 389
19.1 **Uso de las técnicas del DNA recombinante para producir proteínas: el intento de curar el enanismo hipofisario 390**
¿Por qué fracasaron los primeros intentos de tratar la enfermedad? 390
Tecnología del DNA recombinante para producir una hormona del crecimiento segura 391
Consideraciones éticas acerca de la hormona del crecimiento recombinante 395
19.2 **Otra estrategia para la clonación: la reacción en cadena de la polimerasa 395**
PCR en acción: estudio del DNA fósil 397
CUADRO 19.1 **Transferencia Southern 398**
19.3 **Secuenciación de DNA por el método didesoxi 399**
19.4 **Localización de genes por su posición: la historia de la enfermedad de Huntington 401**
¿Cómo se encontró el gen de la enfermedad de Huntington? 401
¿Cuáles son los beneficios de encontrar el gen de una enfermedad? 404
Consideraciones éticas acerca de las pruebas genéticas 405
19.5 **¿Puede curar la terapia génica enfermedades hereditarias en las personas? Investigaciones sobre trastornos inmunitarios graves 405**
¿Cómo se pueden introducir nuevos alelos en células humanas? 406
Terapia génica en la inmunodeficiencia ligada a X 408
Consideraciones éticas acerca de la terapia génica 409
19.6 **Biotecnología en la agricultura: la creación del arroz dorado 409**
El arroz como planta diana 410
Síntesis del β-caroteno en el maíz 410
El sistema de transformación de Agrobacterium 410
Uso del plásmido Ti para producir arroz dorado 411
REPASO DEL CAPÍTULO 412

20 Genómica 415
20.1 **Secuenciación de genomas completos 416**
¿Cómo se secuencian genomas completos? 416
¿Qué genomas se están secuenciando y por qué? 417
¿Qué secuencias son genes? 418
20.2 **Genomas de bacterias y arqueas 419**
Evolución natural de los genomas de procariotas 419
Pruebas de la transferencia lateral de genes 420
20.3 **Genomas eucariotas 421**
Evolución natural: tipos de secuencias 421
Duplicación de genes y el origen de las familias génicas 424
¿Qué hemos aprendido del Proyecto del genoma humano? 426
20.4 **Genómica y proteómica funcionales 428**
¿Qué es la genómica funcional? 428
¿Qué es la proteómica? 429
20.5 **¿Puede ayudar la genómica a mejorar la salud y el bienestar humanos? 430**
Identificación de posibles dianas farmacológicas 430
Diseño de vacunas 431
Búsqueda de genes asociados a enfermedades hereditarias: el proyecto HapMap 431
REPASO DEL CAPÍTULO 432

UNIDAD 4 BIOLOGÍA DEL DESARROLLO 434

21 Principios del desarrollo 434
21.1 **Cuatro procesos esenciales del desarrollo 435**
Proliferación celular y muerte programada 435
Movimiento y expansión celulares 436
Diferenciación celular 436
CUADRO 21.1. **El lado humano de la investigación 437**
Interacciones intercelulares 438
21.2 **El papel de la expresión genética en el desarrollo 438**
¿Son equivalentes las células animales diferenciadas genéticamente? 439
CUADRO 21.2. **¿Clonación humana? 439**
¿Cuál es el nivel de control más importante sobre la expresión genética? 440
21.3 **¿Qué desencadena la expresión genética diferencial? 440**
Los reguladores maestros establecen los principales ejes corporales 441
Los genes reguladores proporcionan una información posicional cada vez más específica 444
Las señales intercelulares y los genes reguladores se han conservado evolutivamente 446
Las vías comunes de señalización se utilizan en muchos contextos 447
21.4 **Por debajo de los cambios en las vías de desarrollo subyacen cambios evolutivos 447**
REPASO DEL CAPÍTULO 449

22 Introducción al desarrollo animal 451
22.1 **Gametogénesis 452**
Estructura y función del esperma 452
Estructura y función del óvulo 453
22.2 **Fecundación 454**
La fecundación en los erizos de mar 454
La fecundación de los mamíferos 457

22.3 **Segmentación 457**
Variación en los patrones de la segmentación **457**
¿Qué papel desempeñan los determinantes citoplasmáticos? **458**
CUADRO 22.1. **¿Qué ocurre durante la segmentación en seres humanos? 459**
22.4 **Gastrulación 460**
22.5 **Organogénesis 462**
Organización del mesodermo en somitas: precursores de los músculos, el esqueleto y la piel **462**
Diferenciación de células musculares **464**
REPASO DEL CAPÍTULO **465**

23 Introducción al desarrollo de las plantas 467
23.1 **Polinización y fecundación 469**
23.2 **Embriogénesis 470**
¿Qué ocurre durante la embriogénesis? **470**
¿Qué genes y proteínas establecen los ejes del organismo? **472**
23.3 **Desarrollo vegetativo 473**
Los meristemas son responsables del continuo crecimiento y desarrollo **473**
¿Qué genes y proteínas determinan la forma de las hojas? **474**
23.4 **Desarrollo reproductivo 475**
El meristema floral y la flor **475**
¿Qué genes controlan el desarrollo de las flores? **476**
REPASO DEL CAPÍTULO **478**

UNIDAD 5 PROCESOS Y MODELOS EVOLUTIVOS 481

24 Evolución por selección natural 481
24.1 **La evolución del pensamiento evolucionista 482**
CUADRO 24.1. **¿Por qué Darwin se lleva la mayor parte de la fama? 483**
24.2 **La pauta de evolución: ¿han cambiado las especies con el tiempo? 484**
Pruebas del cambio a lo largo del tiempo **484**
Pruebas de que las especies están relacionadas **486**
La evolución es el cambio en el tiempo **489**
24.3 **El proceso de evolución: ¿cómo funciona la selección natural? 490**
24.4 **La evolución en acción: investigación actual sobre la selección natural 491**
¿Cómo se volvió resistente a los antibióticos *Mycobacterium tuberculosis*? **491**
¿Por qué están cambiando el tamaño y la forma del pico, además del tamaño del cuerpo, de los pinzones de las Galápagos? **493**
24.5 **La naturaleza de la selección natural y la aptitud 495**
La selección actúa sobre los individuos, pero el cambio evolutivo se produce en las poblaciones **496**
La evolución no tiene un objetivo ni es progresiva **496**
Los animales no actúan por el bien de la especie **497**
No todos los rasgos son adaptativos **497**
CUADRO 24.2 **¿Qué frecuencias de alelos cambiaron en el pico de los pinzones? 499**
REPASO DEL CAPÍTULO **500**

25 Procesos evolutivos 503
25.1 **Análisis del cambio en las frecuencias de los alelos: el principio de Hardy-Weinberg 504**
El modelo de Hardy-Weinberg realiza suposiciones importantes **504**
¿Cómo se utiliza el principio de Hardy-Weinberg como hipótesis nula? **506**
25.2 **Tipos de selección natural 508**
Selección direccional **508**
Selección estabilizadora **509**
Selección disruptiva (o transformadora) **510**
25.3 **Deriva genética 511**
Estudios experimentales sobre la deriva genética **512**
Deriva genética en las poblaciones naturales **513**
25.4 **Flujo génico 514**
25.5 **Mutación 516**
La mutación como mecanismo evolutivo **516**
¿Qué función desempeña la mutación en el cambio evolutivo? **516**
25.6 **Apareamiento no aleatorio 518**
Endogamia **518**
Selección sexual **520**
REPASO DEL CAPÍTULO **524**

26 Especiación 526
26.1 **¿Cómo se definen e identifican las especies? 527**
El concepto biológico de especie **527**
El concepto morfológico de especie **527**
El concepto filogenético de especie **528**
Definiciones de especie en acción: el caso del gorrión costero oscuro **529**
26.2 **Aislamiento y divergencia en alopatría 531**
La dispersión y la colonización aíslan poblaciones **531**
La vicarianza aísla las poblaciones **532**

26.3 **Aislamiento y divergencia en simpatría 533**
¿Puede la selección natural causar especiación aun cuando sea posible el flujo génico? **533**
¿Cómo puede la poliploidía conducir a la especiación? **534**
26.4 **¿Qué ocurre cuando entran en contacto poblaciones aisladas? 537**
Refuerzo **538**
Zonas híbridas **538**
Nuevas especies por medio de la hibridación **538**
REPASO DEL CAPÍTULO **541**

27 La filogénesis y la historia de la vida 543
27.1 **Herramientas para el estudio de la historia: los árboles filogenéticos 543**
¿Cómo calculan las filogenias los investigadores? **544**
27.2 **Herramientas para el estudio de la historia: el registro fósil 548**
CUADRO 27.1. **El reloj molecular 552**
27.3 **La explosión cámbrica 554**
Fósiles cámbricos: una visión general **554**
Los microfósiles de Doushantuo **554**
La fauna en Ediacara **555**
La fauna de Burgess Shale **555**
¿Pudieron las duplicaciones génicas desencadenar la explosión cámbrica? **556**
27.4 **Radiaciones adaptativas 558**
Oportunidad ecológica como desencadenante **558**
Innovación morfológica como desencadenante **560**
27.5 **Extinciones en masa 560**
¿En qué se diferencian las extinciones masivas de las de fondo? **561**
CUADRO 27.2. **La extinción de final del pérmico 561**
¿Qué acabó con los dinosaurios? **562**
REPASO DEL CAPÍTULO **564**

UNIDAD 6 LA DIVERSIFICACIÓN DE LA VIDA 566

28 Bacterias y arqueas 566
28.1 **¿Por qué los biólogos estudian las bacterias y las arqueas? 568**
Algunas bacterias provocan enfermedades **568**
Las bacterias pueden limpiar la contaminación **569**
Extremófilos **570**
¿En qué medida afectan las células pequeñas al cambio global? **571**
28.2 **¿Cómo estudian los biólogos las bacterias y las arqueas? 573**
Utilización de cultivos de enriquecimiento **573**
Utilización del secuenciamiento directo **574**
Evaluación de filogenias moleculares **575**
CUADRO 28.1. **Un organismo modelo: *Escherichia coli* 576**
28.3 **¿Qué ocurre en la diversificación de los dominios Bacteria y Archaea? 578**
Diversidad morfológica **578**
Diversidad metabólica **579**
28.4 **Linajes fundamentales de las bacterias y las arqueas 584**
Bacterias **584**
- Bacteria > Firmicutes **585**
- Bacteria > Spirochaetes (Espiroquetas) **585**
- Bacteria > Actinobacteria **586**
- Bacteria > Cyanobacteria **586**
- Bacteria > Chlamydiales **587**
- Bacteria > Proteobacteria **587**

CUADRO 28.2 **Transferencia lateral de genes y diversidad metabólica en bacterias 588**
Arqueas **589**
- Bacteria > Crenarchaeota **589**
- Bacteria > Euryarchaeota **590**

REPASO DEL CAPÍTULO **590**

29 Protistas 593
CUADRO 29.1 **¿Cómo se deberían llamar las ramas principales del árbol de la vida? 594**
29.1 **¿Por qué los biólogos estudian los protistas? 595**
Impacto en la salud y el bienestar de los seres humanos **595**
Importancia ecológica de los protistas **597**
29.2 **¿Cómo estudian los biólogos los protistas? 599**
Microscopía: estudio de la estructura celular **599**
Evaluación de filogenias moleculares **600**
Descubrimiento de nuevos linajes mediante el secuenciamiento directo **601**
CUADRO 29.2. **Un organismo modelo: Dictyostelium discoideum 602**
29.3 **¿Qué ocurre en la diversificación de los protistas? 603**
¿Qué innovaciones morfológicas evolucionaron en los protistas? **603**
¿Cómo encuentran alimentos los protistas? **607**
CUADRO 29.3. **¿Por qué los eucariotas pueden tener unas células tan grandes? 608**
¿Cómo se mueven los protistas? **611**
¿Cómo se reproducen los protistas? **612**
29.4 **Linajes clave de protistas 615**
Excavata **615**
- Excavata > Diplomonadida **616**
- Excavata > Parabasalida **616**

Discicristata **617**
Discicristata > Euglenida **617**
Alveolata **617**
- Alveolata > Apicomplexa **617**
- Alveolata > Ciliata **618**
- Alveolata > Dinoflagella **618**

Stramenopila (Heterokonta) **619**
- Stramenopila > Diatomeas **619**
- Stramenopila > Oomycota (mohos acuáticos) **620**
- Stramenopila > Phaeophyta (algas marrones) **620**

Rhizaria **621**
- Rhizaria > Foraminifera **612**

Plantae **621**
- Plantae > Rhodophyta (Algas rojas) **622**

Amoebozoa **622**
- Amoebozoa > Myxogastrida (Mohos mucilaginosos plasmodiales) **623**

REPASO DEL CAPÍTULO **623**

30 Plantas verdes 626

30.1 **¿Por qué estudian los biólogos las plantas verdes? 627**
Las plantas proporcionan servicios al ecosistema **627**
Las plantas proveen alimento, combustible, fibra, material de construcción y medicinas **628**

30.2 **¿Cómo estudian los biólogos las plantas verdes? 630**
Análisis de rasgos morfológicos **631**
CUADRO 30.1. **Un organismo modelo: Arabidopsis thaliana 631**
Uso del registro fósil **633**
Evaluación de filogenias moleculares **634**

30.3 **¿Qué sucedió durante la diversificación de las plantas verdes? 636**
La transición a la tierra: ¿cómo se adaptaron las plantas a lugares secos? **636**
La transición a la tierra II: ¿cómo se reproducen las plantas bajo condiciones secas? **639**
La radiación de las angiospermas **649**

30.4 **Linajes clave de plantas verdes 650**
Algas verdes **650**
- Algas verdes > Coleochaetophyceae (Coleochaetes) **651**
- Algas verdes > Ulvophyceae (Ulvophytes) **652**
- Algas verdes > Charaphyceae (Carofíceas) **652**

Plantas no vasculares (briofitas) **653**
- Plantas no vasculares > Briophyta (Musgos) **653**
- Plantas no vasculares > Hepaticophyta (Hepáticas) **654**
- Plantas no vasculares > Anthocerophyta (Antocerotas) **654**

Plantas vasculares sin semillas **655**
- Plantas vasculares > Lycophyta (Licofitas) **655**
- Plantas vasculares > Psilotophyta (Psilotum nudum) **656**
- Plantas vasculares > Sphenophyta (o Equisetophyta) (Cola de caballo) **656**
- Plantas vasculares > Pteridophyta (Helechos) **657**

Plantas con semillas **658**
- Plantas con semillas > Gimnospermas > Cycadophyta (Cícadas) **658**
- Plantas con semillas > Gimnospermas Ginkgophyta (Ginkgos) **659**
- Plantas con semillas > Gimnospermas > Gnetophyta (Gnetofitas) **659**
- Plantas con semillas > Gimnospermas > Pinophyta (Pinos, píceas, abetos) **660**
- Plantas con semillas > Gimnospermas > Otras coníferas (secuoyas, enebros, tejos) **660**
- Plantas con semillas > Anthophyta (Angiospermas) **661**

REPASO DEL CAPÍTULO **662**

31 Hongos 664

31.1 **¿Por qué los biólogos estudian los hongos? 665**
Los hongos proporcionan nutrientes a las plantas terrestres **665**
Los hongos aceleran el ciclo del carbono en la tierra **665**
Impacto económico de los hongos **667**
Los hongos son organismos modelo clave en genética eucariota **667**

31.2 **¿Cómo estudian los biólogos los hongos? 668**
Análisis de los rasgos morfológicos **668**
Evaluación de la filogenia molecular **670**
Estudios experimentales sobre mutualismo **672**

31.3 **Variaciones en la diversificación de los hongos 673**
Los hongos participan en diversos tipos de mutualismo **674**
¿Qué adaptaciones hacen que los hongos sean unos descomponedores tan efectivos? **676**
Variación en los ciclos vitales **677**

31.4 **Linajes clave de hongos 680**
- Chytriodiomycotas **681**
- Mycrosporidios **681**
- Zygomycota **682**
- Glomeromycota **683**
- Basidiomycota (hongos en garrote) **683**

Ascomycota (hongos en saco) **684**
- Ascomycota> formadores de líquen **684**
- Ascomycota no formadores de líquenes **684**

REPASO DEL CAPÍTULO **685**

32 Introducción a los animales 688

32.1 **¿Por qué los biólogos estudian a los animales? 689**

32.2 **¿Cómo estudian los biólogos a los animales? 690**
Análisis morfológico comparativo **690**
CUADRO 32.1 **Un organismo modelo: Hydra 692**
Valoración de las filogenias moleculares **696**

32.3 **¿Qué sucede con la diversificación de los animales? 698**
Alimentación **699**
Desplazamiento **702**
Reproducción y ciclos vitales **704**

32.4 **Linajes clave: grupos basales 706**
- Porifera (Esponjas) **707**
- Cnidaria (medusas, corales, anémonas, hidroides) **708**
- Cthenophora («portadores de peines» **709**)
- Acoelomorpha **709**

REPASO DEL CAPÍTULO **710**

33 Animales protóstomos 712

CUADRO 33.1. **Organismos modelo: Caenorhabditis elegans y Drosophila melanogaster 713**

33.1 **Descripción general de la evolución de los protóstomos 714**
¿Qué es un lofotrocozoo? **714**
¿Qué es un ecdisozoo? **715**

33.2 **La diversificación de los protóstomos 716**
¿Cómo varían los planes corporales en los filos? **716**
Transición del agua a la tierra **718**
¿Cómo se alimentan, desplazan y reproducen los protóstomos? **719**

33.3 **Linajes clave: lofotrocozoos 721**
- Lofotrocozoos > Rotíferos **722**
- Lofotrocozoos > Platelmintos (gusanos planos) **722**
- Lofotrocozoos > Anélidos (gusanos segmentados) **724**

Mollusca (moluscos) **725**
- Moluscos > Bivalvos (almejas, mejillones, veneras, ostras) **725**
- Moluscos > Gasterópodos (caracoles, babosas, nudibranquios) **726**
- Moluscos > Poliplacóforos (quitones) **727**
- Moluscos > Cefalópodos (nautilos, sepias, calamares, pulpos) **727**

33.4 **Linajes clave: ecdisozoos 728**
- Ecdisozoos > Nematodos (gusanos redondos) **728**

Arthropoda (artrópodos) **729**
- Artrópodos > Miriápodos (milpiés, ciempiés) **730**
- Artrópodos > Quelicerados (arañas, garrapatas, ácaros, cangrejos herradura, típulas, escorpiones) **730**
- Artrópodos > Insecta (insectos) **731**
- Artrópodos > Crustáceos (gambas, langostas, cangrejos, percebes, isópodos, copépodos) **734**

REPASO DEL CAPÍTULO **735**

34 Animales deuteróstomos 737

34.1 **Evolución de los deuteróstomos 738**
¿Qué es un equinodermo? **738**
¿Qué es un cordado? **740**
¿Qué es un vertebrado? **741**

34.2 **Evolución de los vertebrados 741**
Registro fósil de los vertebrados **741**
Evaluación de filogenias moleculares **743**
CUADRO 34.1. **¿Qué es un pez? 744**

34.3 **¿Qué sucede en la diversificación de los deuteróstomos? 744**
Alimentación **745**
Desplazamiento **746**
Reproducción **747**
CUADRO 34.2. **La evolución del vuelo de las aves 748**

34.4 **Linajes clave: equinodermos 751**
- Equinodermos > Asteroidea (estrellas de mar) **752**
- Equinodermos > Equinos (erizos de mar y galletas de mar) **752**

34.5 **Linajes clave: cordados 753**
- Cordados > Urocordados (tunicados) **753**
- Cordados > Cefalocordados (peces lanceta) **754**
- Cordados > Craneados > Mixines (peces agnatos) y Petromizóntidos (lampreas) **754**
- Cordados > Vertebrados > Condrictios (tiburones, rayas y quimeras) **755**
- Cordados > Vertebrados > Actinopteigios (peces óseos) **756**
- Cordados > Vertebrados > Sarcopterigios > Actinistia (celacantos) y Dipnoos (peces pulmonados) **756**
- Cordados > Vertebrados > Amfibios (ranas, salamandras y caecilias) **757**

Mammalia (mamíferos) **757**
- Mamíferos > Monotremas (ornitorrincos, osos hormigueros espinosos) **758**
- Mamíferos > Marsupiales **759**
- Mamíferos > Euterios (mamíferos placentarios) **759**

Reptilia (tortugas, serpientes y lagartos, cocodrilos, pájaros) **760**
- Reptiles > Testudinos (tortugas) **760**
- Reptiles > Lepidosauros (lagartos, serpientes) **761**
- Reptiles > Crocodilios (cocodrilos, caimanes) **761**
- Reptiles > Aves **762**

34.6 **Linajes clave: la expansión de los homininos 762**
Primates **762**
Seres humanos fósiles **763**
La hipótesis «fuera de África» **766**
REPASO DEL CAPÍTULO **767**

35 Virus 769

35.1 **¿Por qué los biólogos estudian los virus? 770**
Epidemias víricas recientes en humanos **771**
Epidemias víricas actuales en los humanos: VIH **771**

35.2 **¿Cómo estudian los virus los biólogos? 772**
Análisis de rasgos morfológicos **773**
Análisis de la variación de los ciclos de crecimiento: crecimiento por replicación y crecimiento latente **774**
Análisis de las fases del ciclo de replicación **775**
CUADRO 35.1. **¿Cómo se desarrollan las vacunas? 775**
CUADRO 35.2. **Cócteles de fármacos para el VIH y la evolución de la resistencia a los fármacos 782**

35.3 **¿Qué ocurre durante la diversificación de los virus? 782**
La naturaleza del material genético vírico **783**
¿De dónde vienen los virus? **783**
Virus emergentes, enfermedades emergentes **784**
CUADRO 35.3. **¿Dónde se originó el VIH? 785**

35.4 **Linajes clave de virus 786**
Virus de DNA de doble hebra (dsDNA) **787**
Virus de RNA de transcripción inversa (retrovirus) **787**
Virus de RNA de doble hebra (dsRNA) **788**
Virus de RNA de una sola hebra de sentido negativo ([–]ssRNA) **788**
Virus de RNA de una sola hebra de sentido positivo ([+]ssRNA) **789**
REPASO DEL CAPÍTULO **789**

UNIDAD 7 FUNCIONAMIENTO DE LAS PLANTAS 791

36 Forma y función de las plantas 791

36.1 **Forma de las plantas: estructuras con muchas variaciones 792**
El sistema radicular **793**
Sistema vascular o tallo **795**
La hoja **797**

36.2 **El crecimiento primario 800**
¿Cómo producen los meristemas el cuerpo primario de la planta? **800**
Una mirada en profundidad a las células y los tejidos del cuerpo primario de la planta **802**

36.3 **El crecimiento secundario 807**
¿Qué surge del cámbium vascular? **808**
¿Qué surge del cámbium suberoso? **809**
La estructura de un tronco de árbol **809**
REPASO DEL CAPÍTULO **811**

37 Transporte de agua y azúcar en las plantas 813

37.1 **Potencial hídrico y movimiento del agua 814**
¿Qué factores afectan al potencial hídrico? **814**
Cálculo del potencial hídrico **815**
CUADRO 37.1. **¿Cómo pueden las plantas adaptarse a sobrevivir en suelos salinos? 815**
Potencia hídrico en suelos, plantas y atmósfera **816**
CUADRO 37.2. **¿Cómo se adaptan las plantas a los suelos secos? 818**

37.2 **¿Cómo se mueve el agua desde la raíz hasta los brotes? 819**
Presión radicular y transporte a corta distancia **819**
Movimiento de agua a través de la acción capilar **821**
La teoría de la tensión-cohesión **821**
37.3 **Absorción y pérdida de agua 826**
Limitación de la pérdida de agua **827**
Obtención de dióxido de carbono bajo estrés hídrico **827**
37.4 **Translocación 828**
La anatomía del floema **828**
La hipótesis de presión-flujo **830**
Carga del floema **831**
CUADRO 37.3. **¿Cómo se transportan los solutos a través de las membranas? 832**
La descarga del floema **834**
REPASO DEL CAPÍTULO **835**

38 Nutrición de las plantas 837
38.1 **Necesidades nutricionales 838**
¿Cuáles son los nutrientes esenciales? **838**
¿Qué pasa cuando los nutrientes esenciales son escasos? **840**
38.2 **El suelo 841**
La conservación del suelo **842**
¿Qué factores afectan a la disponibilidad de nutrientes? **843**
38.3 **La absorción de nutrientes 844**
Mecanismos de absorción de nutrientes **845**
Mecanismos de exclusión de iones **846**
38.4 **Fijación del nitrógeno 849**
¿Cómo colonizan las bacterias fijadoras de nitrógeno las raíces? **849**
¿Cómo responden las plantas al contacto de una bacteria simbiótica? **850**
38.5 **Adaptaciones nutricionales de las plantas 851**
Las plantas epifitas **851**
Plantas parásitas **851**
Plantas carnívoras **852**
CUADRO 38.1. **¿Puede la fitorremediación ayudar a limpiar los suelos contaminados? 852**
CUADRO 38.2. **¿Por qué son los pantanos tan pobres en nutrientes? 853**
REPASO DEL CAPÍTULO **854**

39 Sistemas sensitivos, señales y respuestas de las plantas 857
39.1 **Un vistazo al procesamiento de información 858**
¿Cómo reciben y transducen las células las señales externas? **858**
¿Cómo se transmiten las señales entre células? **859**
¿Cómo responden las células a las señales entre células? **859**
39.2 **Luz azul: respuesta fototrófica 860**
Fototropinas como receptores de la luz azul **860**
CUADRO 39.1. **Las plantas poseen varios receptores y respondedores de luz azul 862**
Las auxinas como hormonas fototrópicas **862**
39.3 **Luz roja y extremo rojo: germinación, floración, y elongación del tallo 866**
Fitocromos como receptores de luz roja/de la roja lejana **867**
CUADRO 39.2. **Fotoperiodismo, floración y fotorreversibilidad 868**
¿Cómo se aislaron los fitocromos? **868**
39.4 **Gravedad: respuesta gravitrópica 870**
La hipótesis de los estatolitos **870**
La auxina como señal gravitrópica **871**
CUADRO 39.3. **¿Cómo responden las plantas al viento y al roce? 872**
39.5 **Juventud, madurez, y vejez: respuestas de crecimiento 873**
La auxina y la dominancia apical **873**
Citoquininas y división celular **874**
Las giberelinas y el ABA: crecimiento y letargo **875**
CUADRO 39.4. **¿Cómo hacen crecer a las células vegetales las hormonas? 876**
CUADRO 39.5. **Mecanismo molecular de la acción hormonal: estudio de caso 878**
Etileno y senescencia **881**
Repaso a los reguladores del crecimiento vegetal **881**
39.6 **Patógenos y herbívoros: las respuestas de defensa 884**
¿Cómo sienten las plantas y cómo responden a los agentes patógenos? **884**
¿Cómo sienten las plantas el ataque de los herbívoros y cómo responden ante él? **887**
REPASO DEL CAPÍTULO **889**

40 Reproducción de las plantas 892
40.1 **Introducción a la reproducción de las plantas 893**
Reproducción sexual **893**
El ciclo de vida de las plantas terrestres **894**
Reproducción asexual **894**
40.2 **Estructuras reproductivas 896**
¿Cuándo se lleva a cabo la floración? **896**
Estructura general de la flor **897**

CUADRO 40.1. ¿Hay una hormona de la floración? 898
¿Cómo se forman los gametofitos femeninos? 900
¿Cómo se forman los gametofitos masculinos? 900
40.3 Polinización y fertilización 901
Polinización 901
CUADRO 40.2. Autopolinización, polinización cruzada y autoincompatibilidad 903
Fertilización 904
40.4 La semilla 905
Embriogénesis 905
El papel que desempeña el secado en la maduración de las semillas 906
Desarrollo del fruto y dispersión de la semilla 906
CUADRO 40.3. Ciencia pura y aplicada 908
Latencia de semillas 908
La germinación de las semillas 909
REPASO DEL CAPÍTULO 911

UNIDAD 8 FUNCIONAMIENTO DE LOS ANIMALES 913

41 Forma y funciónde los animales 913
41.1 Forma, función y adaptación 914
El papel de la capacidad de los elementos de compensación 914
Adaptación y aclimatación 916
41.2 Tejidos, órganos y sistemas: ¿cómo están correlacionadas forma y función? 916
Tejidos 917
Órganos y sistemas 920
41.3 ¿Cómo afecta el tamaño del organismo a la fisiología animal? 921
Relación entre la superficie del área y el volumen 921
41.4 Homeostasis 925
El papel de la regulación y la realimentación 925
41.5 ¿Cómo regulan los animales la temperatura del cuerpo? 926
Temperatura del cuerpo y homeostasis 926
Ganancia y pérdida de calor 927
CUADRO 41.1. Una mirada más cercana al letargo y la hibernación 930
Ectotermo frente a endotermo 931
REPASO DEL CAPÍTULO 932

42 Equilibrio hídrico y electrolítico en los animales 934
42.1 Osmorregulación y estrés osmótico 935
42.2 Equilibrio hídrico y electrolítico en los entornos acuáticos 937
¿Cómo se osmorregulan los tiburones? 937
CUADRO 42.1. Transporte pasivo y activo: un repaso rápido 940
¿Cómo se osmorregula el salmón? 940
42.3 Equilibrio hídrico y electrolítico en insectos terrestres 941
¿Cómo minimizan los insectos la pérdida de agua de la superficie corporal? 942
Tipos de desperdicios nitrogenosos: impacto en el equilibrio hídrico 942
Mantenimiento de la homeostasis: el sistema excretor 943
42.4 Equilibrio hídrico y electrolítico en vertebrados terrestres 945
Estructura del riñón 945
Filtración: el corpúsculo renal 947
Reabsorción: el túbulo proximal 948
La creación del gradiente osmótico: el asa de Henle 949
Regulación del equilibrio hídrico y electrolítico: el túbulo distal y el tubo colector 952
REPASO DEL CAPÍTULO 954

43 Nutrición animal 957
43.1 Necesidades nutricionales 958
Satisfacer las necesidades básicas 958
¿Pueden mejorar la nutrición las actividades atléticas? 960
43.2 Obtención de alimentos: estructura y función de las piezas bucales 961
43.3 ¿Cómo se digieren y absorben los nutrientes? 963
La boca y el esófago 965
El estómago 966
CUADRO 43.1. ¿Qué causa úlceras gástricas y de duodeno? 967
El intestino delgado 968
El intestino grueso 973
43.4 Homeostasis nutricional: la glucosa como un estudio de caso 973
El papel de la insulina en la homeostasis 974
La epidemia de diabetes mellitus de tipo II 975
REPASO DEL CAPÍTULO 976

44 Intercambio gaseoso y circulación 978
44.1 Los aparatos respiratorio y circulatorio 979
44.2 El agua y el aire como medios de respiración 979
Comportamiento del oxígeno y del dióxido de carbono en el aire 980
Comportamiento del oxígeno y del dióxido de carbono en el agua 981
44.3 Órganos del intercambio de gases 981
Parámetros de diseño: la ley de difusión 982
¿Cómo funcionan las branquias? 982
¿Cómo funcionan las tráqueas? 984
¿Cómo funcionan los pulmones? 985
CUADRO 44.1. Síndrome del estrés respiratorio en niños prematuros 988
Control homeostático de la ventilación 988
44.4 ¿Cómo se transporta el oxígeno y el dióxido de carbono en la sangre? 989
Estructura y función de la hemoglobina 989
El transporte de CO_2 y el amortiguador del pH de la sangre 992
CUADRO 44.2. Tipos de ABO y Rh sanguíneos 993
44.5 El aparato circulatorio 994
¿Qué es un aparato circulatorio abierto? 994
¿Qué es un aparato circulatorio cerrado? 995
¿Cómo funciona el corazón? 997
CUADRO 44.3. Hipertensión y medida de la presión sanguínea 1002

Patrones de la presión sanguínea y flujo sanguíneo 1002
REPASO DEL CAPÍTULO 1004

45 Señales eléctricas en los animales 1006
45.1 Principios de la señalización eléctrica 1007
Anatomía de una neurona 1007
Introducción a los potenciales de membrana 1009
¿Cómo se mantiene el potencial de reposo? 1009
Utilización de microelectrodos para medir potenciales de membrana 1010
CUADRO 12.1. Utilización de las ecuaciones de Nernst y Goldman 1011
¿Qué es el potencial de acción? 1012
45.2 Análisis del potencial de acción 1013
Las diferentes corrientes iónicas son responsables de la despolarización y la repolarización 1013
¿Cómo funcionan los canales dependientes de voltaje? 1013
¿Cómo se propaga el potencial de acción? 1016
45.3 La sinapsis 1018
¿Qué hacen los neurotransmisores? 1019
Potenciales posinápticos y sumación 1020
45.4 El sistema nervioso de los vertebrados 1022
¿Qué hace el sistema nervioso periférico? 1022
Anatomía funcional del CNS 1023
¿Cómo funciona la memoria? 1025
REPASO DEL CAPÍTULO 1027

46 Sistemas sensitivos y movimiento de los animales 1030
46.1 ¿Cómo transportan los órganos sensoriales la información al cerebro? 1031
Transducción sensorial 1031
Transmisión de la información al cerebro 1032
46.2 El oído 1033
¿Cómo responden las células sensoriales a las ondas de sonido y a otras formas de presión? 1033
CUADRO 46.1. Sentidos que no tienen los seres humanos 1034
El oído de los mamíferos 1035
Mundos sensoriales: ¿qué oyen otros animales? 1036
46.3 La vista 1037
El ojo de los vertebrados 1037
CUADRO 46.2. Comparativa entre los ojos de los vertebrados y de los cefalópodos 1038
Mundos sensoriales: ¿otros animales ven los colores? 1041
46.4 El gusto y el olfato 1042
El gusto: detectar moléculas en la boca 1043
El olfato: detectar moléculas en el aire 1044
46.5 El movimiento 1045
Esqueleto 1045
¿Cómo se contraen los músculos? 1046
Tipos de músculo 1050
REPASO DEL CAPÍTULO 1052

47 Señales químicas de los animales 1054
47.1 Señales célula-célula: una visión general 1055
Rutas de señalización hormonal 1056
¿Cuáles son los componentes del sistema endocrino? 1057
Características químicas de las hormonas 1058
¿Cómo identifican los investigadores una hormona? 1059
47.2 ¿Qué hacen las hormonas? 1060
¿Cómo coordinan las hormonas la respuesta a los cambios ambientales? 1060
CUADRO 47.1. Una mirada más cercana a la tiroxina y a la glándula tiroidea 1062
¿Cómo dirigen las hormonas el proceso de desarrollo? 1062
¿Cómo participan las hormonas en la homeostasis? 1066
CUADRO 47.2. ¿Está causada la obesidad humana por la deficiencia en leptina? 1067
47.3 ¿Cómo se regula la producción de hormonas? 1068
El hipotálamo y la hipófisis 1068
Control de la adrenalina por los nervios simpáticos 1071
47.4 ¿Cómo actúan las hormonas sobre las células diana? 1072
Hormonas esteroides y receptores intracelulares 1072
Hormonas que se unen a los receptores en la superficie celular 1074
REPASO DEL CAPÍTULO 1076

48 Reproducción animal 1079
48.1 Reproducción asexual y sexual 1080
¿Cómo se realiza la reproducción asexual? 1080
Cambio de modo reproductivo: un caso concreto 1080
Mecanismos de reproducción sexual: gametogénesis 1082
48.2 Fecundación y desarrollo ovular 1083
Fecundación externa 1083
Fecundación interna y competición de espermatozoides 1083
¿Por qué algunas hembras ponen huevos mientras que otras dan a luz? 1085
48.3 Estructuras reproductivas y sus funciones 1086
El aparato reproductor masculino 1086
El aparato reproductor femenino 1088
CUADRO 48.1. Aspectos inusuales de la fecundación 1090
48.4 El papel de las hormonas sexuales en la reproducción de los mamíferos 1090
¿Qué hormonas controlan la pubertad en los mamíferos? 1091
CUADRO 48.2. Abuso de esteroides sintéticos 1092
¿Qué hormonas controlan el ciclo menstrual de los mamíferos? 1092
48.5 Embarazo y nacimiento en mamíferos 1096
Eventos más importantes durante el embarazo 1097
CUADRO 48.3. ¿Cómo se produce la gestación y el desarrollo en los marsupiales? 1097
¿Cómo alimenta la madre al feto? 1099
Nacimiento 1100
REPASO DEL CAPÍTULO 1101

49 El sistema inmunitario de los animales 1104

49.1 **Inmunidad innata 1105**
Barreras de Entrada **1105**
La respuesta inmune innata **1106**

49.2 **La respuesta inmune adquirida: reconocimiento 1108**
Una introducción a los linfocitos y el sistema inmunitario **1109**
El descubrimiento de las células B y las células T **1110**
Reconocimiento antigénico y selección clonal **1110**
¿Cómo distingue el sistema inmunitario lo propio de lo extraño? **1114**

49.3 **La respuesta inmune adquirida: activación 1116**
Presentación antigénica por proteínas MHC: activación de células T **1116**
Activación de la célula B y secreción de anticuerpos **1118**

49.4 **Respuesta inmune adquirida: la culminación 1119**
¿Cómo se eliminan las bacterias y otras células extrañas? **1119**
¿Cómo se destruyen los virus? **1120**
¿Por qué el sistema inmunitario rechaza los tejidos y los órganos extraños? **1120**
Respuesta a infecciones futuras: la memoria inmunológica **1121**
CUADRO 49.1. **El test ELISA 1122**
REPASO DEL CAPÍTULO **1123**

UNIDAD 9 ECOLOGÍA 1125

50 Introducción a la Ecología 1125

50.1 **Áreas de estudio de la Ecología 1126**
Ecología de los organismos (autoecología) **1126**
Ecología de las poblaciones **1126**
Ecología de las comunidades **1127**
Ecología de los ecosistemas **1127**
¿Cómo interactúan la Ecología y los esfuerzos de conservación? **1127**

50.2 **Tipos de ecosistemas acuáticos 1127**
¿Qué factores físicos intervienen en un ecosistema acuático? **1128**
■ Medios de agua dulce > Lagos y charcas **1128**
CUADRO 50.1. **Termoclinas y corrientes de los lagos 1129**
■ Medios de agua dulce > Humedales **1130**
■ Medios de agua dulce > Torrentes **1130**
■ Medios marinos/de agua dulce > Estuarios **1131**
■ Medios marinos > El océano **1132**

50.3 **Tipos de ecosistemas terrestres 1133**
■ Biomas terrestres > Bosques lluviosos tropicales **1134**
■ Biomas terrestres > Desiertos subtropicales **1135**
■ Biomas terrestres > Estepas **1136**
■ Biomas terrestres > Bosques templados **1137**
■ Biomas terrestres > Bosques boreales **1137**
■ Biomas terrestres > Tundra ártica **1138**

50.4 **El papel del clima y las consecuencias del cambio climático 1139**
Patrones globales del clima **1139**
¿Cómo afectará el cambio climático a los ecosistemas? **1142**

50.5 **Biogeografía: ¿por qué los organismos habitan en un lugar determinado? 1143**
El papel de la historia **1144**
Factores bióticos **1145**
Factores abióticos **1145**
REPASO DEL CAPÍTULO **1147**

51 Comportamiento 1149

51.1 **Tipos de comportamiento: visión general 1150**
Comportamiento innato **1151**
CUADRO 51.1. **Genética del comportamiento a fondo 1151**
Estrategias condicionales y toma de decisiones **1152**

51.2 **El aprendizaje 1155**
Tipos simples de aprendizaje: condicionamiento clásico e impronta **1155**
Tipos de aprendizaje más complejos: el canto de los pájaros **1155**
¿Pueden pensar los animales? **1156**
¿Cuál es la importancia adaptativa del aprendizaje? **1158**

51.3 **Cómo actúan los animales: control hormonal y neuronal 1159**
La actividad sexual de los anolis verdes **1159**
Comportamiento de huida de las polillas nocturnas **1161**

51.4 **Comunicación 1161**
Formas de comunicación **1162**
Caso histórico: la danza de la abeja **1163**
¿Cuándo es falsa o cierta la comunicación? **1164**

51.5 **Migración y navegación 1166**
¿Por qué los animales migran con el cambio de estación? **1166**
¿Cómo encuentran su camino los animales? **1167**

51.6 **La evolución del comportamiento altruista 1168**
Selección de linaje **1168**
CUADRO 51.2. **Cálculo del coeficiente de parentesco 1169**
Altruismo recíproco **1170**
REPASO DEL CAPÍTULO **1171**

52 Ecología de las poblaciones 1173

52.1 Demografía **1174**
Tablas de vida **1174**
El papel de la historia **1175**
CUADRO 52.1. **Utilización de las tablas de vida para calcular la tasa de crecimiento de una población 1176**

52.2 **Crecimiento poblacional 1177**
Crecimiento exponencial **1178**
Crecimiento logístico **1178**
CUADRO 52.2. **En detalle: desarrollo y aplicación de las ecuaciones de crecimiento poblacional 1179**
¿Qué limita la tasa de crecimiento y el tamaño de la población? **1181**

52.3 **Dinámicas poblacionales 1182**
¿Cómo cambian las metapoblaciones con el tiempo? **1183**

¿Por qué algunas poblaciones son cíclicas? 1184
¿Cómo afecta la estructura por edad al crecimiento poblacional? 1186
CUADRO 52.3. Estudios de marcaje y recaptura 1188
Análisis de los cambios en la tasa de crecimiento de poblaciones humanas 1188
52.4 ¿Cómo puede ayudar la ecología de las poblaciones a las especies amenazadas? 1190
Pronósticos poblacionales a partir de las tablas de vida 1190
Preservación de metapoblaciones 1192
Análisis de viabilidad poblacional 1192
REPASO DEL CAPÍTULO 1193

53 Ecología de comunidades 1196
53.1 Interacciones entre especies 1196
Competencia 1197
Consumo 1201
Mutualismo 1207
53.2 Estructuras de las comunidades 12109
¿En qué medida son predecibles las comunidades? 1209
¿Cómo estructuran las comunidades las especies clave? 1210
53.3 Dinámicas de las comunidades 1212
Alteraciones y cambios en comunidades ecológicas 1212
Sucesión: el desarrollo de las comunidades tras una alteración 1213
53.4 Riqueza de especies en las comunidades ecológicas 1219
Previsión de la riqueza de especies: la teoría de la biogeografía de las islas 1217
CUADRO 53.1. Medición de la diversidad de especies 1218
Pautas generales en la riqueza de especies 1218
REPASO DEL CAPÍTULO 1220

54 Ecosistemas 1222
54.1 Flujo de energía y estructura trófica 1223
Patrones globales de la productividad 1223
¿Cómo fluye la energía a través de un ecosistema? 1225
Análisis del flujo de energía: caso histórico 1229
54.2 Ciclos biológicos 1230
Ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas 1231
Ciclos biogeoquímicos globales 1232
CUADRO 54.1. ¿Cuál es tu «huella ecológica»? 1237
54.3 Impactos del hombre sobre el ecosistema 1238
Calentamiento global 1240
Cambios en la productividad 12410
REPASO DEL CAPÍTULO 1242

55 Biodiversidad y biología de la conservación 1244
55.1 ¿Qué es la biodiversidad? 1245
La biodiversidad puede medirse y analizarse en distintos niveles 1245
CUADRO 55.1. Secuenciación medioambiental: nuevo acercamiento para cuantificar la diversidad genética 1245
¿Cuántas especies viven actualmente? 1246
55.2 ¿Dónde es mayor la biodiversidad? 1248
55.3 Amenazas a la biodiversidad 1249
La influencia del ser humano en la biodiversidad en la historia 1250
Amenazas actuales de la biodiversidad 1250
CUADRO 55.2. Introducción a la genética de la conservación 1254
¿Cómo pueden predecir los biólogos las tasas de extinción futuras? 1255
55.4 Protección de la biodiversidad 1256
¿Por qué es importante la biodiversidad? 1256
CUADRO 55.3. Beneficios económicos de la biodiversidad 1258
Diseño eficaz de áreas protegidas 1259
REPASO DEL CAPÍTULO 1260

BioHabilidades B-1
Glosario G-1
Créditos C-1
Índice analítico I-1
Sistema métrico

Agradecimientos

Comentarios de expertos

El trabajo en esta edición se organizó en torno a dos pilares: los comentarios de nuestro consejo asesor y revisores expertos, y los comentarios de los estudiantes.

Consejo asesor

Un cuadro de asesores muy selectos analizó las revisiones, proporcionó las citas de artículos recientes especialmente importantes, y trabajó conmigo y con Kim Quillin en lluvias de ideas para mejorar cada capítulo y unidad. Fue fantástico trabajar con ellos, y su maestría y puntos de vista fueron cruciales para esta edición.

Unidad 1 Ross Feldberg, *Tufts University*
David Wilson, *Parkland College*

Unidad 2 Paula Lemons, *Duke University*

Unidad 3 Greg Podgorski, *Utah State University*

Unidad 4 Greg Podgorski, *Utah State University*

Unidad 5 George Gilchrist, *William & Mary College*

Unidad 6 Brianna Timmerman, *University of South Carolina*
Marc Perkins, *Orange Coast College*
Michael Black, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*

Unidad 7 Diane Marshall, *University of New Mexico*

Unidad 8 Jim Ryan, *Hobart and William Smith Colleges*
Michael Black, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*

Unidad 9 Alan Molumby, *University of Illinois, Chicago*

Revisores

La revisión por iguales es la columna vertebral de la publicación científica. Actuar como revisor es un componente fundamental de nuestro servicio como biólogos profesionales, y revisar los capítulos de un texto de introducción es una de las cosas más importantes que podemos hacer para mejorar la formación de la próxima generación de biólogos. Estoy profundamente agradecido por sus comentarios a los siguientes revisores, quienes recurrieron a su gran maestría en los contenidos, experiencia docente y práctica investigadora.

Marc Albrecht, *University of Nebraska, Kearney*
David Asch, *Youngstown State University*
Mariette Baxendale, *University of Missouri, St. Louis*
Greg Beaulieu, *University of Victoria*
Christopher Beck, *Emory University*
Peter Berget, *Carnegie Mellon University*
Janet Bester-Meredith, *Seattle Pacific University*
Cynthia Bishop, *Seattle Pacific University*
Michael Black, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*
Anthony Bledsoe, *University of Pittsburgh*
Patrice Boily, *University of New Orleans*
Scott Bowling, *Auburn University*
Maureen Brandon, *Idaho State University*
John Briggs, *Arizona State University*
Art Buikema, *Virginia Tech University*
Kim Caldwell, *University of Alabama*
Jeff Carmichael, *University of North Dakota*
Patrick Carter, *Washington State University*
John Caruso, *University of New Orleans*
Mary Lynn Casem, *California State University, Fullerton*
Cynthia Church, *Metropolitan State College*
Alison Cleveland, *University of South Florida*
Anita Davelos Baines, *University of Texas, Pan-American*
Jeff Demuth, *Indiana University*
Todd Duncan, *University of Colorado, Denver*
Johnny El Rady, *University of South Florida*
Peter Facchini, *University of Calgary*
Zen Faulkes, *University of Texas, Pan-American*
Ross Feldberg, *Tufts University*
Lewis Feldman, *University of California, Berkeley*
Jonathan Fisher, *St. Louis University*
Steve Frankel, *Northeastern University*
Amy Frary, *Mount Holyoke College*
Jed Fuhrman, *University of Southern California*
Caitlin Gabor, *Texas State University, San Marcos*
Michael Gaines, *University of Miami*
John R. Geiser, *Western Washington University*
D. Timothy Gerber, *University of Wisconsin, La Crosse*
Lisa Gerheart, *University of California, Davis*
Kathy Gillen, *Kenyon College*
Florence K. Gleason, *University of Minnesota, Twin Cities*
John Godwin, *North Carolina State University*
Reuben Goforth, *Michigan State University*
Linda Green, *University of Virginia*
Joe Harsh, *University of North Carolina, Charlotte*
Clare Hays, *Metropolitan State University*
Kerry Heafner, *University of Louisiana, Monroe*
Harold Heatwole, *North Carolina State University*
Brian Helmuth, *University of Southern California*
Susan Hengeveld, *Indiana University*
Mark Hens, *University of North Carolina, Greensboro*
Albert Herrera, *University of Southern California*
Malcolm Hill, *University of Richmond*
Ron Hoham, *Colgate University*
Kelly Howe, *University of New Mexico*
Cindy Johnson-Groh, *Gustavus Adolphus College*
Walter Judd, *University of Florida*
Nancy Kaufmann, *University of Pittsburgh*

Loren Knapp, *University of South Carolina*
Scott Knight, *Montclair State University*
Paul Lagos, *University of Mississippi*
Paula Lemons, *Duke University*
Vicky Lentz, *SUNY, College at Oneonta*
Georgia Lind, *Kingsborough Community College*
Chris Little, *University of Texas, Pan-American*
Andrea Lloyd, *Middlebury College*
Christopher Loretz, *University of Buffalo*
Cindy Martinez Wedig, *University of Texas, Pan-American*
Andrew McCubbin, *Washington State University*
Kelly McLaughlin, *Tufts University*
Victoria McMillan, *Colgate University*
Jennifer Miskowski, *University of Wisconsin, La Crosse*
Alan Molumby, *University of Illinois, Chicago*
Daniel Moon, *University of North Florida*
Mike Muller, *University of Illinois, Chicago*
Dana Nayduch, *Georgia Southern University*
Jacalyn S. Newman, *University of Pittsburgh*
Harry Nickla, *Creighton University*
Mary Jane Niles, *University of San Francisco*
Shawn Nordell, *St. Louis University*
Celia Norman, *Arapahoe Community College*
Nicole Obert, *University of Illinois, Urbana-Champaign*
John Osterman, *University of Nebraska, Lincoln*
John Palisano, *University of the South, Sewanee*
Glenn Parsons, *University of Mississippi, Oxford*
Andrew Pease, *Villa Julie College*
Deborah Pelli, *University of North Carolina, Greensboro*
Shelley A. Phelan, *Fairfield University*
Debra Pires, *University of California, Los Angeles*
Peggy Pollak, *Northern Arizona University*
Harvey Pough, *Rochester Institute of Technology*
Colin Purrington, *Swarthmore College*
Margaret Qazi, *Gustavus Adolphus College*
Rajinder Ranu, *Colorado State University*
Pamela C. Rasmussen, *Michigan State University*
Ann E. Rushing, *Baylor University*
James Ryan, *Hobart and William Smith Colleges*
Adam Ryburn, *SUNY, College at Oneonta*
Margaret Saha, *College of William and Mary*
Mark Sandheinrich, *University of Wisconsin, La Crosse*
Glenn Sauer, *Fairfield University*
Stephen G. Saupe, *St. John's University*
Andrew Scala, *Dutchess Community College*
Richard Showman, *University of South Carolina, Columbia*
Walter Shriner, *Mt. Hood Community College*
Sue Simon-Westendorf, *Ohio University*
Mark Spiro, *Bucknell University*
Paul Stapp, *California State University, Fullerton*
Scott Steinmaus, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*
John Stiller, *Eastern Carolina University*
John Stolz, *Duquesne University*
Kirk A. Stowe, *University of South Carolina*
Brianna Timmerman, *University of South Carolina*
Martin Tracey, *Florida International University*
Ashok Updhyaya, *University of South Florida*
Ann Vogel, *Illinois State University*
Fred Wasserman, *Boston University*
Elizabeth Weiss, *University of Texas, Austin*
Susan Whittemore, *Keene State College*
Ted Zerucha, *Appalachian State University*

Revisores técnicos

Una vez completadas varias tandas de revisiones por iguales y producidos los capítulos y las figuras revisados, dependemos de los revisores de precisión para que comprueben que no hay errores página por página. Este trabajo es intelectualmente demandante y tiene que hacerse contra reloj. Los revisores de precisión en esta edición tienen un talento y una rapidez excepcionales.

Unidad 1 Wayne Becker, *University of Wisconsin, Madison*
Unidad 2 James Manser, *Harvey Mudd College (formerly)*
Unidad 3 Peter Berget, *Carnegie Mellon University*
Mary Rose Lamb, *University of Puget Sound*
Andrew Pease, *Villa Julie College*
Unidad 4 James Manser, *Harvey Mudd College (formerly)*
Unidad 5 Jeffrey Feder, *University of Notre Dame*
Andrew Forbes, *University of Notre Dame*
Andrew Michel, *University of Notre Dame*
Tom Powell, *University of Notre Dame*
Unidad 6 Laura Baumgartner, *University of Colorado, Boulder*
Michael Black, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*
Kimberly Erickson, *University of Colorado, Boulder*
Steve Trudell, *University of Washington, Seattle*
Unidad 7 Susan Waaland, *University of Washington, Seattle*
Unidad 8 Warren Burggren, *University of North Texas*
Susan Whittemore, *Keene State College*
Unidad 9 Mark Johnston, *Dalhousie University*

BioHabilidades Julie Aires, *Florida Community College at Jacksonville*; Ross Feldberg, *Tufts University*; George Gilchrist, *William and Mary College*; Doug Luckie, *Michigan State University*; Greg Podgorski, *Utah State University*

Corresponsales

Estoy agradecido a los colegas que toman la iniciativa de contactar conmigo directamente o a través de mi editor para hacer sugerencias sobre posibles mejoras en el texto y las figuras. Por favor, no dudes nunca en hacerlo, me tomo en serio tus comentarios, con el espíritu del compromiso compartido para mejorar la enseñanza de los estudiantes. Esta lista también incluye a amigos y colegas que fueron tan amables como para responder a mis llamadas y correos electrónicos, pidiéndoles ideas sobre cómo aclarar distintas cuestiones.

Julie Aires, *Florida Community College, Jacksonville*
Gerald Borgia, *University of Maryland*
Scott Bowling, *Auburn University*
Elizabeth Cowles, *Rice University*
Fred Delcomyn, *University of Illinois, Urbana-Champaign*
Leslie Dendy, *University of New Mexico, Los Alamos*
John Dudley, *University of Illinois, Urbana-Champaign*
Larry Forney, *University of Idaho*

Arthur Gibson, *University of California, Los Angeles*
Matt Gilg, *University of Northern Florida*
Jean Heitz, *University of Wisconsin, Madison*
Jack Hogg, *University of Montana*
Johnathan Kupferer, *University of Illinois, Chicago*
Hans Landel, *Edmonds Community College*
Frederick Lanni, *Carnegie Mellon University*
Andi Lloyd, *Middlebury College*
Carmen Mannella, *Wadsworth Center, SUNY Albany*
Andrew McCubbin, *Washington State University*
Tim Nelson, *Seattle Pacific University*
Shawn Nordell and students, *University of St. Louis*
Carol Pollock, *University of British Columbia*
Joelle Presson, *University of Maryland*
William Saunders, *LaGuardia Community College*
David Senseman, *University of Texas, San Antonio*
Bryan Spohn, *Florida Community College, Jacksonville*
Scott Steinmaus, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*
Judy Stone, *Colby College*
Dean Wendt, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*

Comentarios de los estudiantes

El segundo pilar de esta edición, además de los asesores y revisores, fue una extensa serie de grupos de estudiantes que estaban estudiando introducción a la Biología entonces o que acababan de terminar el curso.

Coordinadores de los grupos de estudiantes

La planificación y puesta en marcha de los grupos de estudiantes no habría sido posible sin el apoyo de miembros clave de las universidades, que se esforzaron por dar a sus alumnos la oportunidad de ser escuchados.

Julie Aires, *Florida Community College, Jacksonville*
Frank Cantelmo, *St. Johns University, New York*
Matt Gilg, *University of Northern Florida*
Bill Hoese, *California State University, Fullerton*
John Nagey, *Scottsdale Community College*
Debra Pires, *University of California, Los Angeles*
Emily Taylor, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*
John Weser, *Scottsdale Community College*

Participantes en los grupos de estudiantes

A los estudiantes que acudieron a los grupos se les hicieron tres preguntas acerca de los capítulos cuya lectura les fue asignada: (1) ¿cuáles eran los conceptos más difíciles?, (2) ¿por qué resultaban tan duros?, y (3) ¿qué te ayudó a entenderlo finalmente? Por lo general, trabajaban en grupos, y cuando volvían a comentarnos, nunca dejaron de impresionarnos profundamente la calidad de sus ideas y su capacidad de transmitirlas. Es imposible sobreestimar lo importantes que fueron los comentarios de los estudiantes para esta edición. Junto con los fantásticos consejos que estaba recibiendo de asesores, revisores y otros colegas, tenía un rico bagaje de ideas sobre cómo hacer que cada capítulo funcionara mejor para docentes y alumnos. Estos estudiantes fueron *estimulantes*.

California Polytechnic State University, San Luis Obispo

Jenna Arruda, Katie Camfield, Benjamin Capper, Mandsa Chandra, Rebekah Clarke, Annalisa Conn, Marisa Crawford, Katie Duffield, T.J. Eames, Megan Fay, Margaret Hackney, Steffani Hall, Gemma Hill, John Kong, Taylor Lindblom, Adam Marre, Vik Mediratta, Serena Moen, Sunil Patel, Corinne Ross, Teresa Sais, Jessie Singer, Stephanie Szeto, Kelsey Tallon, Gregory Thurston, Greg Vidovic, Melody Wilkinson, Taiga Young

California State University, Fullerton

Redieat Assefa, Josemari Feliciano, Civon Gewelber, Sarah Harpst, Jeff Kuhnlein, Linda Ong, T. Richard Parenteau, Robert Tran, Nicole Bournival

Fairfield University

Sally Casper, Tamika Dickens, Pryce Gaynor, Cindi Munden

Florida Community College, Jacksonville

Algen Albritten III, Danielle Boss, Chantel Callier, Eugenia Cruz, Lauren Faulkner, Jonathan Hopkins, Chantae Knight, David Lambert, Amber McCurdy, Tara Pladsen, Lauren Spruiell, Courtney Torgeon, Theresa Tran

LaGuardia Community College

Kristine Azzoli, Felicita Gonzalez, Pedro Granados, Mike Levine, Kris Ragoonath, Maria Reyes

Scottsdale Community College

Tatum Arthur, Shadi Asayesh, Angela Bikl, Abrey Britt, Drew Bryck, Jason Butler, Cindy Clifton, Dean Doty, Tannaz Farahani, Bethany Garcia, Jeff Godfrey, Troy Graziadei, Dina Habhab, Loreley Hall, Crista Jackson, Paul Krueger, David Levine, Chad Massena, Jessica Massena, Brian Martinez, Sam Mohmand, Esther Morantz, Jill Patel, Staci Puckett, Rebecca Rees, David Rosenbaum, Samantha Schrepel, Chris Schroeder, Kelsey Thomsen, Chris Volpe, Jamie Wagner, Lianne Wharton

St. Johns University, New York

Diana Carroccia, Milea Emmons, Tunc Ersoy, Blayre Linker, Zain Mirza, Mohammed Sheikh, Richardson Talarera, Michael Weinberg, Win Aung Yeni

University of California, Los Angeles

Farhan Banani, Stephanie Davis, Krystal De La Rosa, Samantha Hammer, Jennifer Okuda Hein, Neha Jashi, Marissa Lee, Calvin Leung, Venkat Mocherla, David Nguyen, Isabella Niu, Aya Obara

University of Maryland

Megan Berg, Lauren Fitzgerald, Megan Janssen, Avita Jones, Deidre Robinson

University of Northern Florida

Elysia Brennan, Christopher Ferrara, Lindsay Googe, Samantha Grogan, Marie Haagensen, Crystal Harris, Madeline Parhalo, Sherline Pierre, Stacy Pohlman, Nichole Polito, Sarah Lynn Redding, Megan Richardson, Megan Smart, Frank Snyder

Colaboradores de los suplementos

Nuestro objetivo para el conjunto de suplementos que acompañan a la tercera edición era crear herramientas de aprendizaje que incorporaran los principios del aprendizaje activo. La investigación demuestra que los estudiantes funcionan mejor en clase cuando se les pide que usen el material sobre el que están aprendiendo. Desde un nuevo libro de ejercicios que anima a los estudiantes a practicar la Biología, a animaciones web interactivas que ponen a prueba sus conocimientos, nuestros suplementos piden a los estudiantes que trabajen con la información, no solo que la memoricen. Mi más sincera gratitud a las siguientes personas, por su importante contribución a los valores centrales de enseñanza del libro.

Suplementos de los medios de comunicación

Marc Albrecht, *University of Nebraska, Kearney*
John Bell, *Brigham Young University*
Michael Black, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*
Warren Burggren, *University of North Texas*
Fannie Chen
Carol Chihara, *University of San Francisco*
Clarissa Dirks, *University of Washington, Seattle*
Kimberly Erickson, *University of Colorado, Boulder*
Zen Faulkes, *University of Texas, Pan-American*
Kathy Gillen, *Kenyon College*
Mary Catherine Hager
Susan Hengeveld, *Indiana University, Bloomington*
Loren Knapp, *University of South Carolina*
Jonathan Lochamy, *Georgia Perimeter College*
James Manser, *Harvey Mudd College (formerly)*
Cynthia Martinez-Wedig, *University of Texas, Pan-American*
Victoria McMillan, *Colgate University*
Andrew Pease, *Villa Julie College*
Debra Pires, *University of California, Los Angeles*
Pamela Rasmussen, *Michigan State University*
Susan Rouse, *Southern Wesleyan University*
Christina Russin, *Northwestern University*
William Russin, *Northwestern University*
Cheryl Ingram Smith, *Clemson University*
Ellen M. Smith
Mark Spiro, *Bucknell University*
Eric Stavney, *DeVry University*
Michael Wenzel, *California State University, Sacramento*

Suplementos impresos

Marc Albrecht, *University of Nebraska, Kearney*
Charles Austerberry, *Creighton University*
Brian Bagatto, *University of Akron*
Jay Brewster, *Pepperdine University*
Warren Burggren, *University of North Texas*
Cynthia Giffen, *University of Wisconsin, Madison*
Jean Heitz, *University of Wisconsin, Madison*
Laurel Hester, *Cornell University*
Cynthia Martinez-Wedig, *University of Texas, Pan-American*
Jenny McFarland, *Edmonds Community College*
Greg Podgorski, *Utah State University*
Carol Pollock, *University of British Columbia*
Susan Rouse, *Southern Wesleyan University*
Elena Shpak, *University of Tennessee*
Sally Sommers Smith, *Boston University*
Briana Timmerman, *University of South Carolina*
David Wilson, *Parkland College*

Equipo editorial

Por último, esta edición no se hubiera publicado sin el aliento y apoyo de nuestros compañeros editores de *Pearson Arts & Science*. Me gustaría agradecer a todas las personas del *Pearson Science Group* que ayudaron a hacer posible esta tercera edición.

Prentice Hall

Esta edición fue lanzada por Prentice Hall y después transferida a su empresa hermana, Benjamin Cummings, junto con todos los demás títulos de Biología de Prentice Hall. El equipo editorial de Prentice Hall fue el responsable de establecer la perspectiva que dirigió esta edición. Además, contrataron los primeros asesores y contribuidores de los suplementos, y pusieron en marcha el primer conjunto de grupos de estudiantes, antes de entregar el proyecto a sus colegas de Benjamin Cummings. Estoy agradecido por su talento, energía y amistad, y por los extraordinarios esfuerzos que hicieron para que el proceso de transición fuera lo más suave posible. Estas personas son Andrew Gilfillan (editor promotor), Ann Heath (gerente ejecutiva del proyecto), Erin Mullingan (editor del desarrollo), Lisa Tarabokjia (ayudante editorial) y Carol Trueheart (vicepresidenta, directora ejecutiva de desarrollo).

Benjamin Cummings

El equipo de edición y producción de Benjamin Cummings acogió este libro en su editorial y llevó el proyecto hasta las últimas fases críticas de su desarrollo y producción. El equipo estaba liderado inicialmente por la editora-promotora Susan Winslow, quien aportó una nueva perspectiva al proyecto. Después, Becky Ruden, gerente del desarrollo en el mercado, tomó las riendas de la promoción de la edición con mucha energía y brío. Es una joven y brillante estrella. También estoy especialmente agradecido a Sonia DiVittorio, ge-

rente de proyecto, que ha demostrado ser uno de los talentos más agudos en la publicación de textos. Su incansable búsqueda de la calidad es evidente en cada página. En su honor, le he otorgado un nuevo título en la empresa: diosa de la edición.

Gracias también a Shannon Tozier, supervisora de producción sénior, que lideró el equipo de producción con gran habilidad y perseverancia, y a la gerente de diseño Marilyn Perry, que ayudó a crear los sorprendentes diseños de la portada y el libro. Otros miembros del equipo del libro, que merecen agradecimientos son Mary Catherine Hager y Susan Weisberg (editoras de desarrollo), Anna Amato (editora ayudante), Mercedes Grandin (editora asociada), Ericka O'Benar (productora de medios), Yvone Gerin, Elaine Soares y Debbie Latronica (equipo de investigación de fotografía), Christy Lawrence, Lauren Harp, Lillian Carr, y Mansour Bethany (equipo de mercado), Josh Frost (desarrollo de mercado) y Deborah Gale (directora ejecutiva de desarrollo).

Además, me gustaría agradecer a Chris Thillen (editora); Frank Purcell, Ellen Sanders, Pete Shanks (correctores de pruebas); Katy Faria, editora de producción y sus colegas de producción en Pre-Press PMG; y el equipo de ilustración en Imagineering por todas las horas y energía dedicadas a hacer que esta edición sea la mejor posible.

Por último, me gustaría extender mi aprecio a las personas cuya posición de ventaja les permite valorar el conjunto. Estoy agradecido a Linda Davis, presidente de Pearson Arts and Science, por ayudarme a entender los objetivos de edición globales de Benjamin Cummings y cómo encaja en ellos este libro. Gracias, Beth Wilbur, editora jefe de Biología, por proporcionar directrices editoriales y ayudar a que el libro se asentara en su nueva casa y dejarle hueco para que su personalidad floreciera. Un «gracias» muy especial para Paul Corey, presidente del Pearson Science Group. Paul ha sido un abogado de los valores centrales de este libro desde sus comienzos, hace más de una década. Estoy agradecido por su amistad continuada y consejos profesionales.

Suplementos

El conjunto de suplementos de este libro de Freeman ofrece un sólido grupo de herramientas impresas y electrónicas diseñadas para ayudar a los docentes a apurar al máximo su limitado tiempo y ayudar a los alumnos a estudiar eficientemente.

RECURSOS DOCENTES

- Todo el programa de ilustraciones del libro está disponible en formato JPEG con y sin rótulos. Todas las tablas, fotos y gráficas con (y sin) rótulos, se han mejorado para una proyección óptima en el aula, y están dispuestas en correlación a las presentaciones de PowerPoint® de los capítulos.
- Un segundo grupo de presentaciones en PowerPoint ofrece las líneas principales de cada capítulo, potenciadas por ilustraciones claves del texto e hipervínculos a las animaciones.
- Un tercer grupo de presentaciones en PowerPoint están estratificadas para que se puedan presentar figuras clave paso a paso.
- Se pueden usar preguntas activas sobre la lección en clase con cualquier sistema de respuesta del aula, y están disponibles en formato PowerPoint.
- La Guía docente incluye bosquejos de las lecciones, actividades de aprendizaje activo, respuestas a las preguntas del final de cada capítulo, y material innovador para ayudar a motivar y enganchar a los estudiantes.
- Las preguntas del banco de exámenes (*Test Bank*) impreso y banco de exámenes informático están graduadas de acuerdo con la taxonomía de Bloom. El *software* mejorado de TestGen® facilita mucho el ensamblaje de los exámenes tipo test. El banco de exámenes también está disponible en formato Microsoft Word®.
- Están disponibles transparencias en acetato en cuatro colores de cada ilustración del texto. Los rótulos y las imágenes se han agrandado y modificado para garantizar una proyección óptima en aulas grandes.

RECURSOS PARA ESTUDIANTES

- **NUEVO!** *Practising Biology: A Student Workbook* ofrece una variedad de actividades como modelar, construcción de mapas y gráficos para ayudar a estudiantes con distintos estilos de aprendizaje a visualizar y entender los procesos biológicos.
- **NUEVO!** El libro electrónico aborda las diferentes necesidades de estudiantes y docentes en los cursos de Biología de distintas carreras, al ofrecer una versión electrónica del texto que accede directamente a las animaciones, pruebas y vídeos.
- **NUEVO!** El acceso gratuito a *Pearson Tutor Services* proporciona tutorías en Biología muy interactivas, uno a uno, por parte de instructores cualificados durante siete noches a la semana durante las principales horas de estudio. Los estudiantes podrán «dejarse caer» para recibir ayuda en línea en tiempo real, enviar preguntas a un docente virtual en cualquier momento, o programar una sesión con un docente virtual para recibir ayuda cuando así precise.
- La Guía de estudio desglosa conceptos clave en Biología, y ayuda a los estudiantes a centrarse en las partes fundamentales de cada capítulo. Está diseñada en dos partes para ayudar a los estudiantes a estudiar mejor. La parte I está diseñada como «guía de supervivencia» y la parte II explora el material del texto, capítulo a capítulo.

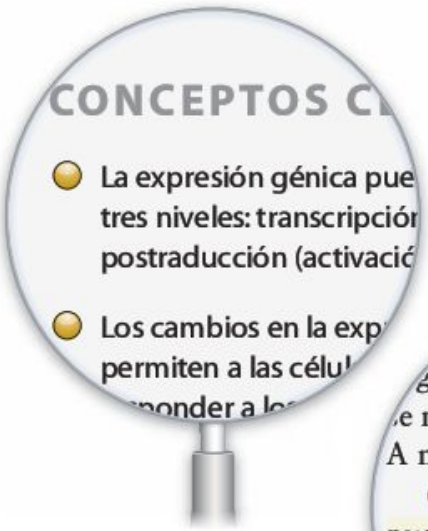
RECURSOS MULTIMEDIA

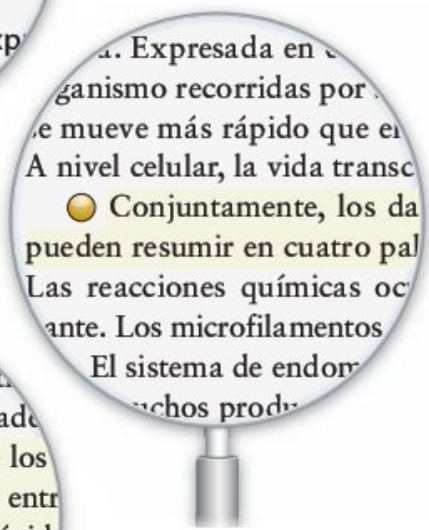
- **NUEVO!** MasteringBIOLOGY MasteringBiology® ofrece tutoriales en línea exhaustivos sobre las cuestiones más difíciles de la Biología. Estos tutoriales dan pistas y comentarios específicos para los conceptos erróneos de cada estudiante. MasteringBiology también incluye preguntas tipo test diagnósticas y es útil para enseñar «con el tiempo justo».
- **NUEVO!** BioFlix BioFlix® se encarga de las cuestiones más difíciles de la Biología con animaciones tridimensionales de calidad cinematográfica, presentaciones rotuladas, tutoriales cuidadosamente producidos para estudiantes, hojas de estudio y pruebas que apoyan a todos los tipos de alumnos. Las cuestiones incluyen viaje por una célula animal, viaje por una célula vegetal, transporte de membrana, respiración celular, fotosíntesis, mitosis, meiosis, replicación del DNA, síntesis de proteínas, transporte del agua en las plantas, cómo funcionan las neuronas, sinapsis y contracción muscular.
- Web Animation Las animaciones web añaden profundidad y claridad visual a las cuestiones y procesos más importantes descritos en el texto. Las animaciones incluyen pruebas previas y posteriores para ayudar a los estudiantes a preparar los exámenes.
- **NUEVO!** Vídeos de Discovery Channel acerca de 29 temas distintos, como resistencia a los antibióticos, lucha contra el cáncer y especies introducidas. Más animaciones de biología celular proporcionan imágenes de las funciones y los procesos celulares.
- **NUEVO!** El acceso al *Pearson's Biology Forum*, un nuevo foro comunitario en línea creado únicamente para educadores de Biología. Aprende de tus compañeros cómo enseñan temas difíciles o qué recursos les ayudan a enseñar. Puedes enviar actividades, notas, enlaces en Internet y otras herramientas que te gustaría compartir con los participantes del foro.
- **NUEVO!** Vídeos de los talleres de aprendizaje activo muestran a los educadores técnicas del aprendizaje activo que puedes trasladar inmediatamente a tu clase.
- El contenido del curso para este libro está disponible para instituciones que utilicen **WebCT** o **Blackboard** y también está disponible en nuestro sistema del curso **CourseCompass**, distribuido en todos los estados de EE.UU. Si se desea, se pueden descargar únicamente los cartuchos WebCT y Blackboard que contienen el banco de exámenes.

SIGUE EL HILO DORADO...

El hilo dorado te ayuda a escoger la información importante

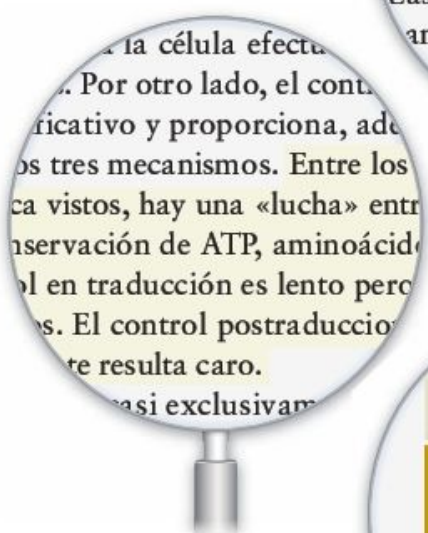
Empieza con los ***Conceptos clave*** en la primera página de cada capítulo. Lee primero estos puntos dorados para familiarizarte con las grandes ideas del capítulo.

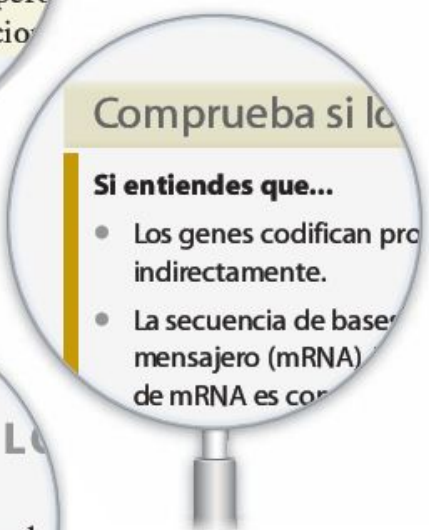




Busca el material relacionado con los Conceptos clave en los capítulos; también estará marcado con un punto dorado. Lee despacio y presta mucha atención a estos pasajes resaltados.

Otra información especialmente importante está destacada en dorado. El resaltado dorado siempre es una señal para que vayas despacio y prestes especial atención.





La mitad dorada de los cuadros de ***Comprueba si lo has entendido*** resume información importante de la sección que acabas de leer. Para y pregúntate si entiendes *realmente* todos los puntos.

Resumen de los conceptos clave al final de los capítulos; es un buen lugar para empezar a repasar cuando llege el momento de estudiar para el examen. Los conceptos clave se revisan en detalle aquí.

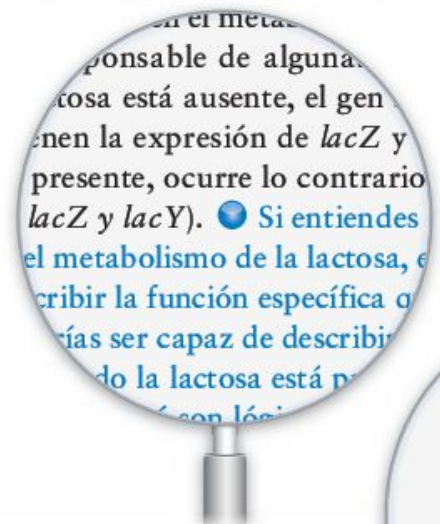
... PRACTICA CON EL HILO AZUL

El hilo azul te ayuda a practicar lo que has aprendido.

El mejor modo de hacer bien los exámenes es *practicar*. Si realmente entiendes una información o un concepto, **deberías ser capaz de** *hacer algo con ello*. Si no puedes, no has dominado la materia.

Las actividades de ***Para practicar*** siempre están marcadas con puntos azules y en letra azul. Las respuestas a todas las actividades de ***Para practicar*** están disponibles en **www.masteringbio.com** bajo el botón del Área de estudio.

Los pasajes del texto marcados con un punto azul, letra azul y las palabras «***deberías ser capaz de***» ofrecen ejercicios sobre cuestiones que profesores y alumnos han identificado como las más difíciles. Son los temas que más les cuestan a los alumnos en los exámenes.



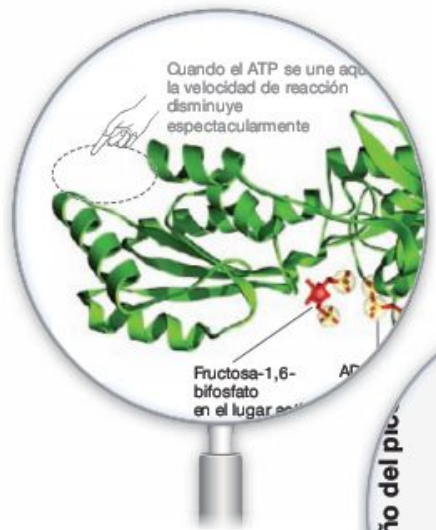
Muchas figuras y algunas tablas incluyen ***Preguntas*** y ***Ejercicios*** en azul para ayudarte a comprobar que entiendes el material que presentan.

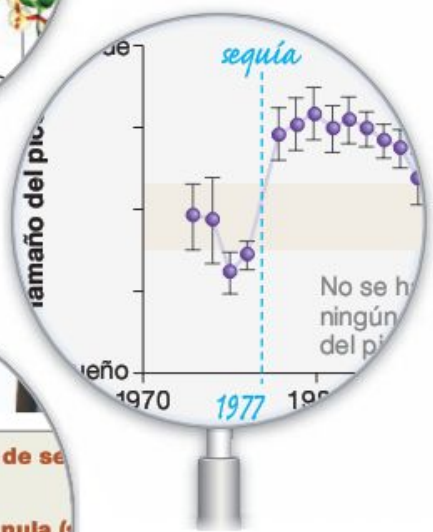
La mitad azul de los cuadros de ***Comprueba si lo has entendido*** te pide que hagas algo con la información de la mitad dorada. Si no puedes completar estos ejercicios, vuelve a leer esa sección del capítulo.

Los ejercicios de «**deberías ser capaz de...**», en azul, también te permiten comprobar si entiendes todos los puntos del ***Resumen de los conceptos clave*** al final de los capítulos.

La mitad de este libro es texto. La otra mitad son figuras y tablas. Las figuras siempre abordan conceptos importantes. Las tablas presentan la materia bruta de la ciencia; son ricas en datos.

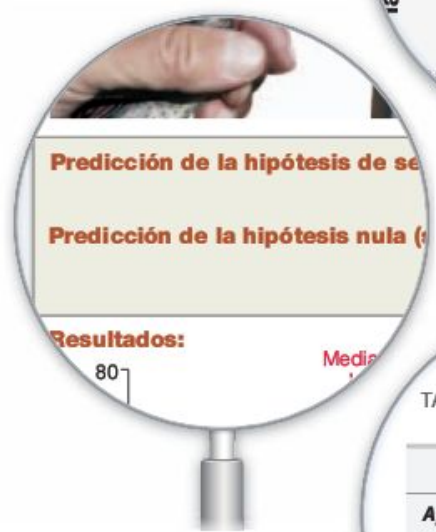
Busca las manos señalizadoras en las figuras. Señalan ideas importantes, las que tu profesor podría señalar en clase.





Algunas figuras y tablas te piden que analices datos y rellenes la información que falta. Tómate el tiempo necesario para hacer estos ejercicios; te ayudarán a dominar conceptos importantes.

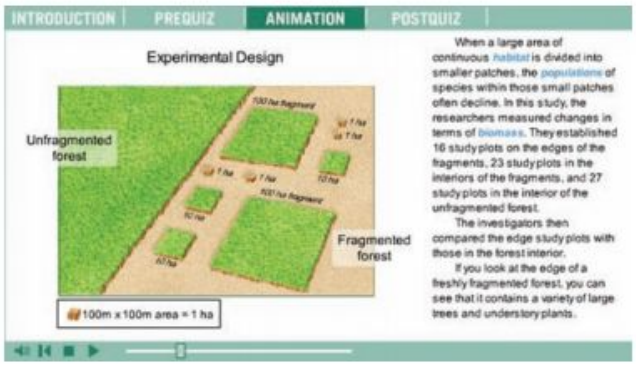
Los *Cuadros de experimentos* te ayudarán a entender cómo se diseñan los experimentos y te servirán de práctica para interpretar datos. Algunos dejan espacios en blanco para que tú rellenes las hipótesis nulas, los resultados previstos, o la conclusión.



Las *Tablas Resumen* reúnen información importante en un formato fácil de repasar. En el interior de la contraportada está la lista completa de Tablas Resumen.

MasteringBIOLOGY
www.masteringbio.com

Parte I: El *Área de estudio* (*Study Area*) incluye animaciones web y BioFlix.

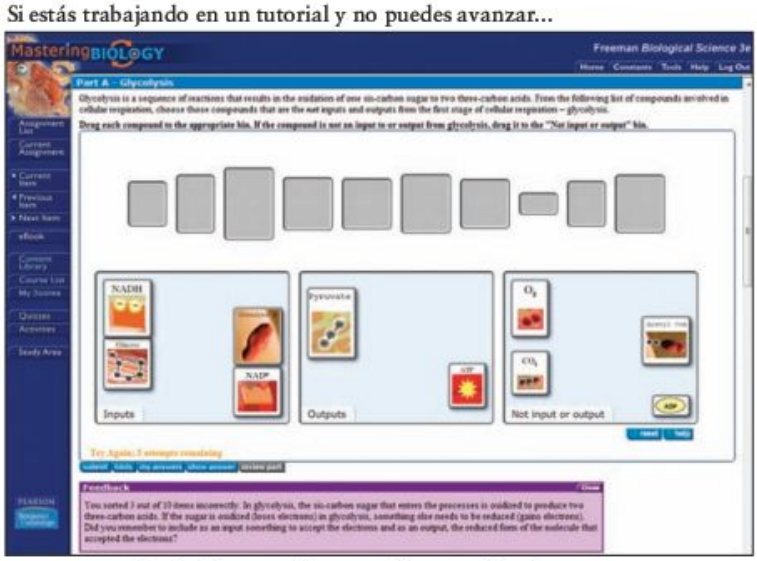


Animaciones web **Web Animation** Te ayudan a repasar temas importantes del texto. Las pruebas anteriores y posteriores te permiten comprobar si dominas la materia.

BioFlix **BioFlix** se encarga de las cuestiones más difíciles de la Biología con animaciones tridimensionales de calidad cinematográfica, presentaciones rotuladas, tutoriales para estudiantes cuidadosamente producidos, hojas de estudio y pruebas que apoyan a todos los tipos de alumnos. Las cuestiones incluyen viaje por una célula animal, viaje por una célula vegetal, transporte de membrana, respiración celular, fotosíntesis, mitosis, meiosis, replicación del DNA, síntesis de proteínas, transporte del agua en las plantas, cómo funcionan las neuronas, sinapsis y contracción muscular.

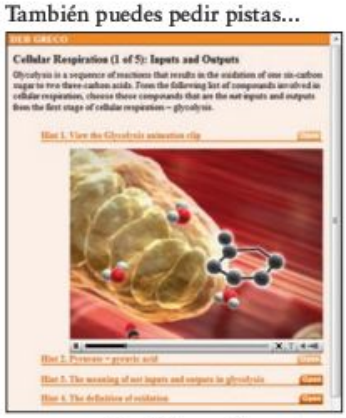
Parte 2: ***Las tareas de MasteringBiology*** incluyen tutoriales exhaustivos sobre los temas más difíciles de la Biología.

Si estás trabajando en un tutorial y no puedes avanzar...



..recibirás al instante la corrección específica de tu error.

También puedes pedir pistas...



..para recibir información sobre el tema y preguntas socráticas y ejercicios diseñados para guiarte hasta que domines el tema.

La Biología y el árbol de la vida

1

Un joven pulpo del arrecife, de Hawai, que también aparece en la portada de este libro. Es una de las diez millones de especies vivas en la actualidad.

CONCEPTOS CLAVE

- La Biología se inició con el desarrollo de (1) la teoría celular, que establece que todos los organismos están compuestos por células y que todas las células surgen de otras células previas, y (2) la teoría de la evolución por la selección natural, que mantiene que las especies cambian en el tiempo porque los individuos con ciertos rasgos heredables tienen más descendencia que otros.
- Un árbol filogenético es una representación gráfica de las relaciones evolutivas entre las especies. Estas relaciones se pueden estimar analizando las similitudes y las diferencias entre los rasgos. Las especies que comparten rasgos distintivos están estrechamente relacionadas y se sitúan muy próximas en el árbol de la vida.
- Los biólogos se hacen preguntas, generan hipótesis para contestarlas y diseñan experimentos que ponen a prueba las predicciones de distintas hipótesis.

Básicamente, la Biología es una búsqueda de ideas y observaciones que unifiquen nuestros conocimientos acerca de la diversidad de la vida, desde una bacteria que vive en las rocas hasta los pulpos y las personas. El Capítulo 1 es una introducción a esta búsqueda.

Los objetivos de este capítulo son introducir la asombrosa variedad de formas de vida actuales, considerar algunos rasgos fundamentales que todos los organismos comparten, y explorar cómo responden los biólogos a las preguntas acerca de la vida. El capítulo también introduce temas que se repetirán a lo largo de todo el libro: (1) analizar el funcionamiento de los organismos a nivel molecular, (2) entender por qué los organismos tienen los rasgos que les caracterizan, respecto a su historia evolutiva, y (3) ayudarte a aprender a pensar como un biólogo.

Comenzaremos examinando dos de las mayores ideas unificadoras de toda la ciencia: la teoría celular y la teoría de la evolución por selección natural. Cuando estos conceptos surgieron a mediados del siglo XIX, revolucionaron la visión del mundo que tenían los biólogos. La teoría celular proponía que todos los organismos están compuestos de células que nacen de otras células previas. La teoría de la evolución por selección natural mantenía que las especies han cambiado a lo largo del tiempo, y que están relacionadas entre sí a través de ancestros comunes. Esta teoría establecía que las bacterias, las setas, las rosas, los petirrojos y las personas pertenecen todos a un árbol de familia, parecido a las genealogías o árboles familiares que unen individuos.

Una **teoría** es una explicación de una clase muy general de observaciones o fenómenos. La teoría celular y la teoría de la evolución proporcionan las bases del desarrollo de la Biología moderna debido a que se centran en dos de las posibles preguntas más generales: ¿de qué están hechos los organismos?; ¿de dónde vienen? Comenzaremos abordando la primera de estas dos preguntas.

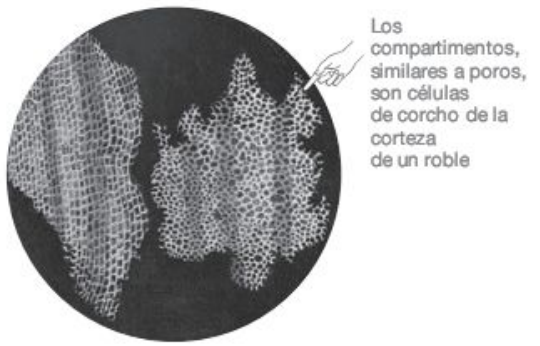
1.1 La teoría celular

El gran avance inicial de la Biología, la teoría celular, surgió tras 200 años de trabajo. En 1665 Robert Hooke utilizó un microscopio muy simple para estudiar la estructura del corcho (tejido de la corteza) de un roble. El instrumento aumentaba los objetos solo 30 veces (×30), pero permitió a Hooke ver algo extraordinario: en el corcho observó pequeños compartimentos similares a poros que eran invisibles para el ojo humano (**Figura 1.1a**). Estas estructuras se llamaron células.

Poco después de que Hooke publicara sus resultados, Anton van Leeuwenhoek consiguió fabricar microscopios mucho más potentes, algunos capaces de lograr hasta 300 aumentos. Con estos instrumentos, Leeuwenhoek estudió muestras de agua de un estanque y realizó las primeras observaciones de organismos unicelulares como el paramecio de la **Figura 1.1b.** También observó y describió la estructura de las células sanguíneas humanas y los espermatozoides.

En la década de 1670, un investigador, que estudiaba las hojas y los tallos de las plantas con un microscopio, concluyó que estas estructuras, grandes y complejas, están compuestas de muchas células individuales. A principios del siglo XIX se habían reunido las pruebas suficientes para que un biólogo declarara que *todos* los organismos están compuestos por células. Pero desde entonces, los biólogos han desarrollado microscopios que son decenas de miles de veces más potentes que el de Leeuwenhoek, y han descrito más de un millón de especies nuevas. ¿Se sostenía la afirmación del biólogo?

(a) La primera vez que se vieron las células: dibujo de Robert Hooke de 1665.



(b) Anton van Leeuwenhoek fue el primero que observó «animáculos» unicelulares en el agua de un estanque.

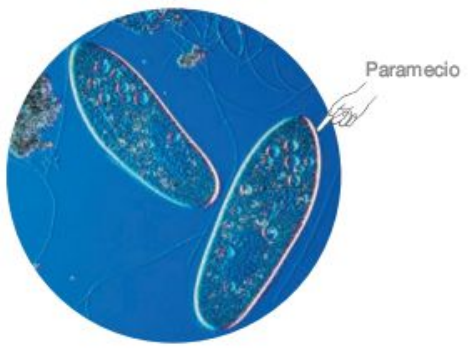


FIGURA 1.1 El descubrimiento de las células.

¿Están compuestos por células *todos* los organismos?

Los organismos más pequeños conocidos son bacterias que apenas miden 200 nanómetros de diámetro, o 200 *mil millonésimas partes* de un metro. (Véanse los anexos para repasar el sistema métrico y sus prefijos.) Se necesitarían 5.000 organismos de los mencionados, en fila, para llegar a un milímetro. Ésta es la distancia entre las marcas más pequeñas de una regla métrica. Por el contrario, las secuoyas pueden medir más de 100 metros de altura, lo que equivale a un edificio de 20 plantas. No obstante, las bacterias y las secuoyas están compuestas por el mismo ladrillo básico: la célula. Las bacterias consisten en una única célula; las secuoyas están compuestas por muchas células.

Los biólogos se han visto sorprendidos por la diversidad y la complejidad de las células a medida que los avances en la microscopía han permitido estudiar células con más aumentos. Sin embargo, la conclusión básica establecida en el siglo XIX se mantiene intacta: hasta donde se sabe, todos los organismos están compuestos por células. Hoy en día, la **célula** se define como un compartimento muy organizado rodeado de una estructura delgada y flexible llamada membrana plasmática, y que contiene sustancias químicas concentradas en una solución acuosa. Las reacciones químicas que sustentan la vida tienen lugar dentro de las células. La mayoría de éstas también pueden reproducirse mediante división, de hecho, copiándose a sí mismas.

El descubrimiento de que todos los organismos están compuestos por células fue muy importante, pero solo constituía la primera parte de la teoría celular. Además de saber de qué están hechos los organismos, los científicos querían conocer cómo se producen las células.

¿De dónde vienen las células?

La mayor parte de las teorías científicas tienen dos componentes: el primero describe un modelo del mundo natural, mientras que el segundo identifica un mecanismo o proceso que es el responsable de crear el modelo. Hooke y sus colegas científicos habían enunciado el componente de modelo de la teoría celular. En 1858, Rudolph Virchow añadió el componente de proceso al declarar que todas las células surgen de células preexistentes. La teoría celular completa, entonces, se puede enunciar así: todos los organismos están hechos de células, y todas las células provienen de células previas.

Esta afirmación suponía una amenaza directa a la explicación dominante, llamada «generación espontánea». En ese momento, la mayoría de los biólogos creía que los organismos surgen espontáneamente bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, se pensaba que las bacterias y los hongos que echan a perder alimentos, como la leche o el vino, aparecían *motu proprio* en esos medios ricos en nutrientes: llegaban a la vida a partir de materia no viva. La generación espontánea era una **hipótesis,** una explicación propuesta.

La hipótesis de que todas las células surgen de otras células, por el contrario, mantenía que las células no llegan a la vida de forma espontánea, sino que se producen cuando otras células crecen y se dividen. Los biólogos suelen utilizar *teoría* para las explicaciones propuestas para modelos generales de la naturaleza, e *hipótesis* para las explicaciones a preguntas más concretas.

Poco después de que se publicara la hipótesis de que todas las células surgen de otras células, Louis Pasteur se propuso comprobar sus predicciones experimentalmente. Una **predicción** es algo que puede medirse y que debe ser correcto si la hipótesis es válida. Pasteur quería determinar si podrían surgir microorganismos espontáneamente en un caldo de nutrientes, o bien si solo aparecen cuando el caldo se expone a una fuente de células. Para estudiar el problema, creó dos grupos experimentales: un caldo que no estaba expuesto a una fuente de células, y otro que sí lo estaba. La hipótesis de la generación espontánea predecía que las células aparecerían en ambos grupos. La hipótesis de que todas las células surgen de otras células predecía que solo aparecerían células en el experimento expuesto a una fuente de células.

La **Figura 1.2** muestra el diseño experimental de Pasteur. Se puede observar que los dos tratamientos son idénticos en todos los aspectos excepto en uno. Ambos utilizaban matraces de cristal llenos de la misma cantidad del mismo caldo de nutrientes. Los matraces se hirvieron durante el mismo tiempo para matar todos los organismos vivos, como bacterias u hongos. Pero como el matraz dibujado en la **Figura 1.2a** tenía el cuello recto, estaba expuesto a células después de la esterilización por calor. Estas células previas son las bacterias y los hongos que se adhieren a las partículas de polvo del aire. Podían caer al caldo de nutrientes porque el cuello del matraz

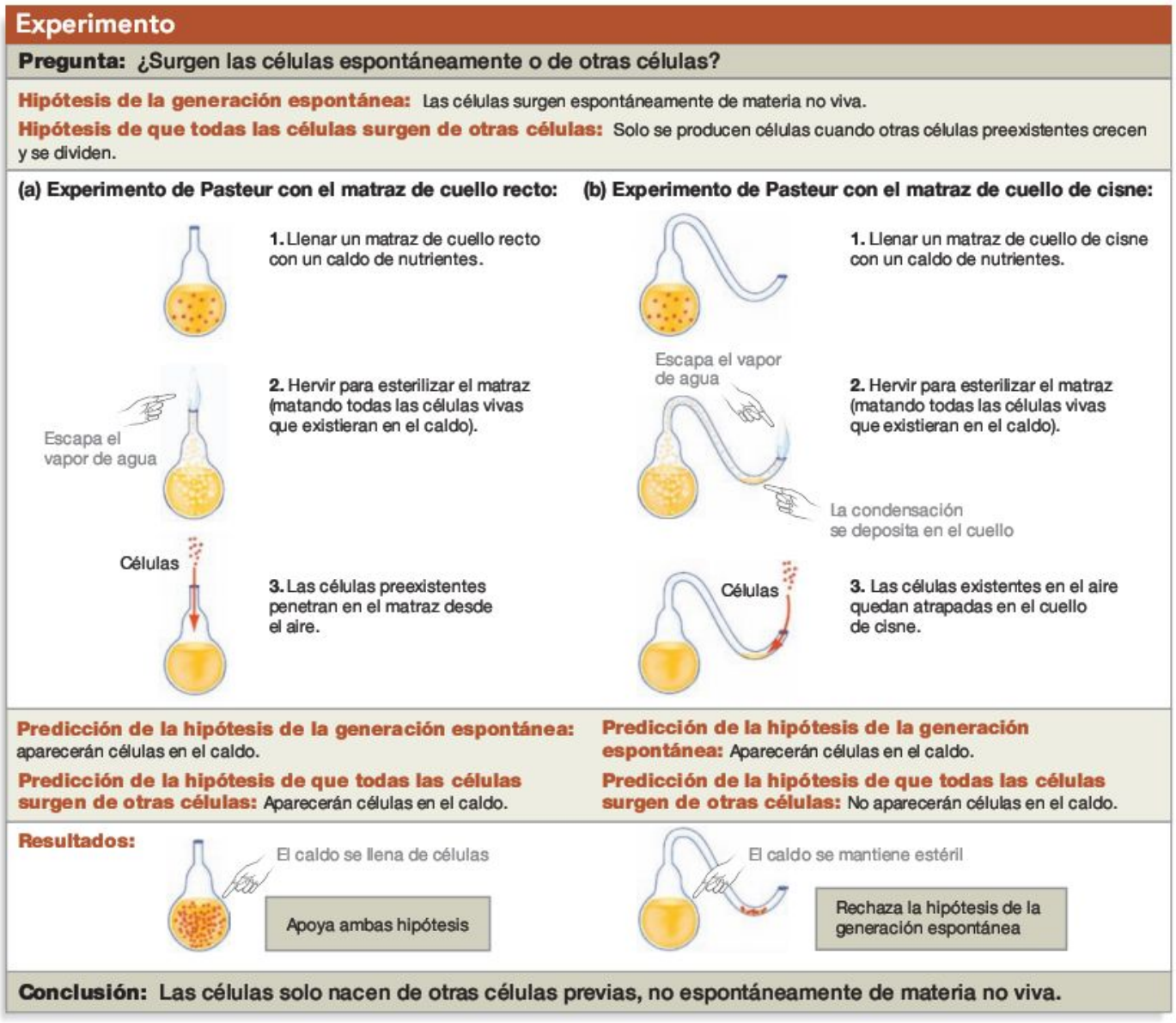


FIGURA 1.2 La hipótesis de la generación espontánea se pone a prueba mediante un experimento.

era recto. Por el contrario, el matraz de la **Figura 1.2b** tenía un largo cuello de cisne. Pasteur sabía que el agua se condensaría en el cayado del cuello de cisne después de hervir, y que esta agua atraparía a todas las bacterias y los hongos que penetraran con las partículas de polvo. Así pues, el matraz de cuello de cisne estaba aislado de todas las fuentes de células incluso aunque siguiera estando expuesto al aire.

El diseño experimental de Pasteur fue eficaz porque solo existía una diferencia entre los dos tratamientos, y porque la diferencia era el factor que se estaba poniendo a prueba (en este caso, la exposición del caldo a células presentes). Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de identificar los problemas que surgirían si hubiera puesto distintos tipos de caldo en los dos grupos, hervido durante tiempos diferentes, o utilizado un matraz de porcelana en un caso y un matraz de cristal en el otro.

¿Y los resultados de Pasteur? Como muestra la Figura 1.2, el matraz expuesto a células se llenó rápidamente de bacterias y hongos. Esta observación fue importante porque demostró que la esterilización mediante calor no había alterado la capacidad del caldo de sustentar el cultivo, y porque apoyaba la hipótesis de que el cultivo empezaba con células ya existentes. Pero el caldo del matraz de cuello de cisne permanecía estéril. Incluso dejando el matraz durante meses, no aparecían organismos.

Como los datos de Pasteur eran contrarios a las predicciones de la hipótesis de la generación espontánea, los resultados persuadieron a la mayoría de los biólogos de que la hipótesis de que todas las células surgen de otras células era la correcta.

El éxito del componente de proceso de la teoría celular tuvo una implicación muy importante: si todas las células nacen de células preexistentes, se deduce que todos los individuos de una población de organismos unicelulares están relacionados por un ancestro común. Del mismo modo, en un individuo multicelular como tú, todas las células presentes descienden de células previas, hasta llegar a un óvulo fertilizado. Un óvulo fertilizado es una célula creada por la fusión de un espermatozoide y un óvulo, células formadas en los individuos de la generación precedente. De este modo, todas las células de un organismo multicelular están vinculadas por un ancestro común.

La segunda gran teoría fundadora de la Biología es similar, en esencia, a la teoría celular. También resultó publicada el mismo año que la hipótesis de que todas las células nacen de otras células. Fue la comprensión, alcanzada de forma independiente por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, de que todas las *especies* (todos los tipos identificables y distintos de organismos) están relacionadas por ancestros comunes.

1.2 La teoría de la evolución por la selección natural

En 1858, se leyeron unos cortos artículos escritos independientemente por Darwin y Wallace a un pequeño grupo de científicos en un encuentro de la Sociedad Lineana de Londres. Un año más tarde, Darwin publicó un libro que ampliaba la idea resumida en esos breves artículos. El libro se llamaba *El origen de las especies*. La primera edición se agotó en un día.

¿Qué es la evolución?

Del mismo modo que la teoría de células, la teoría de la evolución por selección natural tiene un componente de modelo y otro de proceso. La teoría de Darwin y Wallace establecía dos importantes conceptos respecto a los modelos del mundo natural. El primer concepto era que las especies estaban relacionadas por ancestros comunes. Esto se oponía a la opinión predominante de la ciencia en ese momento, que era que las especies representan entidades independientes creadas de una en una por un ser divino. El segundo concepto resultaba igualmente novedoso: en vez de aceptar la hipótesis popular de que las especies permanecen inalterables en el tiempo, Darwin y Wallace proponían que las características de las especies pueden cambiar de generación en generación. Darwin denominó a este proceso «descendencia con modificación».

Evolución, entonces, significa que las especies no son identidades independientes e inalterables, sino que se relacionan entre sí y cambian en el tiempo. Esta parte de la teoría de la evolución (el componente de modelo) no era original de Darwin y Wallace; varios científicos habían llegado a las mismas conclusiones acerca de las relaciones entre especies. El gran mérito de Darwin y Wallace fue proponer un proceso, denominado **selección natural,** que explica *cómo* sucede la evolución.

¿Qué es la selección natural?

La selección natural se produce siempre que se cumplan dos condiciones. La primera es que los individuos de una población varían respecto a las características que sean **heredables,** es decir, los rasgos que pueden ser transmitidos a la descendencia. Una **población** se define como un grupo de individuos de la misma especie que vive en la misma área al mismo tiempo. Darwin y Wallace habían estudiado poblaciones naturales durante el tiempo suficiente como para darse cuenta de que la variación entre individuos es prácticamente universal. En el trigo, por ejemplo, algunos individuos son más largos que otros. Por el trabajo de los agricultores, Darwin y Wallace sabían que de los progenitores cortos solía producirse descendencia corta. Investigaciones posteriores han demostrado que la variación heredable existe en la mayoría de los rasgos y las poblaciones. La segunda condición de la selección natural es que, en un ambiente concreto, ciertas versiones de esos rasgos heredables ayudan a los individuos a sobrevivir mejor o a reproducirse más que otras versiones. Por ejemplo, si las plantas de trigo altas se quiebran fácilmente con el viento, entonces, en lugares ventosos las plantas más cortas tenderán a sobrevivir mejor y dejar más descendencia que las plantas más altas.

Si ciertos rasgos heredables conducen a un mayor éxito en la producción de descendencia, entonces esos rasgos se hacen más frecuentes en la población a lo largo del tiempo. De este modo, las características de la población cambian como resultado de la acción de la selección natural sobre los individuos. Éste es un concepto clave: la selección natural actúa sobre los individuos, pero el cambio evolutivo solo afecta a las poblaciones. En este ejemplo, las poblaciones de trigo que crecen en lugares ventosos tienden a acortarse de generación en generación. Pero en una generación concreta, ninguna de las plantas de trigo individuales se alarga ni se acorta como

resultado de la selección natural. Este tipo de cambio en las características de una población, a lo largo del tiempo, es la evolución. La evolución tiene lugar cuando las variaciones heredables provocan diferencias respecto al éxito de la reproducción. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de hacer un gráfico mostrando cómo la longitud media del tallo cambiará con el tiempo en una población que ocupa un ambiente ventoso, frente a un ambiente sin viento, en el que las plantas más altas tengan una ventaja porque acceden mejor al sol. (Véase cómo leer y construir gráficos en **BioHabilidades 1,** al final de este libro).

Darwin también introdujo algunos términos nuevos para identificar lo que sucede durante la selección natural. Por ejemplo, en el español de la calle, la palabra «eficacia» significa capacidad de lograr el efecto deseado. Sin embargo, en Biología, **eficacia biológica** *(fitness)* se refiere a la capacidad de un individuo de producir muchos descendientes. De forma parecida, la palabra *adaptación* en el español habitual significa que un individuo se acomoda y cambia para funcionar bajo circunstancias diferentes. Pero en Biología, **adaptación** es un rasgo que aumenta la eficacia biológica de un individuo en un entorno determinado. De nuevo, consideremos el trigo: en los hábitats con mucho viento, las plantas de trigo con tallos cortos son más eficaces que los individuos con tallos largos. Los tallos cortos son una adaptación a ambientes ventosos.

Para aclarar aún más cómo funciona la selección natural, consideremos el origen de las verduras denominadas «plantas de la familia del repollo». El brócoli, la coliflor, las coles de Bruselas, el repollo, la col rizada, la col de Milán y la berza descendieron de la misma especie, la planta salvaje de la familia de la mostaza que muestra la **Figura 1.3a.** Para crear la planta llamada brócoli, los horticultores seleccionaron individuos de la especie salvaje de mostaza con tallos de floración especialmente grandes y compactos. En la mostaza, el tamaño y la forma de los tallos de floración son rasgos heredables. Cuando los individuos seleccionados se cruzaron entre sí, su descendencia demostró tener tallos de floración más grandes y más compactos, de media, que la población original (**Figura 1.3b**). Repitiendo este proceso en muchas generaciones, los horticultores lograron una población cuyos tallos de floración eran extraordinariamente grandes y compactos. La población lograda había sido seleccionada artificialmente por el tamaño y la forma de su tallo de floración; como muestra la **Figura 1.3c,** apenas recuerda la forma del ancestro. Hay que tener en cuenta que, durante este proceso, el tamaño y la forma del tallo de floración de cada planta individual no cambiaron durante la vida de la planta, sino que el cambio tuvo lugar en las características de la población a lo largo del tiempo. La gran idea de Darwin fue que la selección natural cambia las características de una población salvaje a lo largo del tiempo, al igual que la manipulación intencional de la «selección artificial» cambia las características de una población domesticada con el tiempo.

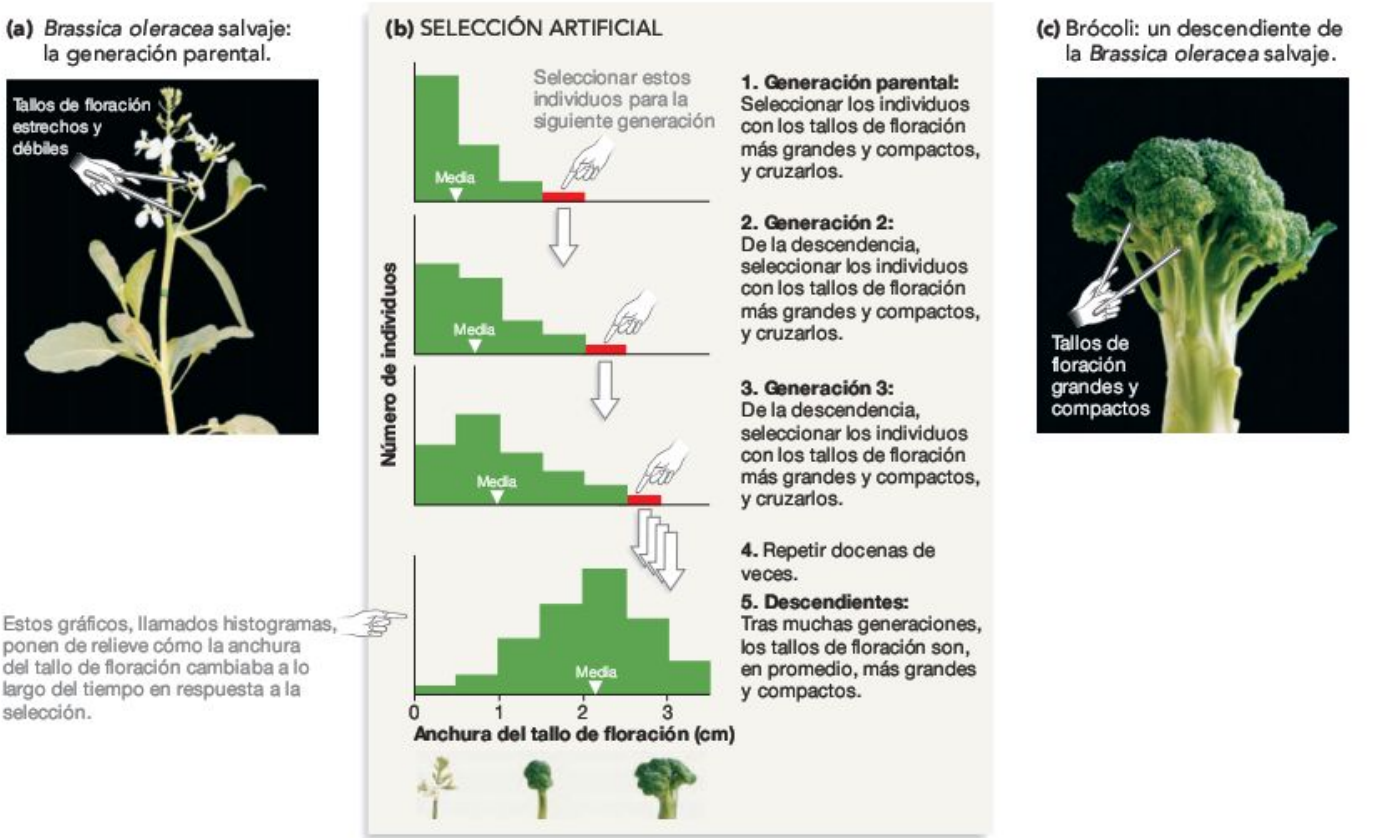


FIGURA 1.3 La selección artificial puede provocar cambios notables en los organismos.

Desde que Darwin y Wallace publicaron su trabajo, los biólogos han logrado documentar cientos de ejemplos de selección natural en poblaciones salvajes. Han acumulado muchísimas pruebas que ponen de manifiesto que las especies han cambiado con el tiempo.

En conjunto, la teoría celular y la teoría de la evolución otorgaron a la naciente ciencia de la Biología dos ideas nucleares y unificadoras:

1. La célula es la unidad estructural básica de todos los organismos.
2. Todas las especies están relacionadas por ancestros comunes y han cambiado con el tiempo por la selección natural.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La selección natural tiene lugar cuando la variación heredable de ciertos rasgos provoca un mayor éxito en la reproducción. Como los individuos con esos rasgos producen mucha descendencia con los mismos rasgos, los rasgos aumentan de frecuencia y se produce la evolución.
- La evolución es simplemente un cambio de las características de una población a lo largo del tiempo.

Deberías ser capaz de...

Explicar por qué son incorrectos los siguientes conceptos, falsos pero frecuentes, acerca de la evolución mediante selección natural, utilizando el ejemplo de la selección en la longitud de los tallos del trigo.

1) La evolución es progresiva, lo que significa que las especies siempre se hacen más grandes, más complejas o «mejores» de alguna forma.
2) Los individuos, así como las poblaciones, cambian cuando tiene lugar la selección natural.
3) Los individuos con mayor eficacia biológica son más fuertes o más grandes, o «más dominantes».

(a) El *Tragopogon mirus* (izquierda) evolucionó del *Tragopogon dubius* (derecha).

(b) Distintas especies del *Jadera haematoloma* se alimentan de las plantas nativas (izquierda) y las introducidas (derecha).

(c) Distintas especies de la mosca del gusano se alimentan de frutos del espino (izquierda) o manzanas (derecha).

FIGURA 1.4 Especiación en acción. Las parejas de organismos mostradas en la figura están en vías de convertirse en especies independientes (véase el Capítulo 26).

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Artificial Selection

1.3 El árbol de la vida

La Sección 1.2 abordaba cómo cambian con el tiempo las poblaciones individuales debido a la selección natural. Pero en las últimas décadas, los biólogos también han documentado docenas de casos en los que la selección natural ha provocado que las poblaciones de una especie diverjan y formen nuevas especies. Este proceso de divergencia se denomina **especiación.** En varias ocasiones, los biólogos están documentando la formación de nuevas especies ante nuestros ojos (**Figura 1.4**).

Las investigaciones sobre la especiación apoyan una idea propuesta por Darwin y Wallace hace más de un siglo: que la selección natural puede provocar cambios *entre* las especies además de dentro de las especies. Las conclusiones ampliadas son que todas las especies derivan de especies previas y que todas las especies, pasadas y presentes, comparten un único ancestro común. Si la teoría de la evolución por la selección natural es válida, los biólogos deberían ser capaces de reconstruir un **árbol de la vida,** un árbol de familia de los organismos. Si la vida en la Tierra surgió una única vez, entonces ese diagrama describiría las relaciones genealógicas entre las especies con una única especie ancestral en la base.

¿Se ha logrado este hito? Si el árbol de la vida existe, ¿cómo es? Para responder a estas preguntas, debemos echar la vista atrás y repasar cómo organizaban los biólogos la diversidad de organismos *antes* de la aparición de la teoría celular y la teoría de la evolución.

Taxonomía lineana

En ciencias, **taxonomía** significa nombrar y clasificar organismos. Esta rama de la Biología empezó a florecer en 1735, cuando un botánico llamado Carlos Linneo decidió poner orden en la increíble diversidad de organismos que se estaban descubriendo entonces.

El pilar del sistema de Linneo es un nombre compuesto por dos palabras, único para cada tipo de organismo. La primera palabra indica el **género** del organismo. Un género se compone de un grupo de especies estrechamente relacionadas. Por ejemplo, Linneo colocó a los humanos en el género *Homo*. Aunque los humanos son la única especie viva de este género, varios organismos extintos, que andaban erectos y utilizaban herramientas habitualmente, también se asignaron posteriormente al *Homo*. El segundo término de este nombre de dos palabras identifica la especie del organismo. En la Sección 1.2 se definió la especie como un tipo de organismo diferente e identificable. De manera más formal, una **especie** está compuesta de individuos que habitualmente se reproducen entre sí o comparten características que son distintas de las de otras especies. Linneo otorgó a los humanos el nombre específico de *sapiens*.

La designación del género y la especie de un organismo constituye su nombre científico o nombre latino. Los nombres científicos siempre se escriben en cursiva. Los géneros siempre se escriben en mayúscula, pero las especies no: por ejemplo, *Homo sapiens*. Los nombres científicos se basan en raíces griegas o latinas o en palabras «latinizadas» de otro idioma (véase el **Cuadro 1.1**). Linneo puso un nombre científico a todas las especies conocidas entonces. (También latinizó su propio nombre, de Karl von Linné a Carolus Linnaeus.)

Linneo mantenía que no debía asignarse el mismo nombre de género y especie a distintos tipos de organismos. Se podrían asignar otras especies al género *Homo*, y los miembros de otros géneros podrían ser denominados *sapiens*, pero solo a los humanos se les llama *Homo sapiens*. Cada nombre científico es único.

El sistema de Linneo ha resistido el paso del tiempo. Su sistema de denominación con dos palabras, o **nomenclatura binomial,** sigue siendo el estándar en Biología.

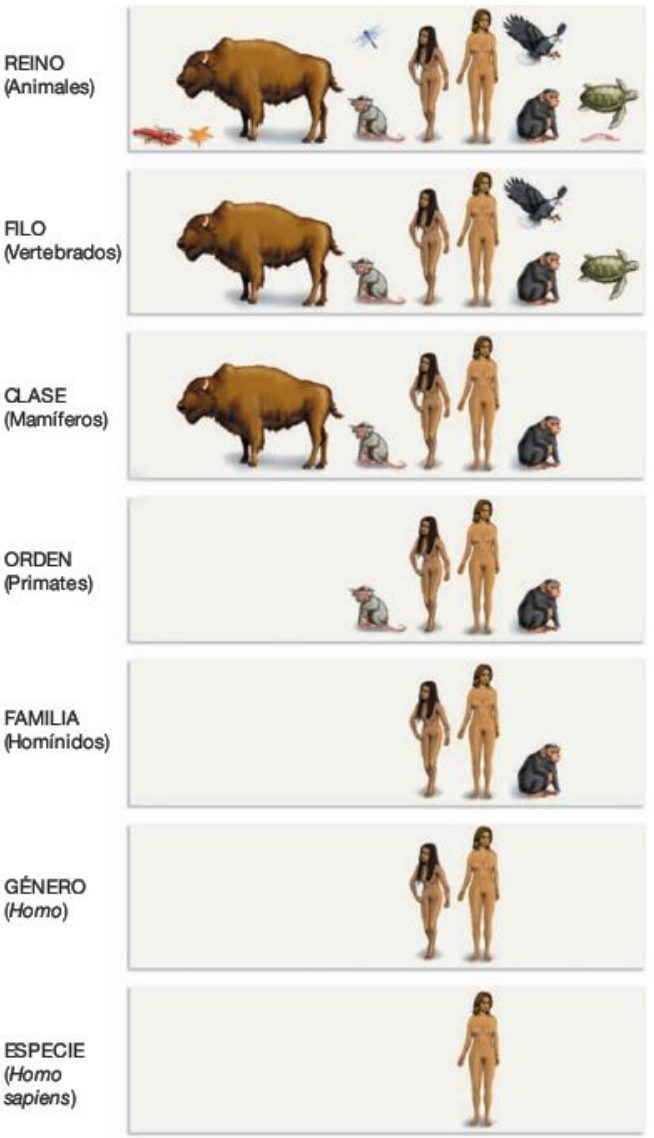


FIGURA 1.5 Niveles taxonómicos de Linneo. En el sistema lineano, cada especie animal se sitúa en una jerarquía taxonómica de siete niveles. Los niveles inferiores están anidados con los superiores.

Niveles taxonómicos Para organizar y clasificar la inmensa diversidad de especies descubiertas en el siglo XVIII, Linneo creó una jerarquía de grupos taxonómicos: del agrupamiento más específico al menos, los niveles son **especie, género, familia, orden, clase, filo** y **reino.** La **Figura 1.5** muestra cómo funciona este esquema de clasificación anidada, o jerárquica, utilizando a los humanos como ejemplo. Aunque nuestra especie es el único miembro vivo del género *Homo*, los humanos están agrupados con el orangután, el gorila, el chimpancé común y el bonobo en una familia denominada «homínidos». Linneo agrupó a los miembros de esta familia con los babuinos, los monos y los lémures en un orden llamado «primates». Los primates están incluidos en la clase «mamíferos» con los roedores, los bisontes y otros organismos que tienen pelaje y producen leche. Los mamíferos, a su vez, se unen a otros animales con estructuras denominadas notocordas en el filo «vertebrados», y se agrupan con todos los demás animales en el reino animal. Cada uno de los grupos reseñados (primates, mamíferos, *Homo sapiens*) se puede denominar **taxón.** La base del sistema de Linneo es que los taxones inferiores están anidados con los superiores.

Aún perviven ciertos aspectos de este esquema jerárquico. No obstante, a medida que la Biología maduró, aparecieron varios problemas en la propuesta original de Linneo.

¿Cuántos reinos hay? Linneo propuso que las especies podían organizarse en dos reinos: plantas y animales. Según Linneo, los organismos que no se mueven y que producen su propio alimento son plantas; mientras que los organismos

que se mueven y consiguen su alimento comiendo a otros organismos son animales.

Sin embargo, no todos los organismos entran fácilmente en estas categorías. El moho, las setas y otros hongos viven de absorber nutrientes de plantas y animales, vivos o muertos. Incluso aunque no fabriquen su propia comida, se adscribieron al reino de las plantas dado que no se mueven. Los minúsculos organismos unicelulares llamados bacterias también crearon problemas. Algunas bacterias se mueven, y muchas producen su propio alimento, pero inicialmente también se pensó que eran plantas.

Además, surgió una importante división distinta cuando los avances en la microscopía permitieron a los biólogos estudiar con detalle los contenidos de las células. En las plantas, los animales y muchos otros organismos, las células contienen una estructura prominente denominada núcleo (**Figura 1.6a**). Pero en las bacterias, las células carecen de este componente central (**Figura 1.6b**). Los organismos con núcleo se denominan **eucariotas** («verdadero núcleo»); los organismos sin núcleo se llaman **procariotas** («antes del núcleo»). La inmensa mayoría de procariotas son unicelulares («una célula»); muchos eucariotas son multicelulares («muchas células»). Estos hallazgos indicaban que la división más importante de la vida era entre procariotas y eucariotas.

En respuesta a los nuevos datos acerca de la diversidad de la vida, los biólogos propusieron otras clasificaciones. A finales de la década de 1960, un investigador sugirió que un sistema de cinco reinos refleja mejor los modelos observados en la naturaleza. Este sistema de cinco reinos se muestra en la **Figura 1.7.** Aunque el esquema se utilizó ampliamente, solo representa una de las muchas propuestas. Otros biólogos plantearon que los organismos se organizan en tres, cuatro, seis u ocho reinos.

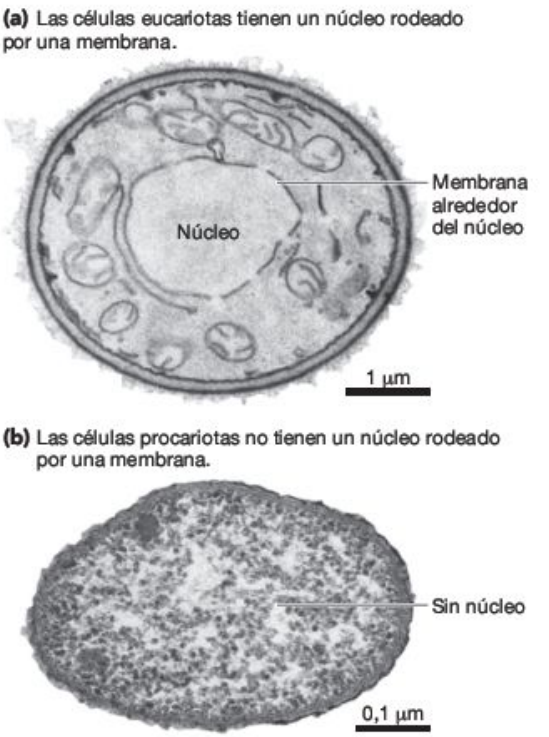


FIGURA 1.6 Eucariotas y procariotas.

EJERCICIO Estudia las cotas de la escala y dibuja dos óvalos que representen fielmente el tamaño relativo de una célula eucariota y otra procariota.

Uso de moléculas para conocer el árbol de la vida

Cuando se publicó la propuesta de los cinco reinos, Carl Woese y sus colaboradores empezaron a trabajar en el problema desde un ángulo completamente diferente. En vez de asignar los organismos a los reinos basándose en características como la presencia de un núcleo o la capacidad de movimiento o de producir alimento, intentaron entender las relaciones entre organismos analizando sus componentes químicos. Su objetivo era conocer la **filogenia** (que significa «origen de la tribu») de todos los organismos, es decir, sus relaciones genealógicas reales. Para conocer la cercanía o la distancia entre distintos organismos, Woese y sus colaboradores necesitaban estudiar una molécula presente en todos los organismos. La molécula elegida se llama «rRNA de la subunidad pequeña». Es un componente esencial de la maquinaria que todas las células utilizan para crecer y reproducirse.

Aunque el rRNA es una molécula grande y compleja, su estructura básica es sencilla. La molécula de rRNA está compuesta de una secuencia de cuatro componentes químicos más pequeños llamados ribonucleótidos. Estos ribonucleótidos se denotan con las letras A, U, C y G. En el rRNA, los ribonu-

CUADRO 1.1 Nombres y términos científicos

Los nombres y los términos científicos suelen estar basados en raíces léxicas griegas o latinas que son muy descriptivas. Por ejemplo, *Homo sapiens* deriva de la palabra latina *Homo,* que significa 'hombre,' y *sapiens,* 'sabio' o 'conocedor.' La levadura que utilizan los panaderos para hacer pan y los cerveceros para producir cerveza se denomina *Saccharomyces cerevisiae*. La raíz griega *saccharo* significa 'azúcar', y *myces* hace referencia a un hongo. Al *Saccharomyces* se le llama correctamente «hongo del azúcar» debido a que la levadura es un hongo y porque a las cepas domesticadas de levadura que se utilizan en la panadería industrial y la elaboración de cerveza por lo general se las alimenta con azúcar. El nombre específico del organismo, *cerevisiae,* es «cerveza» en latín. En una traducción aproximada, entonces, el nombre científico de la levadura de los cerveceros significa 'hongo del azúcar para cerveza'.

La mayoría de los biólogos piensa que es muy útil memorizar algunas raíces frecuentes del griego y el latín. Para ayudarte en este proceso, los términos nuevos que surjan en el texto suelen estar acompañados de la referencia a la raíz léxica griega o latina entre paréntesis.

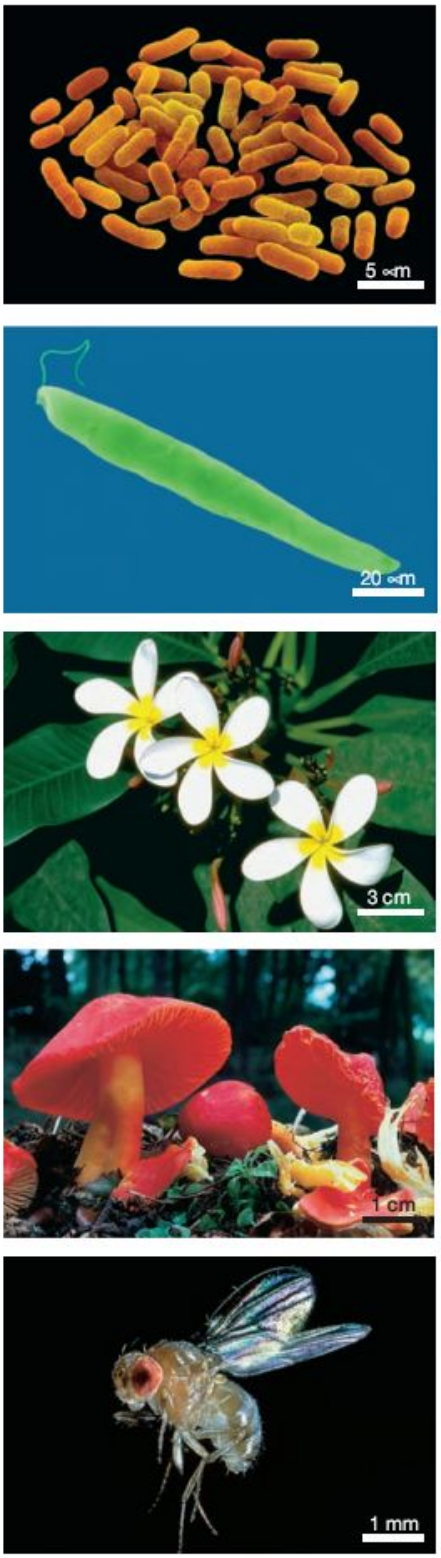


FIGURA 1.7 El esquema de los cinco reinos. Durante décadas, la mayoría de los biólogos aceptó la hipótesis de que los organismos se pueden clasificar en los cinco reinos aquí mostrados.

PREGUNTA ¿Cuántas veces es más grande una mosca de la fruta que una de las células procariotas representadas en la figura?

deótidos se unen entre sí linealmente, como los vagones de un tren de mercancías (**Figura 1.8**).

¿Por qué podría ser útil el rRNA para conocer las relaciones entre organismos? La respuesta es que la secuencia de ribonucleótidos del rRNA es un rasgo, similar a la longitud de los tallos del trigo o los tallos de floración del brócoli, que puede cambiar a lo largo de la evolución. Aunque el rRNA realiza la misma función en todos los organismos, la secuencia de los ribonucleótidos básicos de esta molécula no es idéntica en todas las especies. En las plantas terrestres, por ejemplo, la molécula podría empezar con la secuencia A-U-A-U-C-G-A-G. En las algas verdes, estrechamente relacionadas con las plantas terrestres, la misma sección de la molécula podría contener A-U-A-U-G-G-A-G. Pero en las algas marrones, que no están estrechamente relacionadas con las algas verdes ni con las plantas terrestres, la misma parte de la molécula podría ser A-A-A-U-G-G-A-G.

El programa de investigación que Woese y sus colaboradores siguieron se basaba en una sencilla premisa: si la teoría de la evolución es correcta, entonces las secuencias de rRNA deberían ser muy similares en los organismos estrechamente relacionados, pero no tan parecidas en aquellos menos relacionados. Ciertos grupos, como las plantas, deberían compartir ciertas variaciones del rRNA que otras especies no tienen.

Para poner a prueba esta premisa, los investigadores determinaron la secuencia de ribonucleótidos del rRNA de muchas especies. Luego consideraron la implicación de las similitudes y las diferencias de la secuencia en las relaciones entre las especies. El objetivo era crear un diagrama que describiera la filogenia de los organismos del estudio. Un diagrama que muestre la historia evolutiva de esta forma se denomina **árbol filogenético.** Al igual que un árbol genealógico familiar muestra las relaciones entre individuos, un árbol filogenético muestra las relaciones entre especies. En este tipo de árbol, las ramas cercanas representan especies estrechamente relacionadas; las ramas más lejanas representan especies cuya relación es más distante.

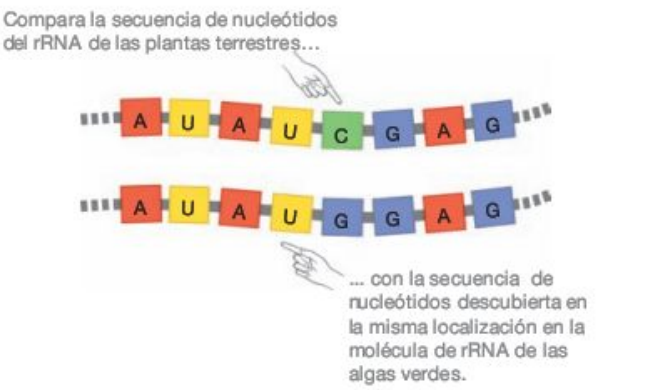


FIGURA 1.8 Las moléculas de RNA están compuestas por moléculas más pequeñas. La molécula completa del rRNA de la subunidad pequeña contiene unos 2.000 ribonucleótidos; en esta comparativa solo se muestran 8.

PREGUNTA Suponiendo que en la misma porción de rRNA, los mohos y otros hongos presentan la secuencia A-U-A-U-G-G-A-C; según estos datos, los hongos ¿están más cerca de las algas verdes o de las plantas terrestres? Justifica tu respuesta.

El árbol de la vida estimado a partir de una serie de genes Para construir un árbol filogenético, los investigadores utilizan un ordenador para descubrir la disposición de las ramas que resulte más consistente con las similitudes y las diferencias observadas en los datos. Aunque el trabajo inicial se basaba únicamente en las secuencias de ribonucleótidos del rRNA, en la actualidad los biólogos utilizan conjuntos de datos que incluyen secuencias de muchísimos genes. La **Figura 1.9** muestra un árbol reciente, obtenido comparando esas secuencias. Como este árbol incluye especies de muchos reinos y filos diferentes, a menudo se le llama «árbol universal», o árbol de la vida. Véase la ayuda para aprender a descifrar un árbol filogenético en las **BioHabilidades 2**.

El árbol de la vida obtenido del rRNA y otros datos genéticos sorprendió a los biólogos. Por ejemplo:

- La división fundamental de los organismos no es plantas y animales, ni siquiera procariotas y eucariotas. Por el contrario, aparecen *tres* grupos principales: (1) las bacterias; (2) otro grupo de organismos procariotas, unicelulares, denominados *Archaea*; y (3) los eucariotas. Para acoplar esta nueva perspectiva de la diversidad de los organismos, Woese creó un nuevo nivel taxonómico, llamado dominio. Como indica la Figura 1.9, los tres dominios de la vida se llaman actualmente *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*.
- Algunos de los reinos que habían sido definidos previamente no reflejan cómo tuvo lugar realmente la evolución. Por ejemplo, recuerda que Linneo agrupó los eucariotas multicelulares conocidos como hongos con las plantas. Pero los datos genéticos indican que los hongos están relacionados más estrechamente con los animales que con las plantas.
- Los dominios *Bacteria* y *Archaea* son mucho más diversos de lo que nadie había imaginado. Si las diferencias entre animales, hongos y plantas les hacen merecedores de ocupar cada uno un reino distinto, entonces existen docenas de reinos entre los procariotas.

El árbol de la vida es un trabajo en constante actualización Del mismo modo que investigar en tu árbol genealógico puede ayudarte a entender quién eres y de dónde vienes, el árbol de la vida ayuda a los biólogos a entender las relaciones entre organismos y la historia de las especies. Por ejemplo, el descubrimiento de las *Archaea* y la localización de linajes como los hongos, se convirtieron en interesantes hitos de nuestro conocimiento acerca de la biodiversidad. El trabajo en el árbol de la vida continúa a un ritmo acelerado, no obstante, y la colocación de ciertas ramas en el árbol provoca encendidos debates. A medida que aumenten las bases de datos y mejoren las técnicas para analizar los datos, la forma del árbol de la vida presentado en la Figura 1.9 cambiará sin duda.

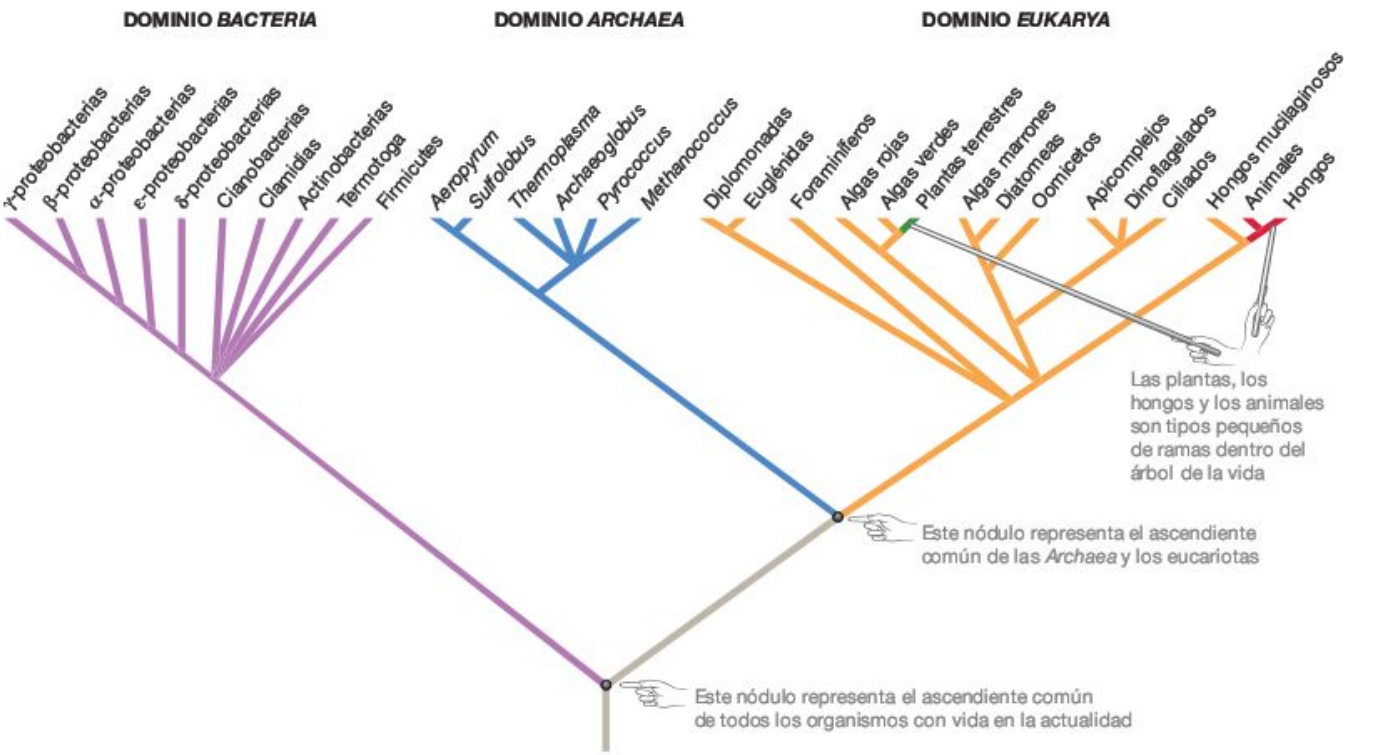


FIGURA 1.9 El árbol de la vida. «Árbol universal» obtenido de una gran cantidad de datos de secuencias génicas. Se muestran los tres dominios de la vida derivados del análisis. Se proporcionan los nombres comunes de la mayoría de los linajes de los dominios *Bacteria* y *Eukarya*. Se señalan los géneros de los miembros del dominio *Archaea*, ya que la mayoría de estos organismos carece de nombres comunes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Un árbol filogenético muestra las relaciones evolutivas entre las especies.
- Para deducir dónde se sitúan las especies en un árbol filogenético, los biólogos estudian las características de esas especies. Las especies estrechamente relacionadas deberían tener características similares, mientras que aquellas con una relación más lejana deberían ser menos similares.

Deberías ser capaz de...

Examinar las siguientes secuencias y dibujar un árbol filogenético que muestre las relaciones entre las especies A, B, y C que implican estos datos:

Especie A:	A	A	C	T	A	G	C	G	C	G	A	T
Especie B:	A	A	C	T	A	G	C	G	C	C	A	T
Especie C:	T	T	C	T	A	G	C	G	G	T	A	T

1.4 Práctica de la Biología

Este capítulo ha introducido algunas de las grandes ideas de la Biología. La elaboración de la teoría celular y de la teoría de la evolución por la selección natural proporcionó los cimientos de la joven ciencia; el árbol de la vida es una construcción relativamente reciente que ha revolucionado el conocimiento de los investigadores acerca de la diversidad de la vida en la Tierra.

Estas teorías se consideran extraordinarias porque explican aspectos fundamentales de la naturaleza, y porque han demostrado consistentemente que son correctas. Se consideran correctas porque se han puesto a prueba extensamente y han salido airosas. ¿Cómo ponen a prueba los biólogos las ideas acerca del funcionamiento del mundo natural? La respuesta es que ponen a prueba las predicciones hechas a partir de hipótesis alternativas, a menudo realizando experimentos cuidadosamente diseñados. Para aclarar cómo funciona este enfoque, consideraremos dos cuestiones que ocupan actualmente a los investigadores.

¿Por qué las jirafas tienen el cuello largo? Introducción a la comprobación de las hipótesis

Si te preguntaran por qué las jirafas tienen el cuello largo, podrías decir que el cuello largo permite a las jirafas alcanzar comida inaccesible para otros mamíferos. Esta hipótesis aparece en las leyendas africanas y muchos biólogos la han aceptado tradicionalmente. La hipótesis de la competición por la comida es tan plausible, de hecho, que durante décadas a nadie se le ocurrió ponerla a prueba. No obstante, recientemente Robert Simmons y Lue Scheepers recogieron datos indicativos de que la hipótesis de la competición por la comida solo es una parte de la historia. Su análisis sugiere una hipótesis alternativa: que el cuello largo permite a las jirafas utilizar la cabeza como una eficaz arma para golpear a sus oponentes.

¿Cómo pusieron a prueba los biólogos la hipótesis de la competición por la comida? ¿Qué datos apoyan la explicación alternativa? Antes de intentar responder a estas preguntas, es importante destacar que poner a prueba una hipótesis es un proceso de dos pasos. El primer paso es formular la hipótesis con tanta precisión como sea posible y reseñar las predicciones que se derivan de ella. El segundo paso es diseñar un estudio observacional o experimental que sea capaz de comprobar esas predicciones. Si las predicciones son exactas, entonces la hipótesis resulta fortalecida. Si no se cumplen las predicciones, los investigadores hacen más pruebas, modifican la hipótesis original, o buscan explicaciones alternativas.

Hipótesis de la competición por la comida: predicciones y pruebas Formulada con precisión, la hipótesis de la competición por la comida expone que las jirafas compiten por la comida con otras especies de mamíferos. Cuando la comida escasea, como sucede durante la estación seca, las jirafas con el cuello más largo pueden llegar a la comida que es inaccesible para otras especies y para las jirafas con cuello más corto. Como resultado, los individuos con el cuello más largo de una población de jirafas sobreviven más, y producen más prole que aquellos con el cuello más corto, y la longitud media del cuello de la población aumenta con cada generación. Para utilizar los términos introducidos con anterioridad, el cuello largo es una adaptación que aumenta la eficacia biológica de las jirafas individuales en la competición por la comida. Este tipo de selección natural se ha producido durante tanto tiempo que la población ha llegado a tener un cuello extremadamente largo.

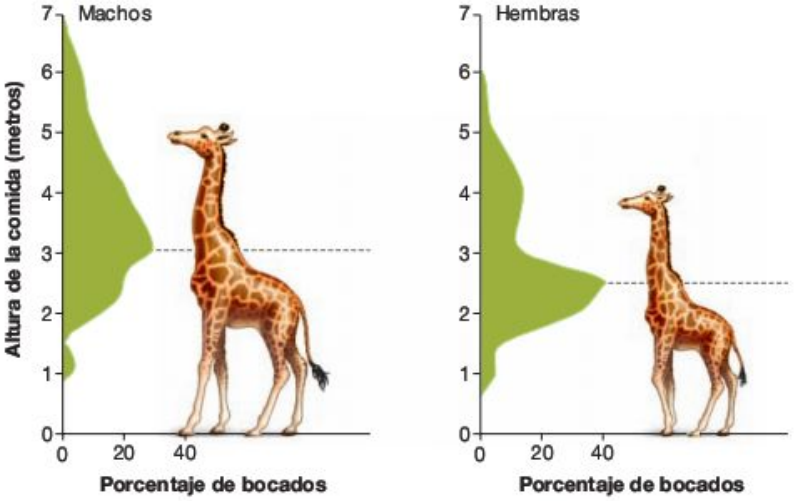
La hipótesis de la competición por la comida realiza varias predicciones explícitas. Por ejemplo, la hipótesis de la competición por la comida predice que (1) la longitud del cuello es variable entre las jirafas; (2) la longitud del cuello en las jirafas es heredable; y (3) las jirafas se alimentan en la parte alta de los árboles, especialmente en la estación seca, cuando escasea la comida y el riesgo de morir de hambre es alto.

La primera predicción es correcta. Los estudios en zoológicos y poblaciones naturales confirman que la longitud del cuello es variable entre los individuos.

Sin embargo, los investigadores fueron incapaces de poner a prueba la segunda predicción, ya que estudiaron jirafas de una población natural y no pudieron hacer experimentos de reproducción. Como resultado, simplemente tuvieron que asumir que esta predicción era correcta. No obstante, por lo general los biólogos prefieren poner a prueba todo lo que se deriva de una hipótesis.

¿Qué sucedió con la predicción concerniente a alimentarse en la parte alta de los árboles? Según Simmons y Scheepers, aquí es donde falla la hipótesis de la competición por la comida. Se consideran, por ejemplo, los datos recogidos por un equipo de investigación diferente, acerca del tiempo que las jirafas pasan alimentándose de la vegetación de distintas alturas. La **Figura 1.10a** muestra que en una población de Kenia, tanto las jirafas macho como las hembra pasaban la mayor parte del tiempo dedicado a alimentarse comiendo vegetación que estaba, de media, solo a un 60 por ciento de su altura total. Los estudios en otras poblaciones de jirafas, durante la estación

(a) La mayor parte de la comida está por debajo de la altura del cuello.



(b) Postura típica de las jirafas al comer.

FIGURA 1.10 Las jirafas no suelen estirar el cuello para comer.

seca y la húmeda, son consistentes con estos datos. Las jirafas suelen alimentarse con el cuello flexionado (**Figura 1.10b**).

Estos datos arrojan dudas sobre la hipótesis de la competición por la comida, porque una de sus predicciones no parece sostenerse. Los biólogos no han abandonado por completo esta hipótesis, no obstante, porque alimentarse en la parte alta de los árboles podría ser especialmente importante durante las sequías extremas, cuando la capacidad de la jirafa de alcanzar las hojas situadas muy por encima del suelo podría significar la diferencia entre vivir y morir. Aun así, Simmons y Scheepers han propuesto una explicación alternativa a la pregunta de por qué las jirafas tienen el cuello largo. La nueva hipótesis se basa en el sistema de apareamiento de las jirafas.

Hipótesis de la competición sexual: predicciones y pruebas Las jirafas tienen un sistema de apareamiento poco frecuente. La reproducción tiene lugar durante todo el año, no en una estación concreta. Para determinar cuándo entran en celo las hembras y cuándo son receptivas al apareamiento, los machos acarician las grupas de las hembras con el hocico. En respuesta, las hembras orinan en la boca de los machos. Entonces, los machos echan la cabeza hacia atrás y mueven los labios como si saborearan el líquido. Los biólogos testigos de esta conducta han propuesto que los machos prueban la orina de las hembras para detectar si ha empezado el celo.

Una vez que una jirafa hembra está en celo, los machos luchan entre sí por la oportunidad de aparearse. El combate es espectacular. Las fieras se acercan, balancean el cuello y asestan golpes atronadores con la cabeza. Los investigadores han visto machos inconscientes durante 20 minutos después de ser golpeados, y han documentado numerosos ejemplos en los que el perdedor murió. Las jirafas son el único ejemplo conocido de este tipo de lucha.

Estas observaciones inspiraron una nueva explicación a la pregunta del cuello largo. La hipótesis de la competición sexual se basa en la idea de que las jirafas con el cuello más largo pueden golpear más fuerte durante los combates que las de cuello más corto. En términos de ingeniería, el cuello más largo proporciona un brazo más largo. Un brazo de momento más largo aumenta la fuerza del impacto. (Piensa en el tipo de mazo que utilizarías para derribar una pared de hormigón, ¿uno con un mango corto o largo?) Así, los machos con el cuello más largo deberían ganar más combates y, como resultado, producir más prole que aquellos con el cuello más corto. Si la longitud del cuello en las jirafas se hereda, entonces la longitud media del cuello de la población aumentaría con el tiempo. Bajo la hipótesis de la competición sexual, el cuello largo es una adaptación que aumenta la eficacia biológica de los machos durante la competición por las hembras.

Aunque varios estudios han demostrado que los machos de cuello largo tienen más éxito en la lucha y que los ganadores de la pelea acceden a las hembras en celo, la cuestión de por qué las jirafas tienen el cuello largo no está cerrada. Con los datos recogidos en la actualidad, la mayoría de los biólogos aceptaría probablemente que la hipótesis de la competición por la comida tiene que probarse y refinarse más, y que la hipótesis de la selección sexual parece prometedora. También podría ser cierto que ambas hipótesis fueran correctas. Para nuestros fines, el mensaje clave es que hay que poner a prueba con rigor todas las hipótesis.

En muchos casos de la Biología, poner a prueba con rigor las hipótesis supone experimentar. Es difícil experimentar con jirafas. Pero en el siguiente caso de estudio, los biólogos pudieron poner a prueba experimentalmente una hipótesis muy interesante.

¿Por qué pican los pimientos chiles? Introducción al diseño experimental

Los experimentos son una poderosa arma científica porque permiten a los investigadores poner a prueba el efecto de un factor único y bien definido sobre un fenómeno concreto.

Como aún no se han realizado experimentos para probar el efecto de la longitud del cuello en la competición sexual y por la comida en jirafas, vamos a considerar otro asunto: ¿por qué son tan picantes los chiles?

El pimiento jalapeño, el Anaheim y el pimiento de cayena utilizados en la cocina provienen, mediante selección artificial, de un arbusto salvaje originario de los desiertos del suroeste americano. Como muestra la **Figura 1.11a,** los chiles salvajes producen frutos carnosos con semillas, igual que sus descendientes no salvajes. En los chiles salvajes y las variedades cultivadas, el sabor picante o «ardiente» del fruto y las semillas se debe a una molécula llamada capsaicina. En seres humanos y otros mamíferos, la capsaicina se une a células sensibles al calor en la lengua y la boca. En respuesta a esta unión, se envían señales al cerebro que producen la sensación de quemazón. Si bebieras agua hirviendo se enviarían señales similares. Preguntarse por qué pican los chiles, entonces, es lo mismo que preguntarse por qué los chiles contienen capsaicina.

Josh Tewksbury y Gary Nabhan propusieron que la presencia de capsaicina es una adaptación que protege a los frutos del chile de ser comidos por los animales que destruyen las semillas que contiene el fruto. Para entender esta hipótesis, es importante tener en cuenta que las semillas dentro de un fruto pueden sufrir dos destinos cuando se ingiere el fruto. Si las semillas se destruyen en la boca o el sistema digestivo del animal, nunca germinarán. En este caso, el animal es un «depredador de semillas». Pero si las semillas pueden salir ilesas del recorrido por el interior del animal, entonces serán finalmente «plantadas» en otro lugar junto con una valiosa cantidad de abono. En este caso, las semillas se dispersan. Aquí está la idea clave: la selección natural debería favorecer los frutos que saben mal a las especies animales que destruyen las semillas. Pero estos mismos frutos no deberían disuadir a las especies que dispersan las semillas. Esta propuesta se llama «hipótesis de la dispersión dirigida».

¿Disuade la capsaicina a los destructores de semillas, como predice la hipótesis de la dispersión dirigida? Para responder a esta pregunta, los investigadores capturaron ratones del cactus (**Figura 1.11b**) y unos pájaros llamados cuitlacoches de pico curvo (**Figura 1.11c**). Estas especies están entre los animales predadores de frutos y semillas más importantes en el hábitat donde crecen los chiles. Basándose en observaciones previas, los investigadores predijeron que los ratones del cactus destruyen las semillas de chile, mientras que los cuitlacoches de pico curvo las dispersan eficazmente.

Para poner a prueba la hipótesis de la dispersión dirigida, los biólogos ofrecieron a los ratones del cactus y a los cuitlacoches tres tipos de frutos: bayas, frutos de una cepa de chiles que no podían sintetizar capsaicina, y chiles picantes con mucha capsaicina. Los chiles no picantes tienen aproximadamente el mismo tamaño y color que los normales, y su valor nutritivo es similar. Las bayas utilizadas se parecían a los chiles, excepto en que no eran tan rojas y carecían de capsaicina. Los tres frutos se presentaron en la misma cantidad. Para cada animal de la prueba, los investigadores registraron el porcentaje de bayas, chiles no picantes y chiles picantes comido durante un intervalo de tiempo específico. A continuación calcularon la cantidad media de cada fruto que fue ingerida por cinco individuos de cada especie.

La hipótesis de la dispersión dirigida predice que los animales que dispersan semillas comerán los chiles picantes, pero que los depredadores de semillas no lo harán. Recuerda que una predicción especifica lo que deberíamos observar si la hipótesis es correcta. Las buenas hipótesis científicas hacen predicciones que se pueden probar, predicciones que pueden corroborarse o rechazarse mediante la recogida y el análisis de datos. Sin embargo, si la hipótesis de la dispersión dirigida fuera incorrecta, no debería haber diferencias entre lo que comen los animales. Esta última posibilidad se llama **hipótesis nula.** Una hipótesis nula especifica lo que debería observarse cuando la hipótesis a prueba no se sostiene. Estas pre-

(a) Los chiles salvajes producen frutos con semillas.

(b) Los ratones del cactus son depredadores de semillas.

(c) Los cuitlacoches de pico curvo son depredadores de frutos.

FIGURA 1.11 Chiles... ¿y depredadores de chiles?

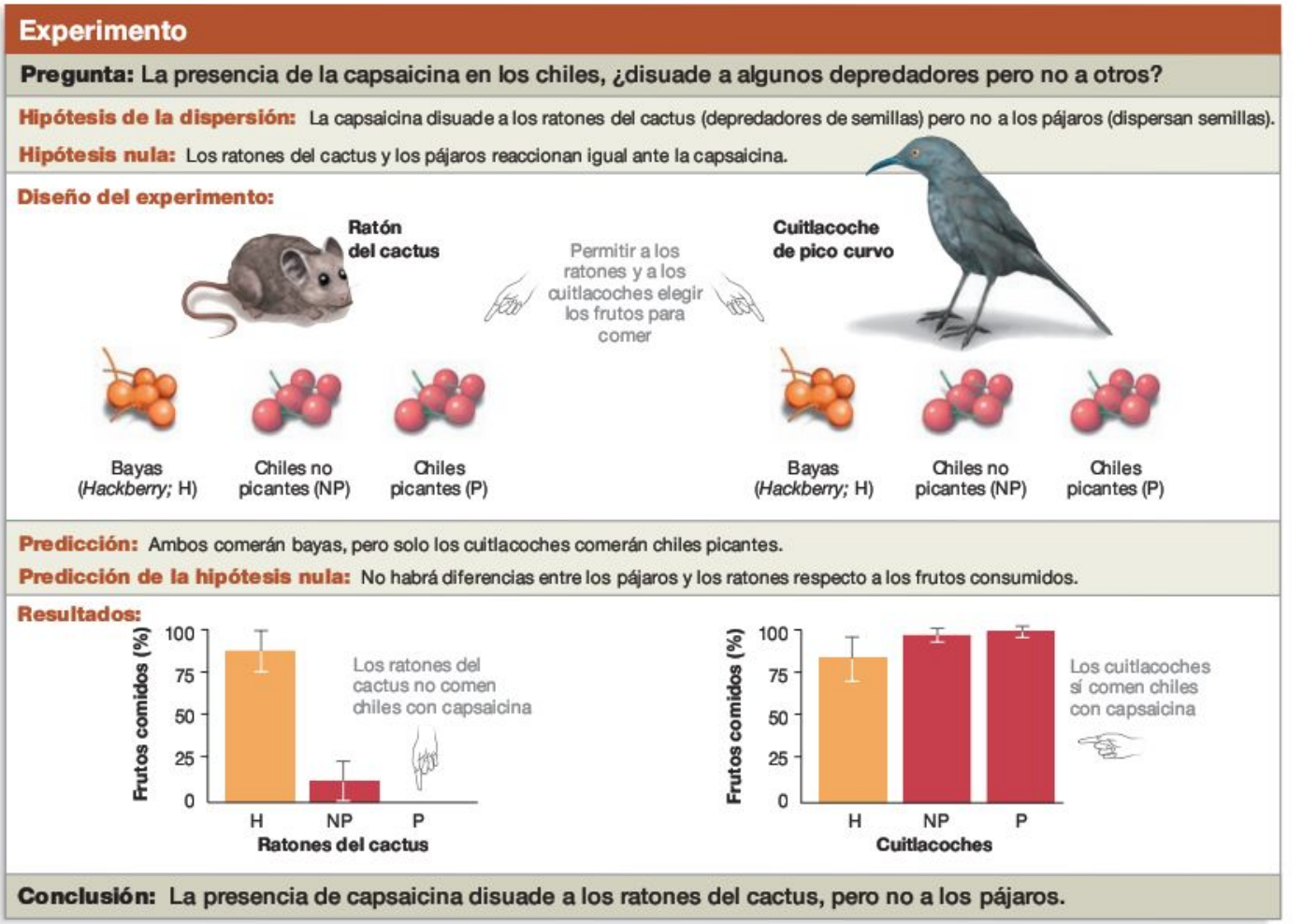


FIGURA 1.12 Prueba experimental: ¿disuade la capsaicina a algunos depredadores de frutos? Los gráficos de la sección de Resultados indican el porcentaje medio de frutos consumidos por los animales del experimento. Las líneas verticales finas indican el error estándar asociado a cada media. El error estándar es una medida de variabilidad e incertidumbre en los datos. Véanse más detalles en **BioHabilidades 3.**

dicciones están recogidas en la **Figura 1.12.** ¿Se sostienen las predicciones de la hipótesis de la dispersión dirigida? Para responder esta pregunta, observa los resultados resumidos en la Figura 1.12. Mira los datos para cada tipo de fruto para observar si los distintos animales comieron cantidades diferentes, y pregúntate si los dos animales comieron la misma cantidad o no de cada tipo de fruto. Según tu análisis de los datos, decide si los resultados apoyan la hipótesis de la dispersión dirigida o la hipótesis nula. Utiliza la conclusión detallada en la Figura 1.12 para comprobar tu respuesta.

En relación con el diseño de experimentos eficaces, este estudio ilustra varios puntos importantes:

- Es crucial incluir grupos control. Estos grupos controlan otros factores, distintos del que se está probando, que podrían influir en el resultado del experimento. Por ejemplo, si no se hubieran incluido las bayas como control, habría sido posible decir que los ratones del cactus del experimento no comieron chiles picantes simplemente porque no tenían hambre. Pero la hipótesis de que no tenían hambre se puede rechazar porque todos los animales comieron bayas.

- Las condiciones experimentales deben controlarse cuidadosamente. Los investigadores utilizaron el mismo diseño para la comida, el mismo intervalo temporal y la misma definición de «frutos consumidos» en cada prueba. Es crucial controlar todas las variables excepto una (el tipo de frutos presentes) porque elimina posibles explicaciones alternativas para los resultados. Por ejemplo, ¿qué clase de problemas podrían surgir si los ratones del cactus hubieran tenido menos tiempo para comer que los pájaros, o si a los animales del experimento se les hubiera ofrecido primero las bayas y por último los chiles picantes?

- **Repetir la prueba es esencial.** Resulta casi universalmente cierto que los tamaños muestrales más grandes son mejores en los experimentos. Por ejemplo, supongamos que los investigadores hubieran utilizado solo un ratón del cactus en vez de cinco, y que este ratón fuera distinto a todos los demás ratones porque comía casi todo. De ser así, los datos resultantes estarían muy distorsionados. Al poner a prueba a muchos individuos, se reduce la cantidad de distorsión o «ruido» de los datos provocado por individuos o circunstancias inhabituales.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Introduction to Experimental Design

Si entiendes estos conceptos, deberías ser capaz de diseñar un experimento que ponga a prueba la hipótesis de la dispersión directa, añadiendo capsaicina a unos trocitos de manzana, fruta que les gusta a los ratones y a los cuitlacoches.

Para poner a prueba la teoría de que los ratones del cactus son depredadores de semillas y los cuitlacoches de pico curvo dispersan las semillas, los investigadores hicieron un experimento de seguimiento. Dieron chiles no picantes a ambos animales. Cuando las semillas habían atravesado el sistema digestivo y se habían excretado, los investigadores recogieron y plantaron las semillas, junto con 14 semillas no ingeridas. Plantar semillas no ingeridas sirve como tratamiento control, porque ponía a prueba la hipótesis de que las semillas eran viables y germinarían si no hubieran sido ingeridas. Aproximadamente el 50 por ciento de las semillas no ingeridas germinó, así como cerca del 60% de las semillas ingeridas por los cuitlacoches. Sin embargo, no germinó ninguna de las semillas ingeridas por ratones del cactus. Los datos indican que las semillas atraviesan los cuitlacoches de pico curvo sin ser destruidas, pero sí se destruyen cuando las comen los ratones del cactus.

Según los resultados de estos dos experimentos, los investigadores concluyeron que los cuitlacoches de pico curvo son eficaces dispersores de semillas y que la capsaicina no los disuade. Los ratones del cactus, por el contrario, rechazan los chiles. Si comieran chiles, los ratones matarían las semillas. Éstos son, exactamente, los resultados predichos por la hipótesis de la dispersión dirigida. Los biólogos concluyeron que la presencia de capsaicina en los chiles es una adaptación que impide que sus semillas sean destruidas por los ratones. En los hábitats que alojan ratones del cactus, la producción de capsaicina aumenta la eficacia biológica de las plantas de chile individuales.

Estos experimentos son una muestra de lo que va a venir. En este libro encontrarás hipótesis y experimentos sobre distintos temas, desde cómo llega el agua hasta la copa de una secuoya de 100 metros hasta por qué la bacteria causante de la tuberculosis se ha hecho resistente a los antibióticos. El compromiso de poner a prueba las hipótesis y realizar diseños experimentales adecuados es una característica esencial de la Biología. Entender su valor es un importante primer paso para convertirse en biólogo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las hipótesis son explicaciones propuestas de las que se derivan predicciones demostrables.
- Las predicciones son los resultados observables de unas condiciones concretas.
- Los experimentos bien diseñados alteran solo una condición (condición relevante para la hipótesis que se está poniendo a prueba).

Deberías ser capaz de...

1) Diseñar un experimento para probar la hipótesis de que el uso de capsaicina como especia en la cocina es una adaptación; en concreto, que la presencia de capsaicina en la comida mata bacterias patógenas.
2) Establecer las predicciones de la hipótesis de la adaptación y la hipótesis nula de ese experimento.
3) Responder a las siguientes preguntas acerca del diseño del experimento:

   ¿Cómo permite la presencia de un grupo control en el experimento poner a prueba la hipótesis nula?

   ¿Por qué no es válido el experimento sin la presencia de un grupo control?

   ¿Cómo se controlan las condiciones experimentales o se estandarizan de tal forma que se descarten las explicaciones alternativas a los datos?

   ¿Por qué propones repetir el experimento muchas veces?

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Durante más de 200 años, los biólogos han ido descubriendo rasgos que unifican la asombrosa diversidad de los seres vivos.

La Biología se fundó con la elaboración de (1) la teoría celular, que propone que todos los organismos están compuestos por células y que todas las células nacen de otras células previas, y (2) la teoría de la evolución por la selección natural, que mantiene que las características de las especies cambian con el tiempo, básicamente porque los individuos con ciertos rasgos heredables producen más descendencia que aquellos que carecen de esos rasgos.

La teoría celular es un principio unificador muy importante en Biología porque identificó la unidad estructural básica común a todos los seres vivos. La teoría de la evolución por la selección natural es

otro principio unificador clave, ya que declara que todos los organismos están relacionados por un ancestro común. También ofreció una explicación sólida de por qué las especies cambian con el tiempo y por qué están tan bien adaptadas a sus hábitats.

Deberías ser capaz de describir las pruebas que apoyaron la teoría celular. También deberías ser capaz de explicar por qué una población de *Brassica oleracea* salvaje evolucionará por selección natural, si en respuesta al calentamiento global aquellos con hojas grandes empezaran a producir más descendencia.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Artificial Selection

Un árbol filogenético es una representación gráfica de las relaciones evolutivas entre especies. La filogenia se puede establecer analizando las similitudes y las diferencias de los rasgos. Las especies que comparten muchos rasgos están estrechamente relacionadas y se sitúan cerca en el árbol de la vida.

La teoría celular y la teoría de la evolución predicen que todos los organismos pertenecen a una genealogía de especies, y que todas las especies tienen sus antecesores en un ancestro común único. Para reconstruir esta filogenia, los biólogos han analizado la secuencia de componentes del rRNA y otras moléculas presentes en todas las células. El árbol de la vida basado en las similitudes y diferencias de estas moléculas tiene tres linajes principales: *Bacteria, Archaea* y *Eukarya*.

Deberías ser capaz de explicar por qué los biólogos pueden determinar si las especies recién descubiertas pertenecen a *Bacteria, Archaea* o *Eukarya,* analizando su rRNA y otras moléculas.

Los biólogos se hacen preguntas, generan hipótesis para contestarlas, y diseñan experimentos que ponen a prueba las predicciones derivadas de las distintas hipótesis.

Otro tema unificador en Biología es el compromiso de poner a prueba las hipótesis y de diseñar correctamente experimentos. El análisis de la longitud del cuello de las jirafas y la capsaicina de los chiles son estudios de casos acerca del valor de demostrar hipótesis alternativas y realizar experimentos. La Biología es una ciencia experimental, basada en hipótesis.

Deberías ser capaz de explicar (1) la relación entre una hipótesis y una predicción, y (2) por qué los experimentos son formas convincentes de poner a prueba las predicciones.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Introduction to Experimental Design

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. Anton Van Leeuwenhoek hizo una importante contribución al desarrollo de la teoría celular. ¿Cómo?
   a. Desarrolló el componente modelo de la teoría: que todos los organismos están compuestos por células.
   b. Desarrolló el componente proceso de la teoría: que todas las células surgen de otras células previas.
   c. Inventó el primer microscopio y fue el primero en observar las células.
   d. Inventó microscopios más potentes y fue el primero que describió la diversidad de las células.
2. Imagina que un defensor de la hipótesis de la generación espontánea declarara que terminarían por aparecer células en el matraz de cuello de cisne de Pasteur. Según esta opinión, Pasteur no dejó que pasara el tiempo suficiente antes de concluir que la vida no se origina espontáneamente. ¿Cuál de las siguientes es la mejor respuesta?
   a. El defensor de la generación espontánea está en lo cierto: probablemente terminaría por aparecer generación espontánea.
   b. Tanto la hipótesis de la generación espontánea como la de que las células provienen de otras células podrían ser correctas.
   c. Si la generación espontánea sucede solo en raras ocasiones, no es importante.
   d. Si no apareció generación espontánea tras semanas o meses, no es razonable declarar que sucedería después.
3. ¿Qué significa el término *evolución*?
   a. Los individuos más fuertes producen más prole.
   b. Las características de un individuo cambian a lo largo de su vida, en respuesta a la selección natural.
   c. Las características de las poblaciones cambian con el tiempo.
   d. Las características de las especies se hacen más complejas con el tiempo.
4. ¿Qué significa decir que una característica de un organismo es heredable?
   a. La característica evoluciona.
   b. La característica puede transmitirse a la descendencia.
   c. La característica es ventajosa para el organismo.
   d. La característica no cambia en la población.
5. En Biología, ¿qué significa el término *eficacia biológica (fitness)*?
   a. Lo bien entrenado y musculoso que es un individuo, respecto a otros de la misma población.
   b. Lo delgado que está un individuo, respecto a otros de la misma población.
   c. Cuánto vive un individuo concreto.
   d. La capacidad de sobrevivir y reproducirse.
6. ¿Podrían explicar las dos hipótesis (la de competición por la comida y la de la selección sexual) por qué las jirafas tienen el cuello largo? ¿Por qué sí o por qué no?
   a. No. En ciencia, solo una hipótesis puede ser cierta.
   b. No. Las observaciones han demostrado que la hipótesis de la competición por la comida no puede ser correcta.
   c. Sí. El cuello largo puede tener más de una ventaja.
   d. Sí. Se ha demostrado que todas las jirafas se alimentan a la máxima altura posible y luchan por aparearse.

Respuestas: 1. d; 2. d; 3. c; 4. b; 5. d; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Las raíces griegas del término «taxonomía» se pueden traducir como «reglas de ordenación». Explica por qué esas raíces fueron una elección muy adecuada para esa palabra.
2. En un tiempo se creía que la mayor diferencia entre las formas de vida se daba entre dos grupos, procariotas y eucariotas. Dibuja y nombra un árbol filogenético que represente esta

hipótesis. Después dibuja y nombra un árbol filogenético que muestre las relaciones reales entre los tres dominios de organismos.

3. ¿Por qué fue importante que Linneo estableciera la norma de que solo un tipo de organismo puede tener un nombre concreto de género y especie?
4. ¿Qué significa decir que un organismo está adaptado a un hábitat concreto?
5. Compara y diferencia la selección natural con el proceso que llevó a la divergencia de la planta de mostaza salvaje en repollo, brócoli y coles de Bruselas.
6. Las siguientes frases explican las razones de la utilización de secuencias moleculares para calcular las relaciones evolutivas:

   «Si la teoría de la evolución es cierta, entonces las secuencias de rRNA deberían ser muy parecidas en los organismos estrechamente relacionados, pero menos parecidas en los organismos no tan relacionados».

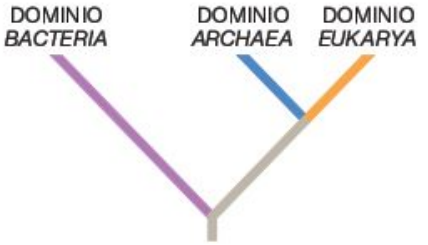
   «En un árbol filogenético, las ramas cercanas representan especies estrechamente relacionadas; las ramas más lejanas representan especies con una relación más distante».

   ¿Son correctos los razonamientos de estas frases? ¿Por qué sí o por qué no?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Una teoría científica es un conjunto de proposiciones que define y explica algún aspecto del mundo. Esta definición contrasta en gran medida con el uso habitual de la palabra «teoría», que suele conllevar significados como «especulación» o «suposición». Explica la diferencia entre las dos definiciones, utilizando la teoría celular y la teoría de la evolución por la selección natural como ejemplos.
2. Vuelve al árbol de la vida de la Figura 1.9. Comprueba que *Bacteria* y *Archaea* son procariotas, mientras que *Eukarya* son eucariotas. En el árbol simplificado que se muestra, dibuja una flecha que apunte a la rama donde surgió la estructura llamada núcleo. Explica tu razonamiento.



3. Los defensores de la teoría celular no pudieron «demostrar» que era correcta en el sentido de proporcionar pruebas incontrovertibles de que todos los organismos están compuestos de células. solo pudieron afirmar que todos los organismos estudiados hasta la fecha estaban compuestos por células. ¿Por qué fue razonable concluir que la teoría era válida?
4. ¿Cómo se relaciona el árbol de la vida con las categorías taxonómicas creadas por Linneo (reino, filo, clase, orden, familia, género y especie)?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

2 Agua y carbono: la base química de la vida

CONCEPTOS CLAVE

- Los átomos se unen entre sí para formar moléculas. Los enlaces químicos se basan en compartir electrones. El grado en que se comparten los electrones varía, desde los enlaces covalentes no polares, los enlaces covalentes polares, hasta los enlaces iónicos.
- De todas las moléculas pequeñas, el agua es la más importante para la vida. El agua es altamente polar y forma fácilmente enlaces de hidrógeno. Los enlaces de hidrógeno convierten al agua en un solvente extremadamente eficaz con una gran capacidad de absorber energía.
- Las reacciones químicas tienden a ser espontáneas si provocan menor energía potencial y mayor entropía (desorden). Para que las reacciones no espontáneas tengan lugar, es necesario un aporte de energía.
- La mayoría de los compuestos importantes de los organismos contienen carbono. Al inicio de la historia en la Tierra, la energía del Sol activó reacciones no espontáneas que provocaron la formación de moléculas clave, que contenían carbono.

La vida empezó en el océano, hace más de 3.000 millones de años.

El Capítulo 1 introdujo los experimentos sobre la hipótesis de la generación espontánea, que ponían a prueba la noción de que la vida surge de materia no viva. Este trabajo ayudó a desarrollar un consenso acerca de que la generación espontánea no tiene lugar. Pero para que la vida exista ahora, al inicio de la historia en la Tierra debió tener lugar, al menos una vez, por generación espontánea. ¿Cómo empezó la vida? A esta simple cuestión se le ha llamado «la madre de todas las preguntas».

Este capítulo examina una teoría, denominada «evolución química», que intenta contestar a esta pregunta. Al igual que las teorías reseñadas en el Capítulo 1, la teoría de la evolución química tiene un componente modelo que realiza una propuesta acerca del mundo natural y un componente proceso que explica ese modelo. La **evolución química** es la propuesta de que al inicio de la historia en la Tierra, compuestos químicos simples de la atmósfera y el océano se unieron para formar sustancias más grandes y complejas. Como resultado, la química de los océanos y la atmósfera cambió con el tiempo. El nombre de la teoría es inadecuado porque el significado más simple de *evolución* es «cambio en el tiempo». Según la teoría, el proceso responsable de este modelo fue la conversión de la energía cinética de la luz solar y el calor en energía química en forma de enlaces, que formaron moléculas grandes y complejas.

La teoría también mantiene que empezaron a acumularse sustancias más grandes y complejas, y después reaccionaron entre ellas para producir compuestos todavía más complejos, y esa evolución química continua condujo finalmente al origen de la vida. En concreto, la hipótesis es que una de esas complejas moléculas fue capaz de hacer una copia de sí misma, o autorreplicarse. A medida que esta molécula se multiplicaba, tuvo lugar el proceso de la evolución por selección natural: la evolución química pasó a ser evolución biológica.

Finalmente, una molécula capaz de autorreplicarse se rodeó de una membrana, y empezó la vida celular.

En primera instancia, la teoría de la evolución química parece muy poco plausible. ¿Es así? ¿Qué pruebas tienen los biólogos de que la evolución química sucedió realmente? Se comenzará con la base, los átomos y las moléculas que se habrían combinado para empezar la evolución química.

2.1 Los ladrillos de la evolución química

El 96 por ciento de toda la materia de los organismos actuales está formada por solo cuatro tipos de átomos: hidrógeno, carbono, nitrógeno y oxígeno. Buena parte de las moléculas encontradas en las células vivas contienen miles, o incluso millones, de estos átomos unidos entre sí. Sin embargo, al inicio de la historia en la Tierra es probable que estos elementos existieran solo en sustancias simples como el agua y el dióxido de carbono, que contienen únicamente tres átomos cada una.

La teoría de la evolución química mantiene que los compuestos simples de la atmósfera y el océano primitivos se unieron para formar las sustancias más grandes y complejas de las células vivas. Para entender cómo pudo empezar este proceso, es necesario tener en cuenta las siguientes preguntas:

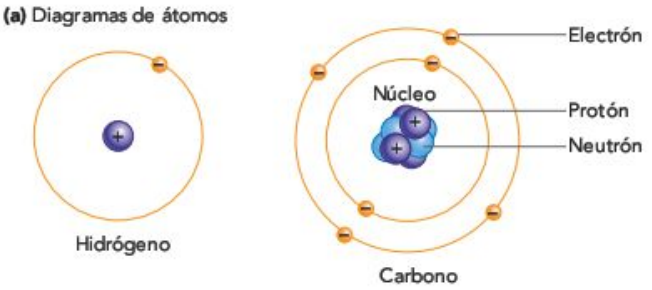
- ¿Cuál es la estructura física del hidrógeno, el carbono, el nitrógeno, el oxígeno y otros átomos de las células vivas?
- ¿Cuál es la estructura del agua, el dióxido de carbono y otras moléculas simples que actuaron como los ladrillos de la evolución química?

Estas preguntas inciden en uno de los temas centrales de la Biología: la función sigue a la estructura. Para entender cómo una molécula afecta a tu organismo o el papel que desempeñó en la evolución química, debes comprender cómo está formada.

¿Qué átomos están en los organismos?

La **Figura 2.1** muestra una forma sencilla de representar la estructura de un átomo, utilizando hidrógeno y carbono como ejemplos. Partículas extremadamente pequeñas, denominadas electrones, orbitan alrededor de un núcleo atómico compuesto por partículas grandes, llamadas protones y neutrones. Los protones tienen una carga eléctrica positiva, los neutrones son eléctricamente neutros y los electrones tienen una carga eléctrica negativa. Las cargas opuestas se atraen, las iguales se repelen. Cuando el número de protones de un átomo (o molécula) es igual que el número de electrones, las cargas se equilibran y el átomo es eléctricamente neutro.

La **Figura 2.2** muestra un segmento de la tabla periódica de los elementos. Observa que cada **elemento** contiene un número característico de protones, que se denomina **número atómico** del elemento. El número atómico se muestra como el subíndice del símbolo de cada elemento en la tabla. Sin embargo, el número de protones de un elemento puede variar. Las formas de un elemento con distintos números de protones



(b) La mayor parte del volumen de un átomo es espacio vacío.

FIGURA 2.1 Partes de un átomo. Estos diagramas de los átomos de hidrógeno y carbono muestran el núcleo, compuesto de protones y neutrones, rodeado de los electrones orbitales. En realidad, los electrones no orbitan al núcleo en círculos; sus órbitas reales son complejas. Como señala la fotografía, los diagramas no están a escala.

se conocen como **isótopos** («iguales-lugares»). Por ejemplo, todos los átomos del elemento carbono tienen 6 protones. Pero los isótopos naturales del carbono pueden tener 6 o 7 protones, sumando un total de 12 o 13 protones y los neutrones respectivamente. La suma de neutrones y protones de un átomo se llama **masa,** mostrada como el superíndice de cada símbolo en la Figura 2.2. Aunque las masas de protones, neutrones y electrones pueden medirse en gramos, los números implicados son tan pequeños que los químicos y los físicos

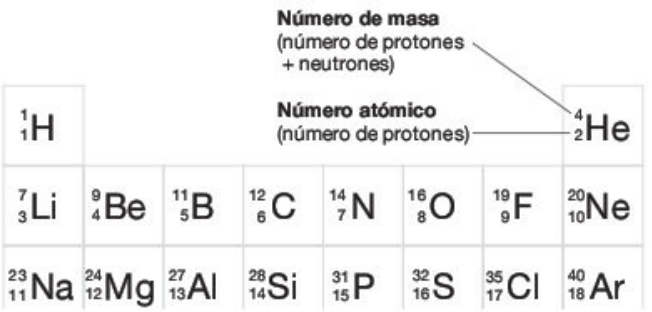


FIGURA 2.2 Fragmento de la tabla periódica. Cada elemento tiene un número atómico único y se representa por un símbolo único de una o dos letras.

prefieren utilizar una unidad especial, denominada **unidad de masa atómica (amu)** o el dalton. Las masas de protones y neutrones son prácticamente idénticas y se igualan habitualmente a 1 amu. Un átomo de carbono que contiene 6 protones y 6 neutrones tiene una masa de 12 amu y un número de masa de 12, mientras que un átomo de carbono con 7 neutrones tendría un número de masa de 13. Estos isótopos se designarían ^{12}C y ^{13}C, respectivamente.

No obstante, para entender cómo se comportan los átomos implicados en la evolución química, observa la disposición de los electrones alrededor del núcleo. Los electrones se mueven alrededor del núcleo atómico en regiones específicas denominadas **órbitas.** Cada órbita tiene una forma específica y puede contener hasta dos electrones. Las órbitas, a su vez, se agrupan en niveles denominados **capas electrónicas.** Éstas se numeran 1, 2, 3... para indicar su distancia relativa al núcleo. Los electrones de un átomo ocupan primero las capas más internas, antes de ocupar las externas.

Para entender las distintas estructuras de los átomos, estudia la **Figura 2.3.** Esta tabla destaca los átomos más abundantes en las células vida. Los dibujos de cada cuadro de la tabla muestran la distribución de los electrones en las capas del carbono y otros elementos clave. La capa más externa de un átomo se denomina capa de valencia del átomo, y los electrones que se encuentran en esa capa se conocen como **electrones de valencia.** Dos observaciones importantes son:

1. En los elementos destacados, la capa electrónica más externa no está completa. Los elementos destacados poseen al menos un electrón de valencia no emparejado.
2. El número de electrones no emparejados en la capa de valencia varía según el elemento. El carbono tiene cuatro electrones no emparejados en su capa más externa; el hidrógeno tiene uno. El número de electrones no emparejados de un átomo se llama **valencia** de ese átomo. La valencia del carbono es cuatro; la del hidrógeno es uno.

Estas observaciones son importantes porque un átomo es más estable cuando su capa de valencia está completa. Una forma de completar las capas es mediante la formación de **enlaces químicos,** fuertes atracciones que unen a los átomos entre sí.

¿Cómo mantienen unidas a las moléculas los enlaces covalentes?

Para entender cómo se hacen estables los átomos compartiendo electrones, observa el hidrógeno. El átomo de hidrógeno solo tiene un electrón, que ocupa una capa que puede albergar dos electrones. Cuando dos átomos de oxígeno se acercan, los dos electrones presentes pasan a ser compartidos por los dos núcleos (**Figura 2.4**). Ambos átomos poseen en-

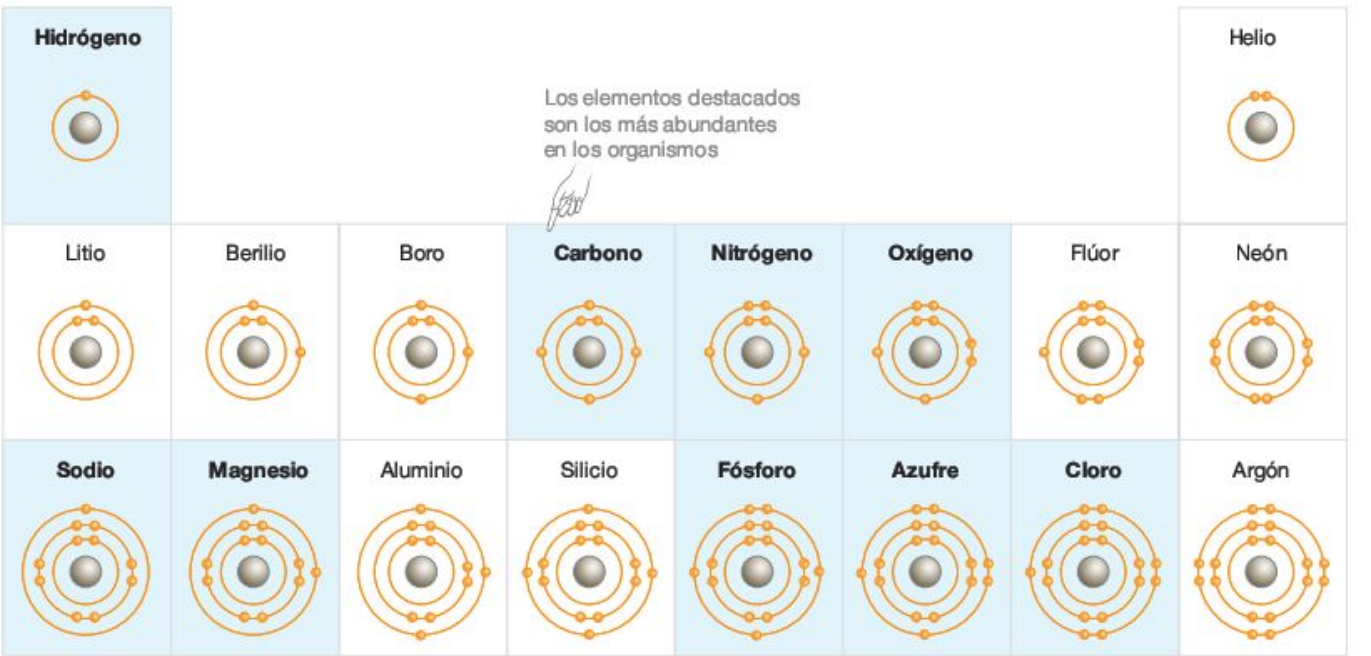


FIGURA 2.3 Estructura de los átomos presentes en los organismos. Este dibujo representa el núcleo atómico como una esfera sólida. Se muestran la primera (interna), segunda y tercera capas electrónicas en forma de anillos. Los puntos de los anillos representan los electrones. Los electrones están dibujados en parejas si ocupan órbitas completas dentro de la misma capa; están dibujados de uno en uno si ocupan órbitas incompletas.

EJERCICIO Los electrones no emparejados en una capa incompleta pueden formar enlaces químicos. Escribe el número de enlaces que son capaces de formar los átomos destacados.

FIGURA 2.4 Los enlaces covalentes se forman compartiendo electrones. Cuando dos átomos de oxígeno contactan, sus electrones son atraídos hacia la carga positiva de cada núcleo. Como resultado, sus órbitas se solapan, los electrones pasan a ser compartidos por cada núcleo, y se forma un enlace covalente.

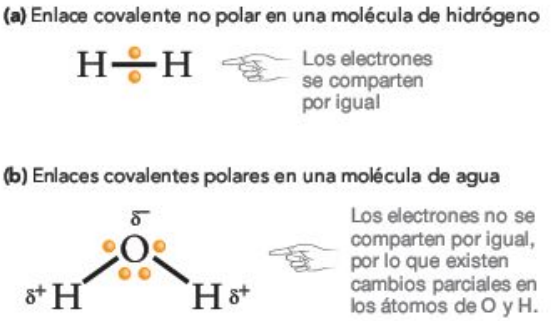


FIGURA 2.5 Electrones compartidos y polaridad del enlace. **(a)** Los electrones de los enlaces se comparten por igual si los dos átomos implicados tienen la misma electronegatividad, pero **(b)** se comparten desigualmente si los átomos tienen distinta electronegatividad. Los símbolos delta (δ) en los enlaces covalentes polares indican las cargas positivas y negativas parciales que surgen porque los electrones no se comparten por igual.

tonces una capa completa y han formado un enlace químico. Juntos, los átomos de hidrógeno enlazados son más estables que los átomos individuales. Los electrones compartidos «pegan» los átomos en un **enlace covalente.** Las sustancias que se mantienen unidas por enlaces covalentes se llaman **moléculas.** En este caso, los dos átomos de hidrógeno unidos forman una única molécula de hidrógeno, que se escribe H-H o H_2.

Suele resultar útil considerar los enlaces covalentes como atracciones y repulsiones eléctricas. A medida que los dos átomos de hidrógeno se aproximan, sus núcleos, cargados positivamente, se repelen, y sus electrones, cargados negativamente, también se repelen. Pero cada protón atrae a ambos electrones, y cada electrón atrae a ambos protones. Los enlaces covalentes se forman cuando las fuerzas de atracción superan a las de repulsión. Esto es lo que sucede cuando los átomos de hidrógeno interaccionan para formar la molécula de hidrógeno (H_2).

Para ver lo que sucede cuando se forma un enlace covalente, imagina dos niños que quieren el mismo juguete. Si ambos niños agarran el juguete con fuerza, se unirán a través de él. Todo el tiempo que sujeten el juguete, ninguno de los dos niños abandonará al otro. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar qué representan realmente los niños, el juguete y el agarre de los niños al juguete, y por qué los «niños» quieren el juguete.

En resumen, los enlaces covalentes se basan en compartir electrones. En una molécula de hidrógeno, los electrones implicados en el enlace covalente están compartidos por los dos núcleos. Esta situación está reflejada en la **Figura 2.5a.** El enlace covalente entre los átomos de hidrógeno está representado por un guión, y los electrones están dibujados como puntos entre los dos núcleos. Si los electrones se comparten por igual, como ilustra la Figura 2.5a, se forma un **enlace covalente no polar,** un enlace covalente simétrico.

Es importante destacar, no obstante, que los electrones que participan en enlaces covalentes no siempre se comparten por igual entre los átomos implicados. Si los electrones se comparten de forma asimétrica, se forman enlaces covalentes polares. Algunos átomos mantienen a los electrones en enlaces covalentes con mucha más fuerza que otros átomos, de modo que, según el elemento, es variable el grado en que comparten electrones. Los químicos llaman a esta propiedad **electronegatividad** del átomo. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de ampliar la analogía del enlace covalente representado por dos niños que se aferran al mismo juguete. ¿Cómo cambiaría la situación si uno de los niños quisiera el juguete más que el otro? En este caso, ¿cuál de los dos enlaces sería más débil, es decir, más fácil de romper?

El oxígeno es uno de los elementos más electronegativos. Atrae electrones con enlaces covalentes con más fuerza que cualquier otro átomo presente habitualmente en los organismos. La electronegatividad del nitrógeno es algo menor que la del oxígeno. El carbono y el hidrógeno, a su vez, tienen electronegatividades bastante bajas y aproximadamente iguales. La electronegatividad de los cuatro elementos más abundantes en los organismos se relaciona como sigue: O >> N > C ≅ H.

Para poner en práctica estas ideas, se considera la molécula de agua. El agua está formada por oxígeno unido a dos átomos de hidrógeno, y se escribe H_2O. Como muestra la **Figura 2.5b,** los electrones implicados en los enlaces covalentes del agua no se comparten por igual, sino que el núcleo de oxígeno los mantiene con mucha más fuerza que el núcleo de hidrógeno. Por tanto, el agua posee dos enlaces covalentes polares. Como los electrones no están compartidos por igual, el átomo de oxígeno tiene una carga negativa parcial y los átomos de hidrógeno tienen una carga positiva parcial. Observa que las cargas parciales de la molécula se simbolizan con la letra griega delta minúscula, δ. Como se explica en la Sección 2.2, las cargas parciales de las moléculas de agua, debidas simplemente a la diferencia de electronegatividad entre oxígeno e hidrógeno, son una de las razones primarias por las que hay vida.

¿Cómo se mantienen unidos los compuestos iónicos mediante enlaces iónicos?

Los **enlaces iónicos** son similares en principio a los enlaces covalentes, pero en vez de electrones compartidos entre dos átomos, los electrones del enlace iónico se transfieren completamente de un átomo al otro. La transferencia de electrones

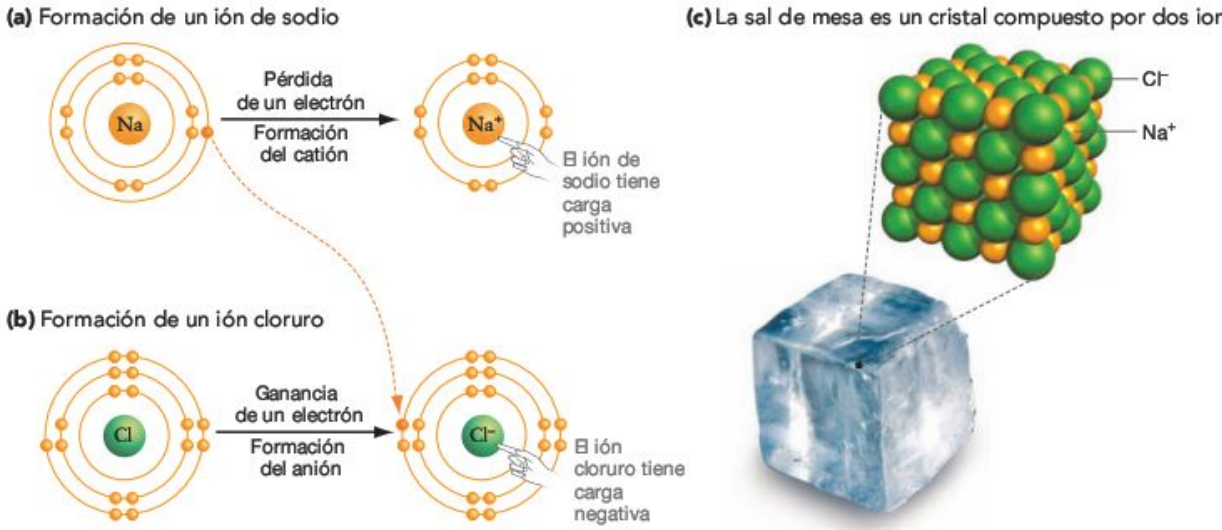


FIGURA 2.6 Formación de iones y enlaces iónicos. **(a)** Cuando un átomo de sodio (Na) pierde un electrón, se forma un ión sodio (Na^+). El ión de sodio es estable porque su capa de valencia está completa. **(b)** Cuando un átomo de cloro (Cl) gana un electrón, se forma un ión cloruro (Cl^-), que también tiene una capa de valencia completa. **(c)** En la sal de mesa (NaCl), los iones de sodio y cloruro se disponen en una estructura cristalina sostenida por atracción eléctrica.

tiene lugar debido a que otorga a los átomos resultantes una capa externa completa. Los átomos de sodio (Na), por ejemplo, tienden a perder un electrón, y así se quedan con una segunda capa completa. Esta disposición es mucho más estable, en términos de energía, que tener un electrón solitario en la tercera capa (**Figura 2.6a**). El átomo, entonces, resulta en una carga eléctrica neta de +1, porque tiene un protón más que el número de electrones. Un átomo o molécula con carga se denomina **ión.** El ión de sodio se escribe Na^+ y, al igual que otros iones con carga positiva, se llama **catión.** Los átomos de cloro (Cl), por el contrario, tienden a ganar un electrón, completando así sus capas más externas (**Figura 2.6b**). El átomo tiene una carga negativa neta de –1, dado que tiene un electrón más que el número de protones. Este ión cargado negativamente, o **anión,** se escribe Cl^- y se denomina cloruro. Cuando el sodio y el cloruro se combinan para formar la sal de mesa (cloruro sódico, NaCl), los átomos se disponen en una estructura cristalina compuesta por cationes de sodio y aniones cloruro (**Figura 2.6c**). La atracción eléctrica entre los iones es tan fuerte que es difícil romper los cristales de sal.

Esta descripción de los enlaces covalentes e iónicos conlleva una importante observación general: el grado en el que se comparten electrones en los enlaces químicos forma un *continuum*. Como se indica en la parte izquierda de la **Figura 2.7,** los enlaces covalentes entre átomos cuya electronegatividad es exactamente igual (por ejemplo, los átomos de hidrógeno en H_2) representan un extremo del espectro. Los electrones, en esos enlaces no polares, se comparten por igual. A la mitad del *continuum* están los enlaces en los que un átomo es mucho más electronegativo que el otro. En estos enlaces asimétricos, existen importantes cargas parciales en cada átomo. Estos tipos de enlaces covalentes polares tienen lugar cuando un

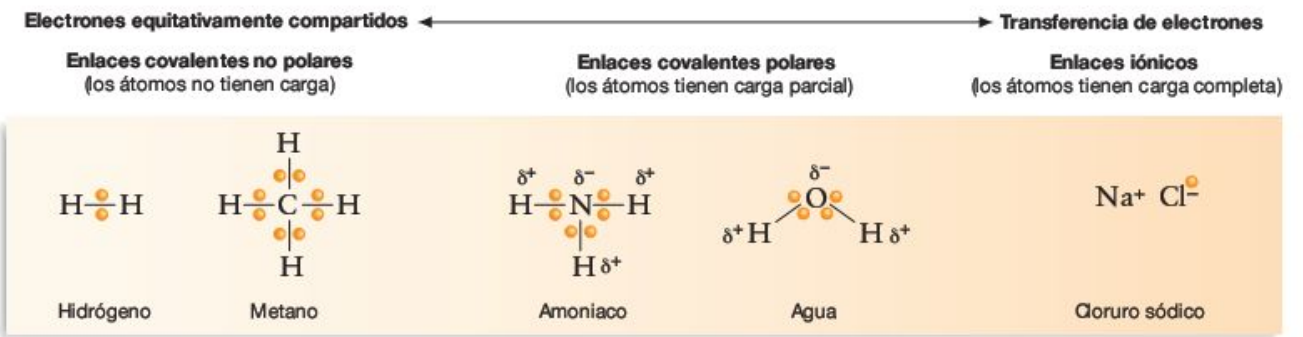


FIGURA 2.7 El *continuum* de los electrones compartidos. El grado en que se comparten los electrones en los enlaces químicos se puede considerar un *continuum*, desde compartidos por igual en los enlaces covalentes no polares hasta no compartir en los enlaces iónicos.

PREGUNTA ¿Por qué la mayoría de los enlaces covalentes polares contiene oxígeno o nitrógeno?

átomo muy electronegativo, como el oxígeno o el nitrógeno, se une a otro átomo con menor afinidad por los electrones, como el carbono o el hidrógeno. El agua (H_2O) y el amoniaco (NH_3) contienen enlaces covalentes polares. En el extremo derecho del *continuum* se hallan las moléculas compuestas por átomos con diferencias extremas en cuanto a electronegatividad. En este caso, los electrones se transfieren en vez de compartirse, los átomos tienen cargas completas, y el enlace es iónico. La sal de mesa común, NaCl, es un ejemplo conocido. En Biología son raros los enlaces iónicos. Los enlaces químicos presentes en las moléculas biológicas están en el extremo izquierdo y en la mitad de este *continuum*.

Algunas moléculas sencillas formadas con H, C, N y O

Observa de nuevo la Figura 2.3 y cuenta el número de electrones no emparejados en las capas de valencia de los átomos de carbono, nitrógeno y oxígeno: el carbono tiene cuatro, el nitrógeno tiene tres, y el oxígeno tiene dos. Cada electrón no emparejado puede formar medio enlace covalente. Como resultado, un átomo de carbono puede formar un total de cuatro enlaces covalentes; el nitrógeno puede formar tres, y el oxígeno, dos. Cuando cada uno de los cuatro electrones no emparejados de un átomo de carbono se une covalentemente con un átomo de hidrógeno, la molécula resultante se escribe CH_4 y se denomina metano (**Figura 2.8a**). Ésta es la molécula más común del gas natural. Cuando los tres electrones no emparejados de un átomo de nitrógeno se unen a tres átomos de hidrógeno, el resultado es NH_3, o amoniaco. Del mismo modo, un átomo de oxígeno puede formar enlaces covalentes con dos átomos de hidrógeno, resultando una molécula de agua (H_2O).

Enlaces dobles y triples Los átomos con más de un electrón no emparejado en la capa de valencia pueden formar múltiples enlaces simples y, en ocasiones, enlaces dobles o triples. La **Figura 2.8b** muestra cómo el carbono forma enlaces dobles con los átomos de oxígeno, para producir dióxido de carbono (CO_2). Los enlaces triples aparecen cuando se comparten tres pares de electrones. La **Figura 2.8c** muestra la estructura del nitrógeno molecular (N_2), que se forma cuando dos átomos de nitrógeno establecen un enlace triple.

Geometría de algunas moléculas sencillas Los defensores de la teoría de la evolución química argumentan que moléculas sencillas como CH_4, NH_3, H_2O, CO_2 y N_2 fueron componentes importantes en la atmósfera y el océano primigenios de la Tierra. Este razonamiento se basa en la observación de que estas moléculas se encuentran en los gases volcánicos de la Tierra y en las atmósferas de planetas cercanos. Si fuera así, entonces esas moléculas fueron los ladrillos de la evolución química. No obstante, antes de analizar cómo se habrían combinado estas moléculas para formar compuestos más complejos, es necesario observar su forma y el modo en el que los científicos representan su composición y geometría. Recuerda que esta frase es crucial, se repetirá por todo este texto: la función sigue a la estructura. Por ejemplo, la forma global de una molécula a menudo dicta su comportamiento y función.

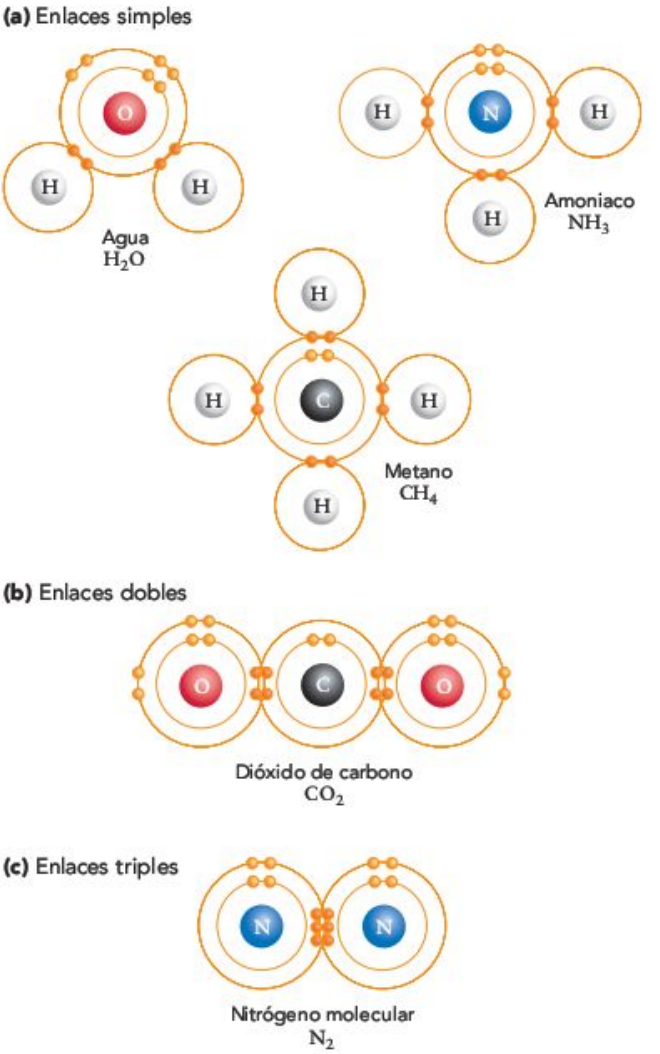


FIGURA 2.8 Los electrones no emparejados de la capa de valencia participan en los enlaces covalentes. Los enlaces covalentes se basan en los electrones compartidos en la capa más externa. Los enlaces covalentes pueden ser **(a)** simples, **(b)** dobles, y **(c)** triples.

PREGUNTA ¿Por qué puede participar el carbono en cuatro enlaces simples, mientras que el oxígeno solo puede participar en dos y el hidrógeno en uno?

La forma de una molécula simple está determinada por la geometría de sus enlaces. Los ángulos de los enlaces, a su vez, están regidos por la repulsión eléctrica presente entre los pares de electrones. Por ejemplo, la **Figura 2.9a** muestra la forma del metano (CH_4).

- Los cuatro pares de electrones de la capa externa del carbono forman un tetraedro cuando se unen al oxígeno porque la repulsión entre los pares de electrones compartidos los orienta en un ángulo de 109,5° entre cada uno.
- Las mismas capas externas y la geometría del enlace tienen lugar en el amoniaco (NH_3), pero una de las cuatro órbitas de la capa externa del átomo de nitrógeno ya está completa con un par de electrones, de modo que solo hay tres órbi-

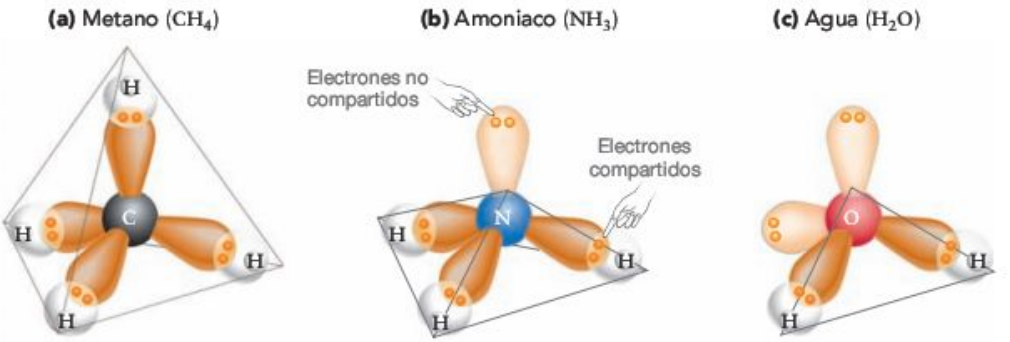


FIGURA 2.9 Geometría del metano, el amoniaco y el agua. Dibujo que muestra las formas de las órbitas en la capa externa de **(a)** metano, **(b)** amoniaco, y **(c)** agua. Aunque algunas órbitas iguales están implicadas en los enlaces, la forma global de cada molécula es completamente diferente.

EJERCICIO Marca qué molécula es plana y plegada, cuál forma un tetraedro (con cuatro caras idénticas) y cuál forma una pirámide.

tas con electrones no emparejados unidas al hidrógeno. En este caso, la geometría de las órbitas y la geometría de la molécula son diferentes (**Figura 2.9b**).

- En la molécula de oxígeno, dos de las cuatro órbitas presentes en la capa externa están completas con pares de electrones. Cuando los átomos de oxígeno se unen a los dos electrones restantes para formar agua (H_2O), la molécula resultante está plegada y bidimensional, o plana (**Figura 2.9c**). La Sección 2.2 describirá cómo la forma del agua, junto con la distinta electronegatividad del oxígeno y el hidrógeno, hacen de ella la molécula más importante de la Tierra.

Representación de moléculas Las moléculas se pueden representar de distintos modos. La representación más sencilla es la **fórmula molecular,** que indica los números y los tipos de átomos de una molécula. La fórmula molecular del agua es H_2O, la del metano es CH_4 (**Figura 2.10a**).

Las fórmulas moleculares son una manera simplificada de describir la composición de una molécula, pero no informan de la forma de la misma. Las **fórmulas estructurales** indican qué átomos están unidos. En las fórmulas estructurales, los enlaces simples, dobles y triples se representan por guiones simples, dobles y triples, respectivamente. La **Figura 2.10b** muestra las fórmulas estructurales de las moléculas que fueron importantes componentes de la atmósfera y el océano primigenios de la Tierra. Las fórmulas estructurales también informan en parte de la geometría de la molécula. La fórmula estructural del agua indica que está plegada, mientras que la molécula de oxígeno se dibuja como una molécula lineal.

La limitación de las fórmulas estructurales es que son bidimensionales, mientras que las moléculas son tridimensionales. Otras representaciones más complejas, como los modelos de bolas y varillas y los modelos volumétricos, se basan en la estructura tridimensional de las moléculas. Las **Figuras 2.10c** y **2.10d** muestran los modelos de bolas y varillas y volumétricos, que ofrecen una visión más sofisticada de la geometría molecular, además del tamaño relativo de los átomos implicados. Para obtener más información sobre la interpretación de estructuras químicas, véanse las **BioHabilidades 4,** al final del libro.

Cuantificación de la concentración de moléculas clave Cuando tiene lugar una **reacción química,** una sustancia se combina con otras o se desintegra en otra sustancia. Las sustancias químicas reaccionan en combinaciones simples, una a una. Por ejemplo, una molécula de ácido acético reacciona con una molécula de etanol para formar una molécula de acetato de etilo. Sin embargo, si quisieras realizar esta reacción en un experimento, ¿cómo sabrías cuánto ácido acético y cuánto etanol hay que añadir? El problema es que no es sencillo contar los números de moléculas presentes en una solución. Los investigadores resuelven este problema utilizando el concepto de mol.

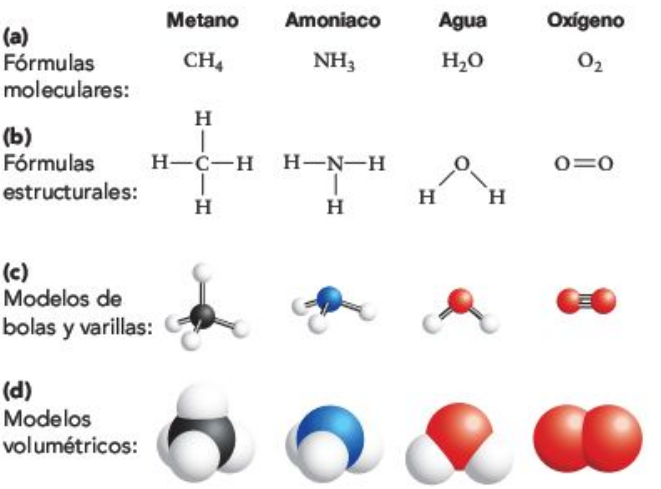


FIGURA 2.10 Las moléculas se representan de distintas maneras. Cada método de representación de moléculas tiene sus ventajas. **(a)** Las fórmulas moleculares son sencillas e indican el número y el tipo de átomos implicados. **(b)** Las fórmulas estructurales muestran cómo se unen los átomos y la geometría en dos dimensiones. **(c)** Los modelos de bolas y varillas ocupan más espacio que las fórmulas estructurales pero informan acerca de la forma tridimensional. **(d)** Los modelos volumétricos no son tan sencillos de interpretar como los de bolas y varillas, pero representan con más exactitud la relación espacial entre los átomos.

Un **mol** hace referencia al número $6{,}022 \times 10^{23}$, igual que la unidad denominada «docena» hace referencia al número 12 o la unidad millón significa 1×10^6. El mol es una unidad útil porque la masa de un mol de cualquier molécula es lo mismo que su peso molecular expresado en gramos. El **peso molecular** es la suma de los números de masa de todos los átomos de una molécula. Por ejemplo, sumando los números de masa de dos átomos de hidrógeno y un átomo de oxígeno se obtiene 1 + 1 + 16, o 18, que es el peso molecular del agua. Se deduce que en una muestra de agua de 18 gramos, habría $6{,}022 \times 10^{23}$ moléculas de agua, o 1 mol de moléculas de agua.

De vuelta al experimento del ácido acético y el etanol, para obtener igual número de cada molécula utilizas un peso para medir las dos sustancias y añadir el mismo número de moles de cada una. Por ejemplo, si quisieras hacer reaccionar un mol de ácido acético y un mol de etanol, pesarías los gramos de ácido acético y etanol correspondientes a sus respectivos pesos moleculares, y formarías una **solución** (mezcla homogénea, uniforme, de una o más sustancias disueltas en un líquido). Cuando las sustancias se disuelven en un líquido, sus concentraciones se expresan en términos de molaridad (simbolizada por «M»). La **molaridad** es el número de moles de la sustancia presente por litro de solución. Una solución 1 molar de ácido acético en agua, por ejemplo, significa que hay 1 mol de ácido acético (es decir, $6{,}022 \times 10^{23}$ de moléculas de ácido acético) en 1 litro de agua.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los enlaces covalentes se basan en compartir electrones. Los enlaces iónicos se basan en la atracción eléctrica entre iones con cargas opuestas.
- Los enlaces covalentes pueden ser polares o no polares, dependiendo de si la electronegatividad de los átomos implicados es la misma o no.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar las fórmulas estructurales del metano (CH_4) y el amoniaco (NH_3) y añadir puntos para indicar los lugares relativos de los electrones unidos covalentemente, basándose en las electronegatividades relativas del C, H y N.
2) Dibujar las capas de electrones alrededor de los iones de sodio (Na^+) y cloruro (Cl^-) y explicar por qué existe la sal de mesa (NaCl).

2.2 Los océanos primitivos y las propiedades del agua

La vida depende del agua. En una célula viva prototípica, más del 75 por ciento del volumen consiste en esta molécula. Casi el 70 por ciento de tu cuerpo, en peso, es agua (**Figura 2.11**). Puedes sobrevivir durante semanas sin comer, pero no es probable que vivas más de 3 o 4 días sin beber. En las personas, una pérdida de agua de tan solo el 2 por ciento provoca debilidad, mareo, irritabilidad, cefalea, problemas para orinar y una sensación de malestar general.

FIGURA 2.11 El agua es la molécula más abundante de los organismos. Las frutas encogen cuando se secan porque están compuestas básicamente por agua.

El agua es esencial para la vida actual, y prácticamente todos los investigadores están de acuerdo en que la mayoría de los pasos importantes de la evolución química, incluyendo el mismo origen de la vida, tuvieron lugar en el agua. El agua es vital por un motivo simple: como **solvente** (agente para que las sustancias formen soluciones), el agua puede disolver más sustancias que cualquier otra molécula conocida. Las reacciones químicas que están produciéndose en tu cuerpo en este momento y las reacciones que provocaron la evolución química hace unos 3.500 millones de años, se basan en la interacción física, directa, entre los reactantes. Es más probable que las sustancias se unan y reaccionen cuando están disueltas. La vida depende básicamente del agua por sus propiedades solventes. La formación del primer océano de la Tierra, hace unos 3.800 millones de años, fue un momento decisivo de la evolución química, ya que dio a la evolución química un lugar donde producirse.

¿Por qué es el agua un solvente tan eficaz?

Para entender por qué el agua es un solvente tan eficaz, recuerda la Figura 2.5b: la molécula contiene dos átomos de hidrógeno unidos a un átomo de oxígeno, y el oxígeno y el hidrógeno tienen distinta electronegatividad, lo que significa distinta capacidad de atraer los electrones implicados en enlaces covalentes. Como el oxígeno es uno de los elementos más electronegativos, atrae a los electrones unidos covalentemente con mucha más fuerza que el núcleo de hidrógeno. Como resultado, los electrones que participan en los enlaces covalentes no se comparten por igual. Los enlaces covalentes del agua son polares.

Si el agua fuera una molécula lineal como el dióxido de carbono, la polaridad de sus enlaces covalentes no importaría mucho. Pero como la molécula de agua está plegada, la molécula en su conjunto es **polar,** lo que significa que la distribu-

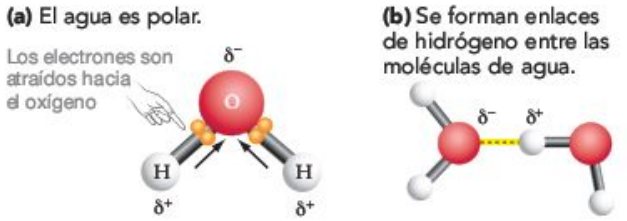


FIGURA 2.12 El agua es polar y forma enlaces de hidrógeno. **(a)** Por la alta electronegatividad del oxígeno, los electrones compartidos entre hidrógeno y oxígeno pasan más tiempo cerca del núcleo de oxígeno, suministrando al átomo de oxígeno una carga negativa parcial y al átomo de hidrógeno una carga positiva parcial. **(b)** La atracción eléctrica entre las cargas positivas y negativas parciales de las moléculas de agua forma un enlace de hidrógeno.

EJERCICIO Marca los enlaces de hidrógeno en la parte (b).

EJERCICIO Las moléculas de agua forman habitualmente múltiples enlaces de hidrógeno. Añade dos enlaces de hidrógeno a la molécula de H_2O de la parte derecha de (b).

ción global de la carga es asimétrica. Como muestra la **Figura 2.12a,** la porción de la molécula que contiene el átomo de oxígeno es ligeramente más negativa, y la del átomo de hidrógeno es ligeramente más positiva. Como anteriormente, las cargas parciales de la molécula se simbolizan con la letra griega delta minúscula, δ.

La **Figura 2.12b** ilustra cómo la polaridad del agua afecta a sus interacciones con otras moléculas de agua. Cuando dos moléculas de agua líquida se acercan, la carga positiva parcial del hidrógeno atrae la carga negativa parcial del oxígeno. Esta débil atracción química forma un enlace de hidrógeno entre las moléculas. Si entiendes que la polaridad del agua hace posibles los enlaces de hidrógeno, deberías ser capaz de (1) dibujar una versión de la Figura 2.12b que muestre el agua como una molécula lineal (no plegada), con las cargas parciales de los átomos de hidrógeno y oxígeno; y (2) explicar por qué las atracciones electrostáticas entre las moléculas del agua serían, como resultado, mucho más débiles o inexistentes.

En una solución acuosa, o en agua, también se forman enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua y otras moléculas polares. También se producen interacciones similares entre el agua y los iones. Los iones y las moléculas polares permanecen en la solución por sus interacciones con las cargas parciales del agua (**Figura 2.13b**). A las sustancias que interaccionan de esta manera con el agua se las llama **hidrófilas** («amantes del agua»).

Por el contrario, los compuestos que no tienen carga ni son polares no interaccionan con el agua mediante enlaces de hidrógeno, y no se disuelven en agua. En vez de disolverse, interaccionan entre sí (**Figura 2.13b**). A las sustancias que no interaccionan con el agua se las denomina **hidrófobas** («que odian el agua»). No obstante, las interacciones entre los átomos y las moléculas hidrófobas son mucho más débiles que las basadas en enlaces de hidrógeno.

En resumen, los enlaces de hidrógeno posibilitan que casi todas las moléculas cargadas o polares se disuelvan en agua. Aunque los enlaces de hidrógeno, individualmente, no son en absoluto tan fuertes como los enlaces covalentes o los iónicos, son mucho más frecuentes. Los enlaces de hidrógeno son muy importantes en la Biología por el enorme número de ellos que se forma entre el agua y otras moléculas polares o con carga.

¿Cómo se correlaciona la estructura del agua con sus propiedades?

La estructura del agua es inusual. Su pequeño tamaño, forma plegada, enlaces covalentes altamente polares, y su polaridad global son únicos entre las moléculas. Como la estructura de las moléculas se correlaciona habitualmente con su función,

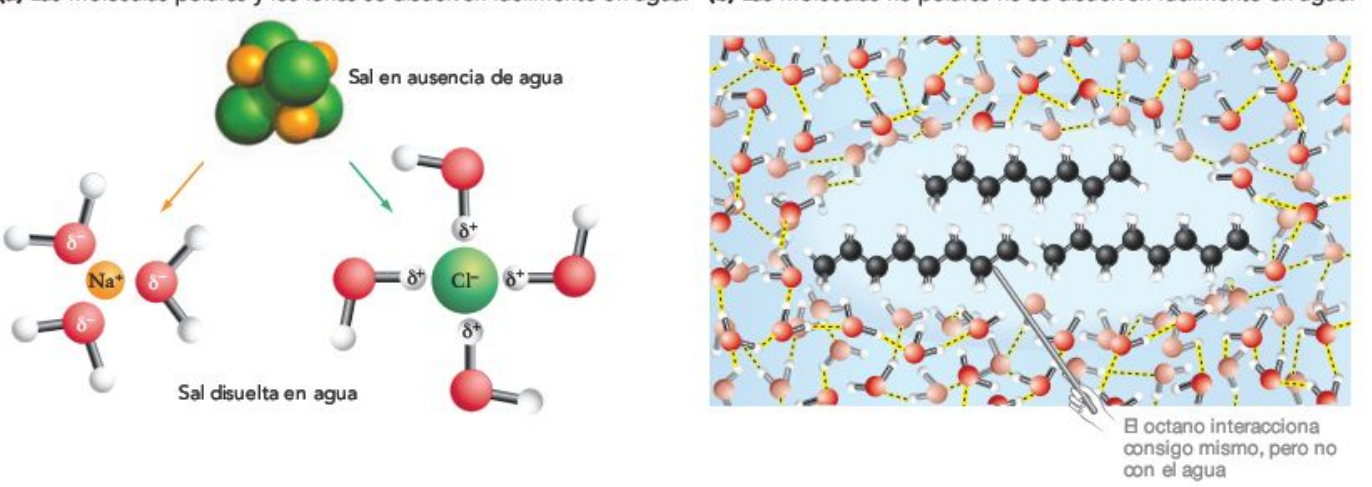


FIGURA 2.13 Las moléculas polares y los iones se disuelven fácilmente en agua; las moléculas no polares no se disuelven. **(a)** La polaridad del agua la convierte en un magnífico solvente para las moléculas polares y los iones. **(b)** En una solución acuosa, las moléculas y los compuestos no polares interaccionan entre sí, pero no con el agua.

PREGUNTA Explica la base física de la expresión «el agua y el aceite no se mezclan».

no es sorprendente que el agua posea ciertas propiedades muy destacadas. Ya se han revisado las características químicas del agua más importantes, su capacidad para formar enlaces de hidrógeno con iones y compuestos polares, y su capacidad como solvente. El agua tiene otras propiedades físicas muy llamativas. Todas son el resultado directo de los enlaces de hidrógeno. En relación con la evolución química, las más importantes de estas propiedades son que el agua se expande cuando pasa de líquida a sólida, y que su capacidad de absorber calor es extraordinariamente grande. A continuación se analiza por qué los enlaces de hidrógeno explican estas propiedades, junto con la propiedad denominada «tensión superficial».

Cohesión, adhesión y tensión superficial La unión entre moléculas iguales se denomina **cohesión.** El agua tiene una gran cohesión, lo que significa que permanece unida, por los enlaces de hidrógeno que se forman entre las moléculas individuales. Por otra parte, la unión entre moléculas diferentes se denomina **adhesión.** La adhesión suele analizarse respecto a las interacciones entre un líquido y una superficie sólida. El agua se adhiere a las superficies que poseen componentes polares o cargados.

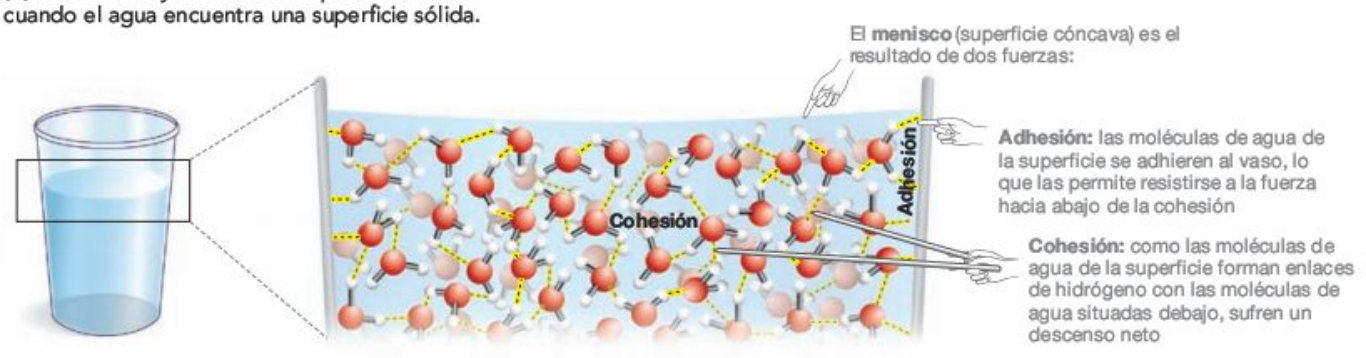
Cohesión y adhesión son importantes para explicar cómo se mueve el agua desde las raíces de las plantas hasta las hojas, pero también se pueden ver en acción en la superficie cóncava, o **menisco,** que se forma en un vaso de agua (**Figura 2.14a**). Como las moléculas de agua de la superficie forman enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua que están debajo, sufren una atracción neta hacia abajo. Pero las moléculas de la superficie también se adhieren al vaso, lo que las permite resistirse a la caída. El resultado de estas dos fuerzas es la formación de un menisco.

La cohesión también es importante en el fenómeno conocido como tensión superficial. Dado que los enlaces de hidrógeno ejercen una fuerza (o tensión) hacia abajo, en la superficie de cualquier masa de agua, las moléculas de agua no son estables en la superficie, sino que son constantemente apartadas. Por tanto, una masa de agua, globalmente, es más estable cuando la superficie total se minimiza. Este hecho tiene una consecuencia importante: el agua resiste cualquier fuerza que aumente su superficie. Más concretamente, cualquier fuerza que haga descender una superficie de agua se encuentra con una resistencia. Esta resistencia hace que una superficie de agua actúe como si tuviera una membrana elástica (**Figura 2.14b**), propiedad denominada **tensión superficial.** Todos los líquidos tienen tensión superficial. La del agua es muy alta por los numerosos enlaces de hidrógeno que se forman entre las moléculas. En el agua, la «membrana elástica» de la superficie es más fuerte que en otros líquidos.

El agua es más densa en estado líquido que en estado sólido Cuando los obreros vierten metal o plástico fundido en un molde y lo dejan enfriar hasta solidificarse, el material se encoge. Cuando la lava fundida sale de un volcán y se enfría para formar rocas sólidas, se encoge. Pero cuando se llena una bandeja de hielo con agua y se pone en el congelador para hacer hielo, el agua se expande.

Al contrario que la mayoría de las moléculas, el agua es más densa en estado líquido que en sólido. En otras palabras,

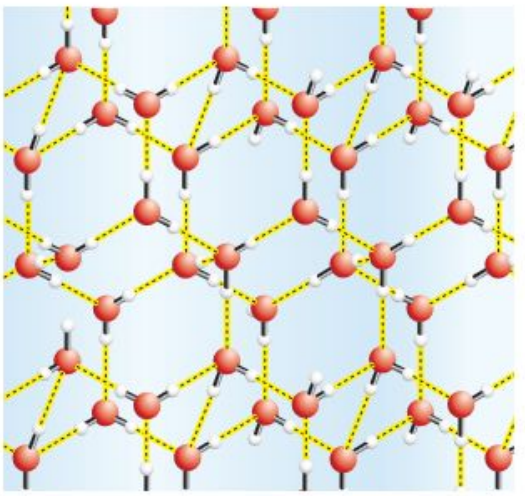
(a) La cohesión y la adhesión explican la formación de un menisco cuando el agua encuentra una superficie sólida.



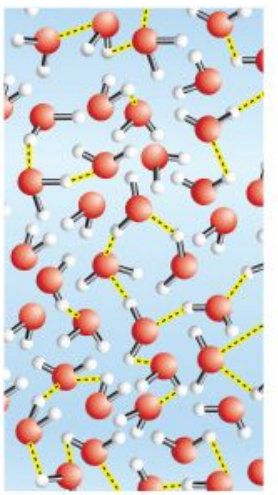
(b) El agua tiene una alta tensión superficial.

FIGURA 2.14 Cohesión, adhesión y tensión superficial. (a) La combinación de la adhesión y la cohesión hace que se forme un menisco cuando el agua está rodeada de una superficie. **(b)** El agua se resiste a las fuerzas (como el peso de un insecto) que aumentan su superficie. La resistencia es lo suficientemente grande como para impedir que los objetos ligeros atraviesen la superficie.

(a) En el hielo, las moléculas de agua forman una red cristalina.



(b) En el agua líquida, no se forma la red cristalina.



(c) El agua líquida es más densa que el hielo. Como resultado, el hielo flota.

FIGURA 2.15 Los enlaces de hidrógeno forman la estructura cristalina del hielo.

EJERCICIO En el hielo, cada molécula puede formar cuatro enlaces de hidrógeno a la vez. (Cada átomo de oxígeno puede formar dos; cada átomo de hidrógeno puede formar uno.) Elige dos moléculas de la parte (a) y rodea los cuatro enlaces de H.

hay más moléculas de agua en un volumen determinado de agua líquida de las que se hallan en el mismo volumen de agua sólida. La **Figura 2.15a** muestra la explicación. Observa que en el hielo, cada molécula de agua participa en cuatro enlaces de hidrógeno. Estos enlaces de hidrógeno provocan que las moléculas de agua formen una estructura regular y repetitiva, como el cristal. La estructura cristalina del hielo es bastante abierta, lo que significa que hay relativamente mucho espacio entre las moléculas.

Ahora compara la densidad y el número de enlaces de hidrógeno del hielo con los del agua líquida, ilustrados en la **Figura 2.15b.** Aunque no se conoce con exactitud la estructura exacta del agua líquida, es claramente dinámica. Los enlaces de hidrógeno están continuamente formándose y rompiéndose. Globalmente, el número de enlaces de hidrógeno del agua líquida es mucho menor que el del hielo. Como resultado, las moléculas en el estado líquido están mucho más «apretadas» que las moléculas de hielo, incluso aunque su temperatura sea mayor. Normalmente, calentar una sustancia hace que se expanda porque las moléculas empiezan a moverse más rápido y a colisionar con más frecuencia y mayor fuerza. Pero calentar el hielo hace que los enlaces de hidrógeno se rompan y que la estructura de cristal abierto se colapse en una configuración más densa en el agua líquida. De este modo, los enlaces de hidrógeno explican por qué el agua es más densa en estado líquido que en el sólido.

Esta propiedad del agua tiene una consecuencia importante: el hielo flota (**Figura 2.15c**). De no ser así, el hielo se hundiría en el fondo de los lagos, los estanques y los océanos poco después de formarse. El hielo permanecería congelado en las frías profundidades. Si el agua no fuera tan compleja, es casi seguro que los océanos terrestres se habrían congelado antes de que la vida tuviera la oportunidad de empezar.

El agua tiene una gran capacidad de absorber energía

Los enlaces de hidrógeno también son los responsables de otra de las notables propiedades físicas del agua: su gran capacidad de absorber energía. Por ejemplo, el agua tiene un calor específico extraordinariamente alto. El **calor específico** es la cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de una sustancia en 1 °C. El calor específico del agua es alto porque, cuando una fuente de energía como la luz solar o una llama la alcanzan, los enlaces de hidrógeno deben romperse antes de que el calor pueda transferirse y las moléculas de agua empiecen a moverse más rápido. Como resultado, se requiere muchísima energía para cambiar la temperatura del agua y de otras moléculas en las que los enlaces de hidrógeno sean muy abundantes (**Tabla 2.1**).

Del mismo modo, se requiere una gran cantidad de energía para romper los enlaces de hidrógeno en el agua líquida, y

TABLA **2.1** **Calores específicos de algunos líquidos**

Los calores específicos mostrados en esta tabla están medidos a 25 °C y expresados en unidades de julios por gramo de sustancia por grado Celsius. (El julio es una unidad de energía.)

Líquidos con abundantes enlaces de hidrógeno	Calor específico
Amoniaco	4,70
Agua	4,18
Líquidos con algunos enlaces de hidrógeno	
Etanol (CH_3CH_2OH)	2,44
Etilenglicol ($HOCH_2CH_2OH$; usado en anticongelantes)	2,22
Líquidos con escasos enlaces de hidrógeno o sin ellos	
Benceno (C_6H_6)	1,80
Xileno (C_8H_{10})	1,72
Ácido sulfúrico (H_2SO_4)	1,40

cambiar las moléculas del estado líquido al gaseoso. El **calor de vaporización** del agua (la energía requerida para cambiar 1 gramo de ella de líquido a gas) es mayor que la de la mayoría de las moléculas que se encuentran en estado líquido a temperatura ambiente. Como resultado, el agua tiene que absorber una gran cantidad de energía para evaporarse. El alto calor de vaporización del agua es el motivo por el que lavarse después de haber sudado o darse una ducha son formas eficaces de refrescarse en un día caluroso. Como las moléculas de agua tienen que absorber gran cantidad de energía de tu cuerpo para evaporarse, se pierde calor.

Estas propiedades del agua son importantes para la teoría de la evolución química. Como se mostrará en la Sección 2.3, la energía de la luz solar puede provocar la formación de complejas moléculas desde compuestos básicos muy sencillos. Pero la aplicación de energía también puede romper las moléculas. El alto calor específico del agua aísla las sustancias disueltas de fuentes de energía como la luz solar intensa. Como los compuestos que fueron importantes en la evolución química se disuelven fácilmente en agua, se habrían formado en el océano o caído con la lluvia al océano desde la atmósfera. Una vez que estos compuestos estuvieron en un ambiente donde estaban más protegidos, habrían persistido y aumentado lentamente su concentración con el tiempo. De forma parecida, si la evolución química ocurrió en los bordes de los estanques o en playas, la evaporación del agua habría mantenido las superficies relativamente frías. Los enlaces de hidrógeno tienen una influencia moderada en la temperatura del agua.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Properties of Water

Reacciones ácido-base y pH

Otro aspecto de la química del agua es importante para entender la evolución química y el funcionamiento de los organismos actuales. El agua no es una molécula completamente estable. En realidad, las moléculas de agua sufren continuamente una reacción química consigo mismas. Esta reacción de «disociación» se puede escribir como sigue:

$$H_2O \rightleftharpoons H^+ + OH^-$$

La doble flecha indica que la reacción ocurre en ambas direcciones.

Las moléculas en la parte derecha de la reacción son el **ión de hidrógeno** (H^+) y el **ión hidróxido** (H^-). Un ión de hidrógeno solo es un protón. En realidad, no obstante, los protones nunca existen solos. En el agua, por ejemplo, los protones se unen con moléculas de agua para formar el ión hidronio, H_3O^+. Así pues, la disociación del agua es más exacta como sigue:

$$H_2O + H_2O \rightleftharpoons H_3O^+ + OH^-$$

Una de las moléculas de agua de la izquierda ha cedido un protón, mientras que la otra molécula de agua ha aceptado un protón. Las sustancias que ceden protones en las reacciones químicas y aumentan la concentración de iones de hidrógeno del agua se denominan **ácidos;** las moléculas o iones que adquieren protones en las reacciones químicas y disminuyen la concentración de iones de hidrógeno del agua se llaman **bases.** Una reacción química que implica una transferencia de protones se denomina reacción ácido-base. Todas las reacciones ácido-base necesitan un donante de protones y uno que acepte protones: un ácido y una base. La mayoría de los ácidos solo pueden actuar como ácidos, y la mayoría de las bases solo actúan de bases, pero el agua puede actuar tanto de ácido como de base.

No obstante, el agua es un ácido extremadamente débil: muy pocas moléculas de agua se disocian para formar iones hidronio e hidróxido. Por el contrario, los ácidos fuertes, como el ácido clorhídrico del estómago, donan fácilmente un protón cuando reaccionan con agua.

$$HCl + H_2O \rightleftharpoons H_3O^+ + Cl^-$$

Las bases fuertes aceptan fácilmente un protón cuando reaccionan con el agua. Por ejemplo, el hidróxido de sodio (NaOH, llamado comúnmente sosa cáustica o lejía), se disocia completamente en el agua para formar Na^+ y OH^-. Los iones hidróxido aceptan entonces un protón de los iones hidronio del agua, formando más moléculas de agua.

$$NaOH \text{ (en agua)} \rightarrow Na^+ + OH^-$$
$$OH^- + H_3O^+ \rightleftharpoons 2H_2O$$

En resumen, añadir un ácido a una solución aumenta la concentración de protones; añadir una base a una solución disminuye la concentración de protones.

Estos puntos son importantes porque en una solución, la tendencia de que ocurran reacciones ácido-base depende básicamente del número de protones presentes. Cuando tiene lugar una reacción ácido-base, la transferencia de un protón cambia la carga del donante del protón y del que lo acepta. Cuando cambia la carga de un compuesto, su tendencia a participar en enlaces de hidrógeno y en otros tipos de interacciones electrostáticas también cambia. Esto es crítico. Incluso aunque la concentración de protones de la sangre se doble, sigue siendo extremadamente baja. Pero es probable que las reacciones ácido-base activadas por el cambio de la concentración de protones maten en unos minutos (el **Cuadro 2.1** muestra unas moléculas muy importantes llamadas tampones, que impiden cambios importantes del pH en la sangre y otros lugares).

Los químicos miden directamente la concentración de protones de una solución. En una muestra de agua pura a 25 °C, la concentración de H^+ es $1{,}0 \times 10^{-7}$ M. (Recuerda que M simboliza la molaridad, o moles por litro.) Como este número es tan pequeño (1 diezmillonésima), el exponente es incómodo. Con lo cual, biólogos y químicos prefieren expresar la concentración de protones en una solución con un logaritmo denominado **pH.** (El término *pH* proviene del francés *puissance d'hydrogène*, «potencia de hidrógeno».) Por definición, el pH de una solución es el negativo del logaritmo en base 10 (log) de la concentración del ión de hidrógeno:

$$pH = -\log[H^+]$$

(Los corchetes son la forma estándar de indicar «concentración de» una sustancia en una solución.) Tomando antilogaritmos se obtiene:

$$[H^+] = \text{antilog}(-pH) = 10^{-pH}$$

CUADRO 2.1 ¿Qué es un tampón?

Las reacciones ácido-base suman o restan un protón de iones y moléculas. La adición o eliminación de protones cambia la carga del compuesto y, por tanto, su forma de interaccionar con otras moléculas polares o cargadas. Las células son muy sensibles a los cambios del pH porque contienen muchas sustancias polares o cargadas. Además, muchas de las reacciones importantes que suceden en las células implican la adición o eliminación de un protón, y el pH afecta a la probabilidad de que esas reacciones ocurran.

De acuerdo con estas observaciones, no debería sorprender que minimizar los cambios del pH intracelular es una parte importante del mantenimiento de las condiciones óptimas para la vida. Los compuestos que minimizan la variación del pH se denominan **tampones** debido a que taponan una solución frente a los nocivos efectos del cambio de pH.

La mayoría de los tampones son ácidos débiles, lo que significa que es probable que cedan un protón en una solución. Para ver cómo funcionan, se considera la disociación del ácido acético en agua para formar iones acetato y protones.

$$CH_3COOH \rightleftharpoons CH_3COO^- + H^+$$

Cuando el ácido acético y el acetato están presentes en concentraciones aproximadamente iguales en una solución, funcionan como un sistema tampón. Si la concentración de protones aumenta ligeramente, los protones reaccionan con los iones acetato para formar ácido acético y el pH no varía. Si la concentración de protones disminuye ligeramente, el ácido acético cede protones y el pH no cambia.

En las células, muchos tipos de moléculas naturales actúan como si fueran tampones. Los biólogos también han creado un conjunto de compuestos sintéticos para taponar soluciones experimentales que contengan moléculas sensibles al pH.

El pH, entonces, es una forma cómoda de indicar la concentración de protones en una solución. Véase un repaso de los logaritmos en **BioHabilidades 5.**

La **Figura 2.16** muestra la escala de pH y el pH de algunas soluciones frecuentes. El pH del agua pura a 25 °C es 7. El agua pura se toma como el estándar, o punto de referencia, de la escala de pH. Las soluciones que contienen moléculas ácidas (moléculas que actúan como ácidos) tienen una concentración de protones superior a 1×10^{-7} M y, por tanto, un pH < 7, porque las moléculas ácidas tienden a liberar protones en la solución. Por el contrario, las soluciones que contienen moléculas básicas (moléculas que actúan como bases) tienen una concentración de protones inferior a 1×10^{-7} M y, por tanto, un pH > 7, porque las moléculas básicas tienden a aceptar protones de una solución. Las soluciones con un pH de 7 se consideran neutras, ni ácidas ni básicas. La solución en las células vivas es de 7, aproximadamente. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar la diferencia de las concentraciones de iones de hidrógeno entre una solución ligeramente básica con un pH de 8 y una solución ligeramente ácida con un pH de 6.

Aunque el pH del océano actual es cercano a 8, los océanos primigenios probablemente eran mucho más parecidos a los lagos actuales respecto al pH y la composición química, simplemente porque a la lluvia y al viento les habría costado cientos de millones de años erosionar lentamente las rocas, y a los ríos transportar los iones disueltos que aumentaron la salinidad del océano y su pH.

Al comenzar la evolución química, entonces, el agua proporcionó el ambiente físico para que ocurrieran las reacciones clave. En algunos casos, el agua también actuó como un reactante importante. Aunque las reacciones ácido-base no fueron claves para las primeras fases de la evolución química, sí resultaron extremadamente importantes una vez que el proceso estuvo en marcha.

La **Tabla Resumen 2.2** muestra algunas propiedades importantes del agua. A continuación, antes de examinar detenida-

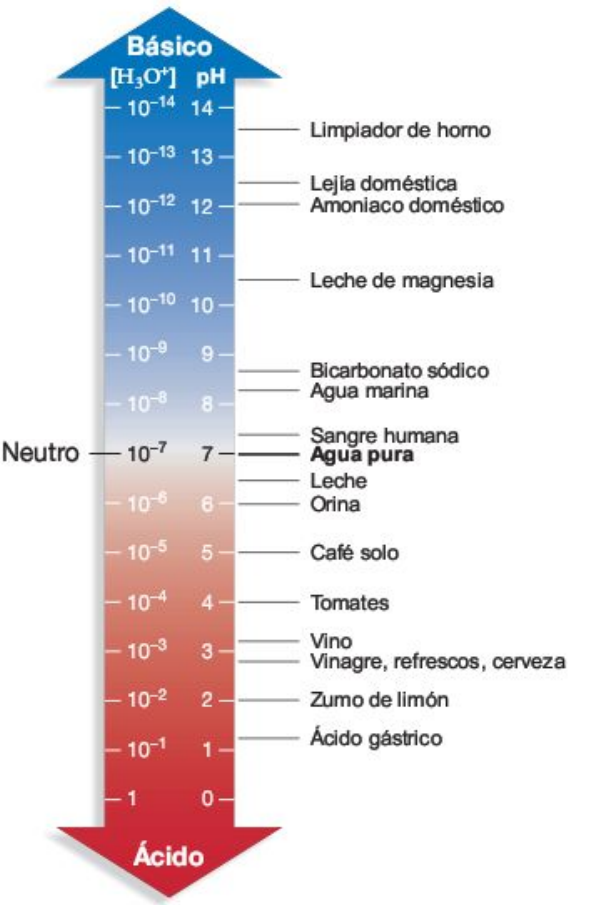


FIGURA 2.16 La escala del pH. Como la escala del pH es logarítmica, una variación de una unidad de pH representa un cambio de concentración de iones de hidrógeno igual a un factor de 10. El café tiene cien veces más H^+ que el agua pura.

PREGUNTA ¿Cómo cambia el pH del café solo, si le añades leche?

TABLA RESUMEN **2.2 Propiedades del agua**

Propiedad	Causa	Propiedades biológicas
Solvente para compuestos polares o cargados		La mayoría de las reacciones químicas importantes para la vida sucede en soluciones acuosas.
Alta **cohesión**	Enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua.	Crea tensión superficial; también importante para el transporte de agua en las plantas.
Alta **adhesión**		Participa en el transporte de agua en las plantas.
Alta **tensión superficial**	La alta cohesión hace que una superficie de agua resista las fuerzas que aumentan la superficie.	Importante para el transporte de agua en las plantas; los pequeños organismos pueden andar sobre el agua.
Más densa como líquido que en estado sólido	Los enlaces de hidrógeno provocan la formación de una estructura cristalina de baja densidad en el hielo.	
Alto **calor específico**	Las moléculas de agua deben absorber mucha energía calorífica para que se rompan los enlaces de hidrógeno y se muevan más rápido (y aumente la temperatura).	Los océanos absorben y liberan el calor lentamente, moderando los climas costeros.
Alto **calor de evaporación**		La evaporación del agua de un organismo enfría el cuerpo.

EJERCICIO Deberías ser capaz de rellenar las celdas vacías de esta tabla y de hacer un mapa conceptual relacionando la estructura del agua con las propiedades señaladas en la tabla. (Véase una introducción a los mapas conceptuales en **BioHabilidades 6.**)

mente el papel del carbono en la vida, se considerarán las reacciones que crearon los ladrillos de la evolución química.

2.3 Reacciones químicas, evolución química y energía química

Los defensores de la teoría de la evolución química sostienen que las moléculas simples presentes en la atmósfera y el océano de la Tierra primigenia participaron en reacciones químicas que produjeron moléculas más grandes y complejas. De acuerdo con una hipótesis, la atmósfera primigenia estaba compuesta de gases expulsados de los volcanes. El dióxido de carbono, el vapor de agua y el nitrógeno son los gases dominantes que expulsan los volcanes actuales: también podría estar presente una pequeña cantidad de hidrógeno molecular (H_2) y metano (CH_4). Pero cuando se colocan estas moléculas en un tubo de ensayo y se las permite interaccionar, apenas sucede nada. El vapor de agua se condensa y pasa a ser agua líquida, cuando la mezcla se enfría; pero las moléculas simples no se unen de repente para formar sustancias grandes y complejas como las presentes en las células vivas. Por el contrario, sus enlaces permanecen intactos. Entonces, ¿cómo tuvo lugar la reacción química?

Para responder a esta pregunta es preciso explorar dos temas: (1) cómo se producen las reacciones químicas, y (2) cómo las condiciones en la Tierra primitiva hicieron posible ciertas reacciones.

¿Cómo se producen las reacciones químicas?

Las reacciones químicas se representan en un formato similar al de las ecuaciones matemáticas, con los átomos o moléculas iniciales, o **reactantes,** en el lado izquierdo, y los **productos** de la reacción resultante a la derecha. Por ejemplo, la reacción más frecuente en la mezcla de gases y agua que surge de los volcanes es:

$$CO_2(g) + H_2O(l) \rightleftharpoons H_2CO_3(ac)$$

Esta expresión indica que el dióxido de carbono (CO_2) reacciona con el agua (H_2O) formando ácido carbónico (H_2CO_3). El estado de los reactantes y el producto se indican como gas (*g*), líquido (*l*), en solución acuosa (*ac*), o sólido (*s*).

Observa que la ecuación está equilibrada; es decir, en cada lado de la ecuación están presentes 1 átomo de carbono, 3 de oxígeno y 2 de hidrógeno. Observa, asimismo, que la ecuación contiene una doble flecha, lo que significa que la reacción es reversible. Cuando las reacciones directa e inversa suceden a la misma velocidad, la cantidad de reactantes y productos permanece constante, aunque no necesariamente igual. Un estado dinámico pero estable como éste se denomina **equilibrio químico.** El equilibrio químico se puede alterar cambiando la concentración de los reactantes o los productos. Por ejemplo, añadir CO_2 a la mezcla desplazaría la reacción a la derecha, creando más H_2CO_3 hasta que se restablecieran las proporciones de equilibrio de reactantes y productos. Por el contrario, la adición de H_2CO_3 desplazaría la reacción a la izquierda. Eliminar CO_2 también desplazaría la reacción a la izquierda; eliminar H_2CO_3 la desplazaría a la derecha.

El equilibrio químico también se puede alterar cambiando la temperatura. Por ejemplo, las moléculas de agua en este conjunto de elementos que interaccionan, o **sistema,** se presentarían como una mezcla de agua líquida y vapor de agua:

$$H_2O(l) \rightleftharpoons H_2O(g)$$

Si las moléculas de agua líquida absorben suficiente calor, se transforman en el estado gaseoso. Esto se denomina proceso **endotérmico** («calor dentro») porque se absorbe calor

durante el proceso. Por el contrario, la transformación del vapor de agua en agua líquida libera calor, y entonces el proceso se denomina **exotérmico** («calor fuera»). Aumentar la temperatura de este sistema desplaza el equilibrio hacia la derecha; enfriar el sistema lo desplaza a la izquierda.

Respecto a la evolución química, no obstante, estas reacciones y cambios de estado no son especialmente interesantes. El ácido carbónico no es un intermediario importante en la formación de moléculas más complejas. En cualquier caso, de acuerdo con los modelos desarrollados por distintos investigadores, empezaron a pasar cosas interesantes cuando el sistema estudiado consiste en los iones y las moléculas presentes en los océanos y la atmósfera de la Tierra primitiva, y cuando se añaden grandes cantidades de energía.

¿Qué es la energía?

La **energía** puede definirse como la capacidad de realizar trabajo o suministrar calor. Esta capacidad existe en una de dos formas: como un potencial almacenado y como un movimiento activo.

La energía almacenada se llama **energía potencial.** Un objeto gana o pierde su capacidad de almacenar energía por su posición. Si surge la oportunidad, un electrón situado en una capa externa pasará a otra capa más cerca de las cargas positivas de los protones en el núcleo. Por su posición, más alejada de las cargas positivas del núcleo, un electrón de una capa externa tiene más energía potencial que un electrón de una capa más interna (**Figura 2.17**).

La **energía cinética** es la energía del movimiento. Las moléculas tienen energía cinética porque están moviéndose constantemente. Esta forma de energía cinética (la energía cinética del movimiento molecular) se denomina **energía térmica.** La **temperatura** de un objeto es una medida de la cantidad de energía térmica que tienen sus moléculas. Si un objeto tiene una temperatura relativamente baja, sus moléculas se mueven lentamente (percibimos esto como «frío»). Si un objeto tiene mucha temperatura, sus moléculas se mueven rápidamente (percibimos esto como «caliente»). Cuando dos objetos con distintas temperaturas entran en contacto, se transfiere energía térmica entre ellos. A esta energía transferida la llamamos **calor.**

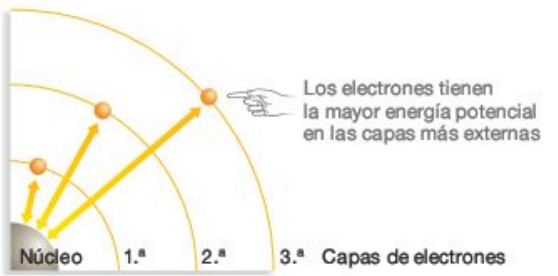


FIGURA 2.17 La energía potencial como una función de las capas de electrones. Los electrones de las capas externas tienen más energía potencial que los electrones de las capas internas, porque las cargas negativas de las capas externas están más lejos de las cargas positivas del núcleo. Cada capa representa un nivel distinto de energía potencial.

Hay muchas formas de energías potenciales y cinéticas, y la energía puede pasar de una forma a otra. Para reconducir este punto, consideremos una molécula de agua situada en la cima de una catarata, como muestra la **Figura 2.18a.** Esta molécula tiene energía potencial por su posición. Si la molécula pasa a la catarata, su energía potencial se convierte en la energía cinética del movimiento. Cuando la molécula ha alcanzado las rocas de abajo, ha sufrido un cambio de energía potencial porque ha variado su posición. El cambio de energía potencial se transforma en una cantidad idéntica de energía de otras formas: energía mecánica, que tiende a descomponer las rocas; calor (energía térmica), que aumenta la temperatura de las rocas y de la propia agua; y sonido.

Un electrón en una capa externa (**Figura 2.18b**) es análogo a la molécula de agua en la cima de la catarata. Si el electrón cae a una capa inferior, su energía potencial se convierte en la energía cinética del movimiento. Una vez que el electrón ocupa la capa inferior, tiene menos energía potencial. Como muestra la parte 3 de la Figura 2.18b, el cambio de energía potencial se transforma en una cantidad idéntica de energía en otras formas, habitualmente en energía térmica, pero a veces en luz.

Estos ejemplos ilustran la **primera ley de la termodinámica,** que explica que la energía se conserva. La energía no se crea ni se destruye, solo se transfiere y se transforma.

La transformación de la energía es el corazón de la evolución química. Según los más recientes datos, las moléculas que formaban parte de la joven Tierra estuvieron expuestas a cantidades masivas de energía. Parte de esta energía estaba en forma de calor, de la masa fundida que formaba inicialmente el planeta. Otra parte de la energía estaba en forma de radiación de alta energía del Sol, que en la actualidad está filtrada por moléculas de la atmósfera. ¿Cómo afectaría la aplicación de grandes cantidades de calor y radiación al curso de la evolución química?

Evolución química: un sistema modelo

Para estudiar el impacto de la aplicación de energía a las moléculas simples presentes en los océanos y la atmósfera primigenios, los investigadores han desarrollado modelos computarizados para simular las reacciones que pueden tener lugar entre las moléculas de dióxido de carbono, el agua, el hidrógeno y el amoniaco. El objetivo de un estudio era bastante concreto: los investigadores querían determinar si se podía producir una molécula llamada formaldehído (H_2CO). Junto con el cianuro de hidrógeno (HCN), el formaldehído es un intermediario clave en la creación de las moléculas más grandes y complejas presentes en las células. La formación de formaldehído y cianuro de hidrógeno es el primer paso crítico en la evolución química, un activador que podría poner en marcha el proceso.

El grupo de investigación comenzó proponiendo que sucedería la siguiente reacción:

$$CO_2(g) + 2H_2(g) \rightarrow H_2CO(g) + H_2O(g)$$

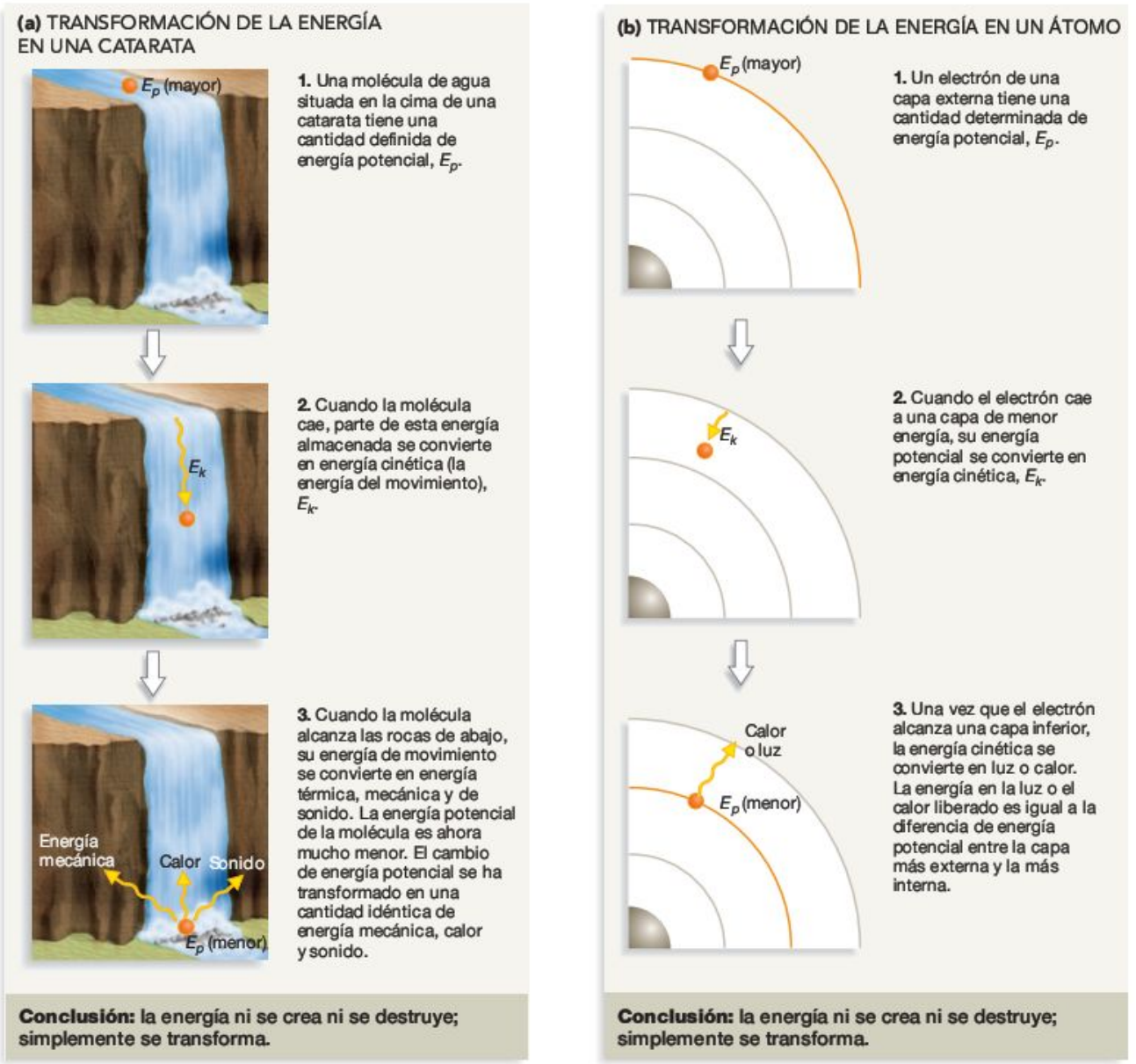


FIGURA 2.18 Transformaciones de la energía. Durante una transformación de energía, la cantidad total de energía del sistema permanece constante.

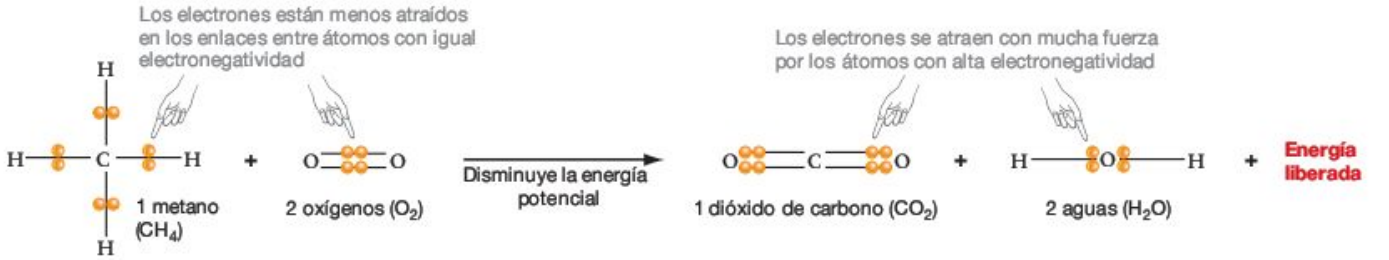
No obstante, antes de explorar cómo pusieron a prueba esta hipótesis, será útil saber por qué esta reacción no sucede espontáneamente, es decir, por qué no sucede *sin* el concurso de la energía.

¿Qué hace que una reacción química sea espontánea?

Cuando los químicos afirman que una reacción es espontánea, tienen en mente un concepto muy preciso: las reacciones químicas son espontáneas si se producen por sí mismas, sin ninguna influencia externa continua como energía añadida. Dos factores determinan si una reacción es espontánea o no:

1. *Las reacciones tienden a ser espontáneas si los productos tienen menor energía potencial que los reactantes.* Los productos de la reacción tienen menor energía potencial si sus electrones son atraídos con más fuerza que los electrones de los reactantes. Recuerda que los átomos muy electronegativos, como el oxígeno y el nitrógeno, atraen a los electrones con mucha más fuerza que los átomos con menor

(a) La energía potencial disminuye cuando los electrones son atraídos con más fuerza en los productos de reacción que en los reactantes.



(b) La entropía aumenta cuando los productos de la reacción están menos ordenados que los reactantes.

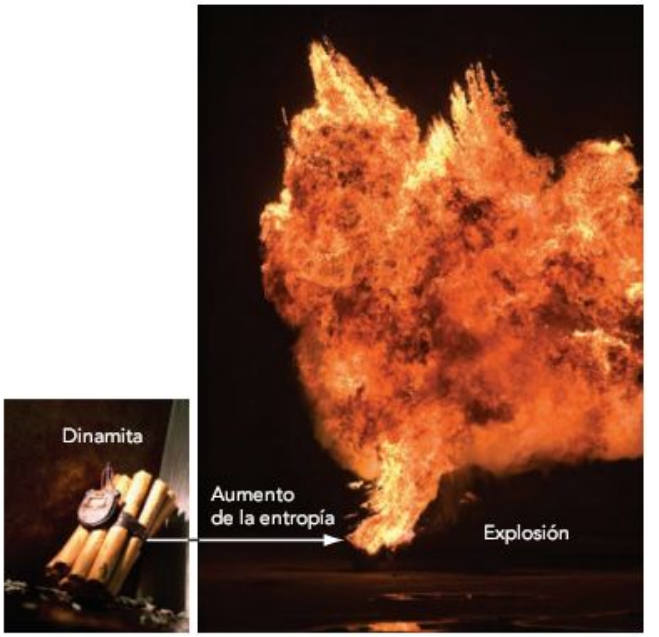


FIGURA 2.19 Los reactantes y los productos pueden tener distinta energía potencial y/o entropía. (a) Cuando arde el metano, los productos tienen mucha menos energía potencial que los reactantes. **(b)** Cuando explota el TNT, se produce dióxido de carbono, vapor de agua, humo y otros compuestos que están mucho menos ordenados que el sistema original. La reacción provoca un aumento de la entropía.

EJERCICIO En la parte (a), señala los electrones cuya energía potencial es relativamente pequeña y aquellos cuya energía potencial es relativamente grande.

electronegatividad, como el hidrógeno y el carbono. Por ejemplo, cuando se quema el gas natural, el metano reacciona con el oxígeno gaseoso para producir dióxido de carbono y agua:

$$CH_4(g) + 2O_2(g) \rightarrow CO_2(g) + 2H_2O(g)$$

Los electrones implicados en los enlaces C=O y H–O del dióxido de carbono y el agua están atraídos con mucha más fuerza de la que estaban en los enlaces C–H y O=O del metano y el oxígeno (**Figura 2.19a**). Como resultado, los productos tienen mucha menos energía potencial que los reactantes. La diferencia de energía potencial entre reactantes y productos se desprende en forma de calor, de modo que la reacción es exotérmica. En las reacciones químicas, la diferencia en la energía potencial entre los productos y los reactantes se expresa como ΔH. (La letra griega delta mayúscula, Δ, se emplea a menudo en las expresiones químicas y matemáticas para denotar cambio.) Cuando una reacción es exotérmica, ΔH es negativo.

2. *Las reacciones tienden a ser espontáneas cuando las moléculas de los productos están menos ordenadas que las moléculas de los reactantes.* La dinamita, o TNT, es una estructura muy ordenada. Pero cuando el TNT explota, se desprenden gases como el dióxido de carbono, el monóxido de carbono, los distintos óxidos de nitrógeno, y pequeñas partículas (**Figura 2.19b**). Estas moléculas están mucho menos ordenadas que las moléculas reactantes del TNT. La cantidad de desorden en un grupo de moléculas se llama **entropía,** que se simboliza con la letra *S*. Cuando los productos de una reacción química están menos ordenados que las moléculas reactantes, la entropía aumenta y el ΔS es positivo. Las reacciones tienden a ser espontáneas si aumentan la entropía.

En general, los procesos físicos y químicos transcurren en la dirección que provoque menor energía potencial y mayor desorden (**Figura 2.20**). La **segunda ley de la termodinámica,** de hecho, señala que la entropía siempre aumenta en un sistema aislado. En el caso de quemar metano o explotar TNT, la reacción es exotérmica y resulta en una mayor entropía (productos menos ordenados).

Como las reacciones tienden a ser espontáneas cuando ΔH es negativo y ΔS es positivo, es necesario valorar la influencia *conjunta* de los cambios del calor y el desorden para determinar si una reacción química es espontánea. Para lograrlo, los químicos definen una cantidad denominada **cambio de la energía libre de Gibbs,** simbolizada por ΔG.

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

donde T es la temperatura medida en la escala Kelvin. La expresión $T\Delta S$ simplemente significa que la entropía es más importante para determinar el cambio libre de energía a medida que aumenta la temperatura de las moléculas. Cuanto más rápido se muevan las moléculas, más importante es la entropía para determinar el cambio global de energía libre.

Las reacciones químicas son espontáneas cuando ΔG es menor de cero. A esas reacciones se las denomina **exergónicas.** Las reacciones son no espontáneas cuando ΔG es mayor de cero. Esas reacciones se llaman **endergónicas.** Cuando ΔG es igual a cero, las reacciones están en equilibrio. Si entiendes estos conceptos, deberías ser capaz de explicar por qué la misma reacción puede ser no espontánea a temperatura baja pero espontánea a temperatura alta. También deberías ser capaz de explicar por qué algunas reacciones exotérmicas son no espontáneas.

Éstas son las cosas importantes que hay que recordar sobre la energía libre: la energía libre cambia cuando la energía potencial y/o la entropía de las sustancias cambia. Las reacciones químicas ocurren en la dirección que disminuya la energía libre del sistema. Las reacciones exergónicas son espontáneas y liberan energía; las reacciones endergónicas son no espontáneas y requieren una aplicación de energía para que sucedan.

Fuentes de energía y el inicio de la evolución química

La reacción entre el dióxido de carbono (CO_2) y el gas hidrógeno (H_2) para formar formaldehído (H_2CO) y agua es endergónica. El formaldehído y el agua tienen más energía potencial y están más ordenados que el CO_2 y el H_2. La reacción es no espontánea porque ΔG es positivo. Para que la reacción tenga lugar, se necesita una gran aplicación de energía.

Para estudiar cómo empezó la formación de formaldehído y la evolución química, un grupo de investigación construyó un modelo computarizado de la atmósfera primitiva. El modelo consistía en una lista de todas las reacciones químicas posibles que pueden suceder entre las moléculas de CO_2, H_2O, N_2, NH_3, CH_4 y H_2. Además de las reacciones espontáneas, incluyeron las reacciones que suceden cuando estas moléculas están expuestas a la luz solar. Esto fue crucial, pues la luz solar es una fuente de energía.

La luz solar que alcanza la Tierra está compuesta de paquetes de energía lumínica denominados fotones. La cantidad de esta energía contenida en un fotón puede variar. La gran mayoría de los fotones de alta de energía de la luz solar es absorbido por una molécula llamada ozono (O_3) en la región superior de la atmósfera. Pero si la atmósfera primitiva de la Tierra estaba ocupada por los gases volcánicos liberados a medida que se enfriaba el planeta, es improbable que existieran cantidades apreciables de ozono. Según este razonamiento, los investigadores deducen que, cuando se estaba produciendo la evolución química, muchos fotones de alta energía bombardearon el planeta.

Para entender por qué fue tan importante esta fuente de energía, recuerda que los átomos del hidrógeno y el dióxido

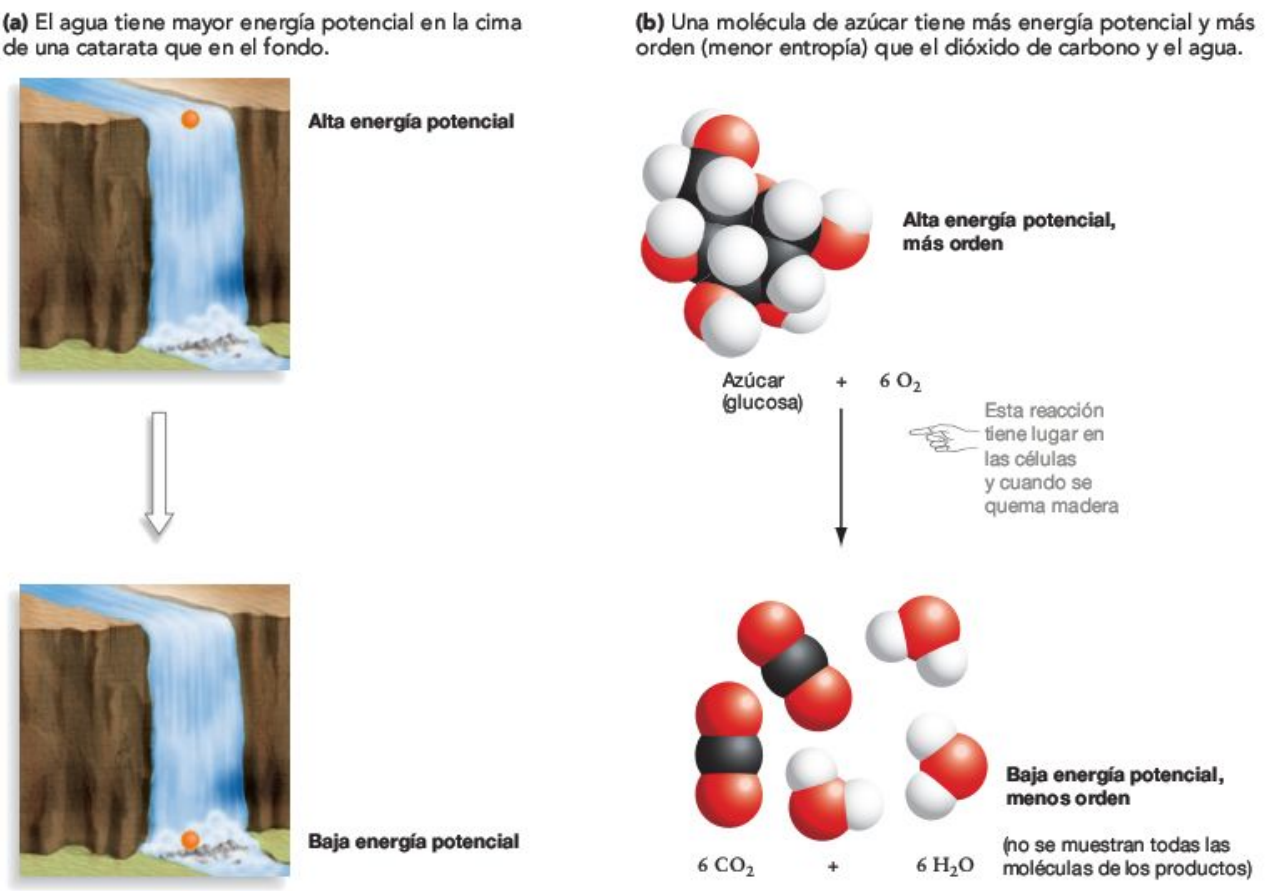


FIGURA 2.20 Los procesos espontáneos resultan en menor energía potencial o mayor desorden, o ambos.

de carbono tienen sus capas externas completas. Esta distribución hace que estas moléculas sean muy poco reactivas. Sin embargo, la energía de los fotones puede romper moléculas extrayendo los electrones de las capas externas de los átomos. Los átomos resultantes, llamados **radicales libres,** tienen electrones no emparejados y son extremadamente inestables (**Figura 2.21**). Para reproducir con más exactitud las condiciones de la Tierra primitiva, el modelo de ordenador incluía varias reacciones que producen radicales libres altamente reactivos.

Para saber cuáles de la larga lista de posibles reacciones sucedería realmente, y calcular cuánto formaldehído se podría haber producido en la atmósfera primitiva, los investigadores debían tener en cuenta la influencia de otros dos factores: la temperatura y la concentración.

Influencia de la temperatura y la concentración en las reacciones químicas Aunque una reacción química suceda espontáneamente, puede que no sea rápida. Las reacciones que transforman el hierro en óxido o las moléculas de azúcar en dióxido de carbono y agua son espontáneas, pero a temperatura ambiente son muy lentas, si es que se producen. Para que ocurran la mayoría de las reacciones, se tiene que romper un enlace químico y otro tiene que formarse. Para que esto suceda, las sustancias implicadas deben contactar en una concentración específica, que acerque los electrones implicados.

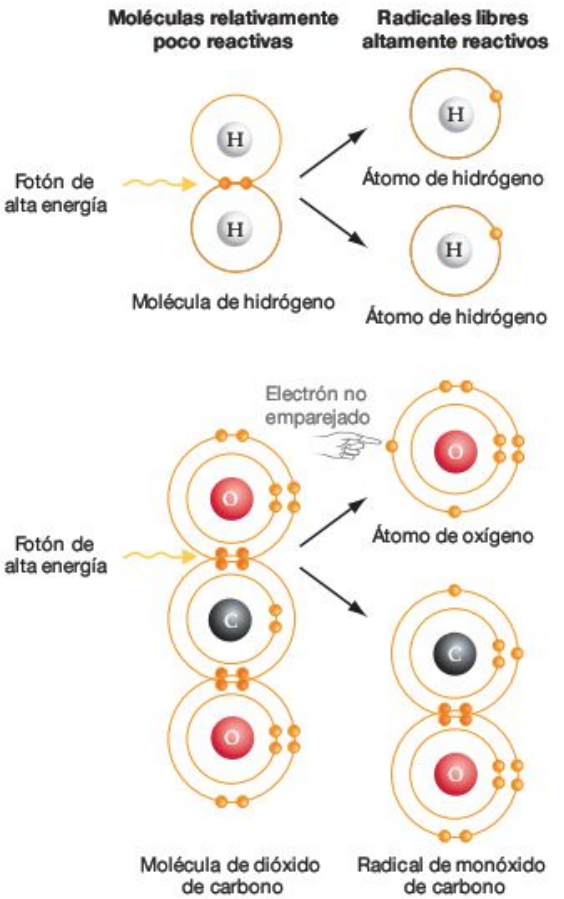


FIGURA 2.21 Los radicales libres son extremadamente reactivos. Cuando un fotón de alta energía alcanza una molécula de hidrógeno o de dióxido de carbono, se pueden crear radicales libres. Se cree que la formación de radicales libres es la responsable de algunas reacciones clave de la evolución química.

El número de contactos entre las sustancias de una mezcla depende de la temperatura y las concentraciones de los reactantes. Cuando la concentración de reactantes es alta, hay más contactos y las reacciones deberían ser más rápidas. Cuando la temperatura es alta, los reactantes deberían moverse más rápido y contactar con más frecuencia. Concentraciones y temperaturas más altas deberían tender a acelerar las reacciones químicas. La **Figura 2.22** proporciona los datos de un conjunto de experimentos realizados por los estudiantes del Parkland College, en Champaign (Illinois, Estados Unidos), para poner a prueba estas predicciones. Como muestran los datos de la sección de Resultados, la velocidad de la reacción aumentó significativamente cuando se incrementaron las concentraciones de los reactantes y al subir la temperatura de la mezcla.

Para reproducir el comportamiento de las moléculas simples de la atmósfera primitiva, los investigadores que trabajaban en la hipótesis del formaldehído necesitaban precisar las concentraciones de cada molécula y la temperatura. A continuación pudieron asignar una velocidad a cada una de las reacciones recogidas en el modelo, basándose en las velocidades de reacción observadas en los experimentos realizados con temperaturas y velocidades controladas, como los de la Figura 2.22.

¿Y el resultado? Calcularon que, bajo unas condiciones de concentración y temperatura aceptadas por parte de casi todos los científicos atmosféricos como aproximaciones razonables a las condiciones de la Tierra primitiva, se habrían formado cantidades apreciables de formaldehído. Con un modelo similar, otros investigadores han demostrado que también podrían haberse producido cantidades significativas de cianuro de hidrógeno (HCN) en la atmósfera primitiva. De acuerdo con esta investigación, se habrían formado grandes cantidades de los intermediarios críticos para la evolución química en la atmósfera primitiva.

¿Cómo cambió la energía química durante la evolución química?

Los productos iniciales de la evolución química son importantes por un motivo muy simple: tienen más energía potencial que las moléculas de los reactantes. Cuando se produce formaldehído, aumenta la energía potencial porque los electrones que mantienen unidos al CO_2 y al H_2 están atraídos con más fuerza que en el H_2CO o H_2O. Esta forma de energía potencial (la energía potencial almacenada en los enlaces químicos) se denomina **energía química.**

Esta observación es crucial para la evolución química: la energía de la luz solar se transformó en energía química, la energía potencial de los enlaces químicos. Esta transformación de energía explica cómo fue posible la evolución química. Cuando las moléculas pequeñas y simples absorben energía, pueden ocurrir reacciones químicas que transformen la energía externa en energía potencial almacenada en los enlaces químicos. Más concretamente, la energía de la luz solar se convirtió en energía química en forma de formaldehído y

Experimento

Pregunta: ¿Aumenta la velocidad de reacción química al incrementarse la temperatura y la concentración?

Hipótesis del aumento de velocidad: La velocidad de la reacción química aumenta al incrementarse la temperatura. También aumenta al incrementarse la concentración de los reactantes.

Hipótesis nula: La velocidad de la reacción química no se ve afectada por los aumentos de la temperatura ni de la concentración de los reactantes.

Diseño experimental: Reacción experimental: $3\,HSO_3^-(aq) + IO_3^-(aq) \rightleftharpoons 3\,HSO_4^-(aq) + I^-(aq)$

Concentraciones de los reactantes constantes
Aumentos de temperatura

Concentración de 3 HSO_3^- (M):	0,0083 →	0,0083
Concentración de IO_3^- (M):	0,010 →	0,010
Temperatura (°C):	−1 →	50

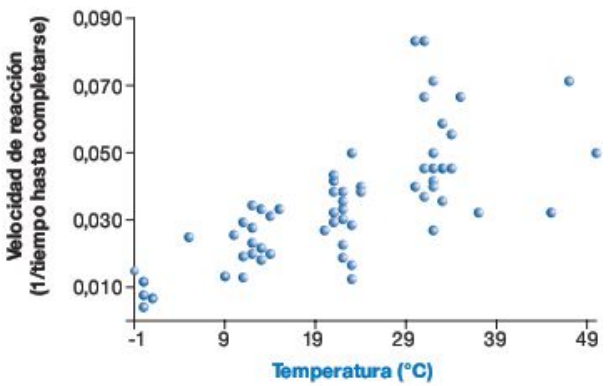
Concentraciones de los reactantes variables
Temperatura constante

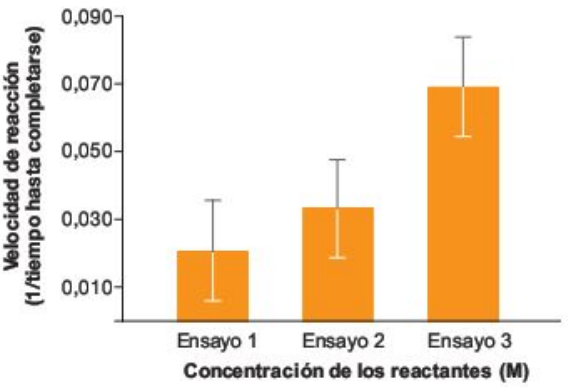
Concentración de 3 HSO_3^- (M):	0,0083	0,0083	0,017
Concentración de IO_3^- (M):	0,005	0,010	0,010
Temperatura (°C):	23	23	23

Predicción: La velocidad de reacción, medida como 1/(tiempo que tarda en completarse), aumentará al incrementarse la concentración de los reactantes y la temperatura de la mezcla de reacción.

Predicción de la hipótesis nula: No se observarán diferencias en la velocidad de concentración entre los experimentos de cada diseño.

Resultados:





Conclusión: La velocidad de la reacción química aumenta al incrementarse la temperatura y la concentración.

FIGURA 2.22 Aquí se pone a prueba la hipótesis de que la velocidad de reacción es sensible a los cambios de concentración y temperatura.

cianuro de hidrógeno. La reacción completa que resulta en la formación de formaldehído se escribe así:

$$CO_2(g) + 2H_2(g) + \text{luz solar} \rightarrow H_2CO(g) + H_2O(g)$$

Observa que la reacción está equilibrada en lo que respecta a los átomos y a la energía implicada. Tuvo lugar un aumento de energía que hizo posible la formación de moléculas más grandes y complejas.

Intuitivamente, este resultado tiene sentido. La energía es la capacidad de realizar un trabajo, y parece lógico que construir moléculas más grandes y complejas requiere un trabajo. Más concretamente, las reacciones implicadas en la evolución química son endergónicas, de modo que fue preciso un aporte

de energía. Ahora, la pregunta es: ¿qué sucedió con estos primeros ladrillos de la evolución química?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las reacciones químicas tienden a ser espontáneas si provocan menor energía potencial y mayor entropía (más desorden).
- Los efectos conjuntos de las variaciones de energía potencial y de entropía están resumidos en la ecuación del cambio de energía libre de Gibbs.

Deberías ser capaz de...

1) Escribir la ecuación de Gibbs y definir sus componentes.
2) Explicar por qué la energía potencial puede disminuir como resultado de una reacción química y por qué la entropía puede aumentar.

2.4 La importancia del carbono

A la vida se la ha denominado «fenómeno basado en el carbono», por una buena razón. Excepto el agua, casi todas las moléculas presentes en los organismos contienen este átomo.

El carbono es muy importante en Biología porque es el átomo más versátil de la Tierra. Por sus electrones de cuatro valencias, puede formar muchos enlaces covalentes. Con distintas combinaciones de enlaces simples y dobles, es posible una variedad casi ilimitada de formas moleculares. Ya se ha mencionado la estructura tetraédrica del metano y la forma lineal del dióxido de carbono. Cuando las moléculas contienen más de un átomo de carbono, estos átomos se pueden unir entre sí en largas cadenas, como uno de los componentes de la gasolina, el octano (C_8H_{18}, **Figura 2.23a**), o en anillo, como el azúcar glucosa ($C_6H_{12}O_6$; **Figura 2.23b**). Las moléculas que contienen carbono se denominan moléculas **orgánicas.** (A otros tipos de moléculas se les denomina compuestos *inorgánicos*.) Los átomos de carbono proporcionan un andamiaje estructural para prácticamente todos los compuestos importantes relacionados con la vida.

Enlaces entre átomos de carbono

La formación de enlaces carbono-carbono fue un suceso importante en la evolución química. Representó un paso crucial hacia la producción de todos los tipos de moléculas presentes en los organismos vivos. Una vez se hubieron formado compuestos orgánicos como el formaldehído y el cianuro de hidrógeno, la evolución química pudo continuar simplemente con la adición de calor. Por ejemplo, cuando se calientan las moléculas de formaldehído, reaccionan entre sí para formar una molécula llamada acetaldehído. Si continúa el calor, las reacciones entre las moléculas de formaldehído y acetaldehído pueden producir los grandes compuestos de carbono llamados azúcares.

La **Figura 2.24** resume estos pasos. Al estudiar la figura, asegúrate de tomar nota de dos mensajes fundamentales: (1) la evolución química se produjo porque existieron abundantes fuentes de energía externa para desencadenar reacciones endergónicas; y (2) algunas de las moléculas producidas por la evolución química están presentes en los organismos vivos actuales. Una vez que la evolución química se puso en marcha, se habría acumulado una gran cantidad de pequeñas moléculas orgánicas en la Tierra primitiva.

Grupos funcionales

En general, los átomos de carbono de una molécula orgánica conforman un esqueleto que da a la molécula su forma global.

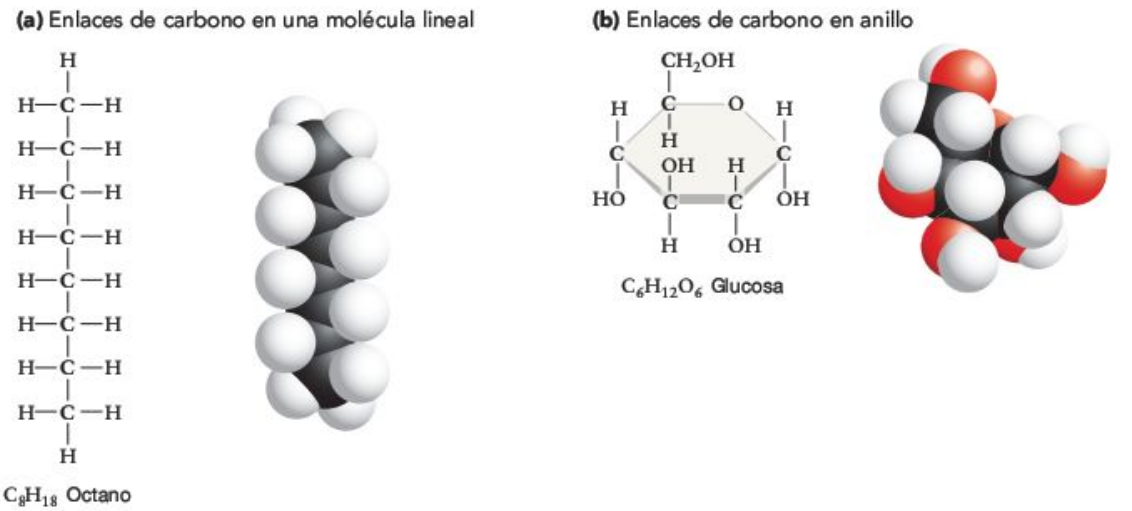


FIGURA 2.23 Forms de moléculas que contienen carbono. (a) El octano es uno de los componentes básicos de la gasolina. Es una molécula lineal. **(b)** La glucosa es un azúcar que puede formar la estructura en anillo mostrada aquí.

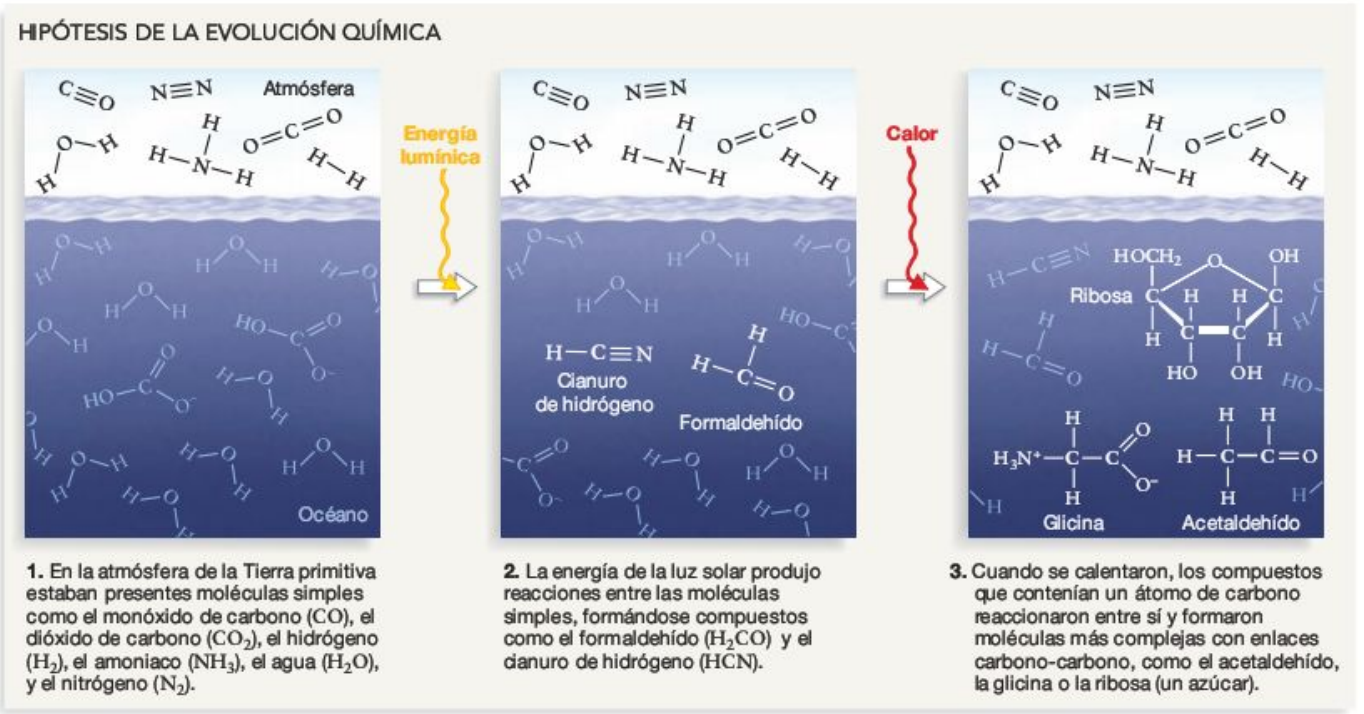


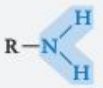
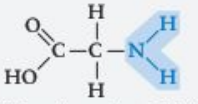
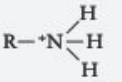
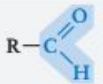
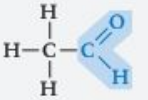
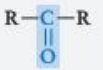
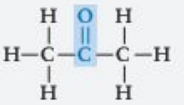
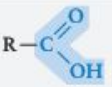
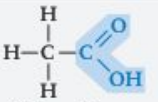
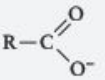
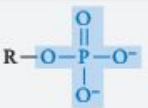
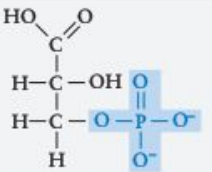
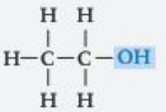
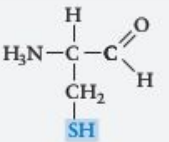
FIGURA 2.24 Resumen del inicio de la evolución química. La evolución química es un proceso por el que moléculas simples compuestas por C, H, O y N reaccionan para formar compuestos orgánicos con mayor energía potencial en forma de enlaces carbono-carbono. El proceso se activa mediante una fuente de energía como la luz solar o el calor desprendido en una erupción volcánica.

Pero el comportamiento químico del compuesto, es decir, los tipos de reacciones en los que participa, está determinado por los grupos de H, O y N unidos a uno de los átomos de carbono de una forma específica. Estos grupos clave, que contienen H^-, N^- y O^-, se denominan **grupos funcionales.** La composición y las propiedades de seis grupos funcionales predominantes, así reconocidos por los químicos orgánicos, están resumidas en la **Tabla resumen 2.3.** Para entender el papel que los compuestos orgánicos desempeñan en los organismos, es importante analizar cómo se comportan estos grupos funcionales.

- En solución, los grupos funcionales amino y carboxilo tienden a atraer o perder un protón, respectivamente. Los grupos amino funcionan como bases, mientras que los grupos carboxilo actúan como ácidos. Durante la evolución química y en los organismos actuales, los tipos más importantes de moléculas que contienen grupos amino y carboxilo son los aminoácidos, que el Capítulo 3 estudia en detalle. Los aminoácidos contienen un grupo amino y un grupo carboxilo. Estas moléculas se pueden unir por enlaces covalentes que se forman entre los dos grupos de distintos aminoácidos.
- El grupo carbonilo se encuentra en aldehídos y cetonas como el formaldehído, el acetaldehído y la acetona. Este grupo funcional es donde ocurren reacciones que unen estas moléculas para formar compuestos más grandes y complejos, como la ribosa, el azúcar mostrado en la Figura 2.24.
- Los grupos hidroxilo son importantes porque actúan como ácidos débiles. En muchos casos, los protones implicados en las reacciones ácido-base que suceden en las células provienen de los grupos hidroxilo de los compuestos orgánicos. Como los grupos hidroxilo son polares, las moléculas que contienen grupos hidroxilo formarán enlaces de hidrógeno y serán muy solubles en agua.
- Los grupos fosfato llevan dos cargas negativas. Cuando se transfieren grupos fosfato de un compuesto orgánico a otro, el cambio de carga suele afectar en gran medida a la molécula receptora.
- Los grupos sulfhidrilo consisten en un átomo de azufre unido a un átomo de hidrógeno. Son importantes porque los grupos sulfhidrilo de distintas moléculas pueden unirse mediante enlaces disulfuro (S–S).

En resumen, los grupos funcionales hacen que pasen cosas. El número y el tipo de grupos funcionales unidos a un esqueleto de átomos de carbono determinan en gran medida el comportamiento de esa molécula. Cuando encuentres un compuesto orgánico que no conoces, es importante hacer dos cosas: examinar su tamaño y forma global, y localizar los grupos funcionales. Entender estas características te ayudará a comprender el papel de la molécula en la evolución química y en las células actuales.

TABLA RESUMEN **2.3 Seis grupos funcionales habitualmente unidos a los átomos de carbono**

Grupo funcional	*Fórmula	Familia de moléculas	Ejemplo	Propiedades del grupo funcional
Amino		Aminos	 Glicina (un aminoácido)	Actúa como una base; tiende a atraer un protón para formar: 
Carbonilo		Aldehídos	 Acetaldehído	Los aldehídos, en concreto, reaccionan con compuestos HR_2 y forman moléculas más grandes con esta morfología:
		Cetonas	 Acetona	
Carboxilo		Ácidos carboxílicos	 Ácido acético	Actúan como ácidos; tienden a perder un protón para formar: 
Fosfato		Fosfatos orgánicos	 Ácido 3-fosfoglicérico	Cuando están unidos varios grupos fosfato, romper los enlaces O–P entre ellos libera mucha energía..
Hidroxilo		Alcoholes	 Etanol	Muy polar, por lo que hace que los compuestos sean más solubles mediante enlaces de hidrógeno con agua; también puede actuar como un ácido débil y perder un protón
Sulfhidrilo		Tioles	 Cisteína	Cuando está presente en las proteínas, pueden formar enlaces disulfuro (S–S) que contribuyen a la estructura proteica.

EJERCICIO Determina si cada grupo funcional es polar o no, basándote en la electronegatividad de los átomos implicados.

Una vez presentes las moléculas carbonadas con grupos funcionales al inicio de la historia de la Tierra, ¿qué sucedió después? Para que la evolución química continuara, tenían que pasar dos cosas. En primer lugar, las reacciones entre compuestos orgánicos relativamente pequeños y simples tenían que producir los ladrillos de las grandes moléculas presentes en las células vivas. En segundo lugar, esos ladrillos tenían que unirse para formar proteínas, hidratos de carbono y ácidos nucleicos, los complejos y grandes compuestos de los organismos. Nuestro objetivo en los tres próximos capítulos es analizar cómo se produjeron esos acontecimientos y cómo funcionan las proteínas, los hidratos de carbono y ácidos nucleicos en los organismos actuales.

Hasta donde sabemos, el salto de la no vida a la vida solo se ha producido una vez en la historia del universo. Según la teoría de la evolución química, sucedió cuando las moléculas descritas en los tres próximos capítulos empezaron a acumularse en las aguas de la Tierra primigenia.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La teoría de la evolución química mantiene que, al inicio de la historia de la Tierra, se formaron moléculas complejas a partir de compuestos precursores simples de la atmósfera y el océano primitivos, porque las reacciones químicas convirtieron la energía de la luz solar y de otras fuentes en energía química. La energía química es una forma de energía potencial y se puede almacenar en los enlaces entre átomos.

Las moléculas se forman cuando los átomos se unen entre sí. Los enlaces químicos se basan en compartir electrones. El grado en que se comparten los electrones varía desde los enlaces covalentes no polares, hasta los enlaces covalentes polares y los enlaces iónicos.

Cuando los átomos participan en enlaces químicos para formar moléculas, los electrones compartidos completan las capas de valencia de los átomos y contribuyen así a la estabilidad de los átomos. Los electrones pueden compartirse por igual o desigualmente, dependiendo de la electronegatividad relativa de los dos átomos implicados. En los enlaces covalentes no polares los electrones se comparten por igual; en los enlaces covalentes polares, desigualmente. Los enlaces iónicos se forman cuando se transfiere completamente un electrón de un átomo a otro.

Deberías ser capaz de dibujar el *continuum* del grado en que se comparten los electrones y situar el oxígeno molecular (O_2), el dióxido de carbono (CO_2) y el cloruro cálcico ($CaCl_2$).

Para la vida, el agua es la más importante de todas las pequeñas moléculas. El agua es muy polar y forma fácilmente enlaces de hidrógeno. Estos hacen que el agua sea un solvente extremadamente eficaz con una gran capacidad para absorber energía.

El agua es el solvente más eficaz conocido porque es polar, lo que significa que tiene cargas parciales positivas y negativas. El agua es polar porque está plegada y tiene dos enlaces covalentes polares. Las moléculas polares y las sustancias cargadas, incluyendo los iones, interaccionan con el agua y permanecen en solución mediante enlaces de hidrógeno y atracción electrostática. La capacidad del agua de formar enlaces de hidrógeno también le confiere su extraordinaria capacidad de absorber calor y unirse a moléculas.

Deberías ser capaz de dibujar cómo interaccionan agua y amoniaco en solución.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Properties of Water

Las reacciones químicas tienden a ser espontáneas si conducen a menor energía potencial y mayor entropía (más desorden). Para que ocurran las reacciones no espontáneas, se requiere la aplicación de energía.

Las reacciones implicadas en la evolución química resultaron en productos que tenían mayor energía potencial y menor entropía que los reactantes. Como resultado, estas reacciones fueron no espontáneas. Pudieron ocurrir únicamente porque hubo una aplicación de energía cinética, en forma de luz solar y calor.

Deberías ser capaz de explicar por qué las células no pueden vivir sin una fuente continua de energía.

La mayoría de los compuestos importantes de los organismos contiene carbono. Al principio de la historia de la Tierra, la energía de la luz solar desencadenó reacciones no espontáneas que condujeron a la formación de moléculas clave, compuestas por carbono.

Las moléculas orgánicas son cruciales para la vida porque tienen formas complejas determinadas por un esqueleto de átomos de carbono, junto con un comportamiento químico complejo debido a la presencia de grupos funcionales. El primer paso de la evolución química fue la formación de los pequeños compuestos orgánicos llamados formaldehído y cianuro de hidrógeno, a partir de moléculas como el amoniaco (NH_3), el metano (CH_4), el hidrógeno molecular (H_2) y el dióxido de carbono (CO_2). Estas reacciones ocurren fácilmente cuando está presente una fuente de energía intensa, como la radiación de la luz solar.

Deberías ser capaz de explicar por qué las moléculas con enlaces carbono-carbono tienen más energía potencial y menor entropía que el dióxido de carbono.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué ocurre cuando se forma un enlace covalente?
   a. Disminuye la energía potencial de los electrones.
   b. Los electrones de las capas de valencia se comparten entre los núcleos.
   c. Interaccionan iones de cargas opuestas.
   d. Interactúan moléculas polares.
2. Si una reacción es exotérmica, ¿cuál de las siguientes opciones es cierta?
   a. Los productos deben tener menor energía potencial que los reactantes.
   b. Para que se produzca la reacción hay que aplicar energía.
   c. Los productos tienen menos entropía (están más ordenados) que los reactantes.
   d. Es muy rápida.
3. Si una reacción es exergónica, ¿cuál de las siguientes opciones es cierta?
   a. Los productos tienen menos energía libre que los reactantes.
   b. Para que se produzca la reacción hay que aplicar energía.
   c. Los productos tienen menos entropía (están más ordenados) que los reactantes.
   d. Es muy rápida.
4. ¿Qué es la energía térmica?
   a. Una forma de energía potencial.
   b. El aumento de temperatura que tiene lugar cuando se añade cualquier forma de energía a un sistema.
   c. Energía mecánica.
   d. La energía cinética del movimiento molecular, medida como calor.

5. ¿Qué determina si una reacción química es espontánea?
   a. Si aumenta el desorden, o entropía, de las sustancias implicadas.
   b. Si disminuye la energía potencial de las sustancias implicadas.
   c. Solo la temperatura: las reacciones son espontáneas a temperatura alta y no espontáneas a temperatura baja.
   d. El efecto conjunto de los cambios de energía potencial y entropía.

6. ¿Cuál de las siguientes opciones no es un ejemplo de transformación de la energía?
   a. Se cae un zapato, transformando energía potencial en energía cinética.
   b. Una reacción química transforma la energía de la luz solar en la energía química del formaldehído.
   c. La energía eléctrica que fluye a través del filamento de una bombilla se convierte en luz y calor.
   d. La luz solar alcanza un prisma y lo separa en distintas longitudes de onda.

Respuestas: 1. b; 2. a; 3. a; 4. d; 5. d; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Observa la reacción entre el dióxido de carbono y el agua, que forma ácido carbónico:

$$CO_2(g) + H_2O(l) \rightleftharpoons H_2CO(ac)$$

   En una solución acuosa, el ácido carbónico se disocia inmediatamente para formar un protón y el ión bicarbonato:

$$H_2CO_3(ac) \rightleftharpoons H^+(ac) + HCO_3^-(ac)$$

   Esta segunda reacción, ¿aumenta o disminuye el pH de la solución? ¿El ión de bicarbonato actúa como una base o como un ácido? Si un volcán submarino arrojara más CO_2 al océano, esta secuencia de reacciones ¿se desplazaría a la derecha o a la izquierda? ¿Cómo afectaría esto al pH del océano?

2. Cuando los textos de química introducen el concepto de las capas de electrones, recalcan que las capas representan distintos niveles de energía potencial. Al introducir las capas de electrones, este capítulo también destacó que representan diferentes distancias de las cargas positivas del núcleo. ¿Están enfrentados estos dos puntos de vista? ¿Por qué o por qué no?

3. Dibuja la molécula de agua con un modelo de bolas y palitos, y explica por qué está plegada esta molécula. Indica la localización de las cargas eléctricas parciales. ¿Por qué existen estas cargas parciales?

4. Los enlaces de hidrógeno se forman porque en las moléculas polares, las cargas eléctricas parciales opuestas se atraen. Los enlaces covalentes se forman como resultado de la atracción eléctrica entre protones y electrones. Los enlaces covalentes son mucho más fuertes que los de hidrógeno. Explica por qué, respecto a las atracciones eléctricas implicadas.

5. Explica por qué la abundancia de enlaces de carbono hace que el agua tenga un calor específico extraordinariamente alto.

6. Explica la relación entre los átomos de carbono de una molécula orgánica y los grupos funcionales de esa misma molécula.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Por qué el CO_2 no es polar ni está plegado como el H_2O? ¿Por qué es mucho más probable que el H_2O intervenga en reacciones químicas que el CO_2?

2. El oxígeno es extremadamente electronegativo, lo que significa que su núcleo atrae los electrones compartidos en los enlaces covalentes. Como estos electrones están más cerca del núcleo de oxígeno, tienen menos energía potencial. Explica los cambios de posición de los electrones ilustrados en la Figura 2.19a, basándote en la electronegatividad del oxígeno.

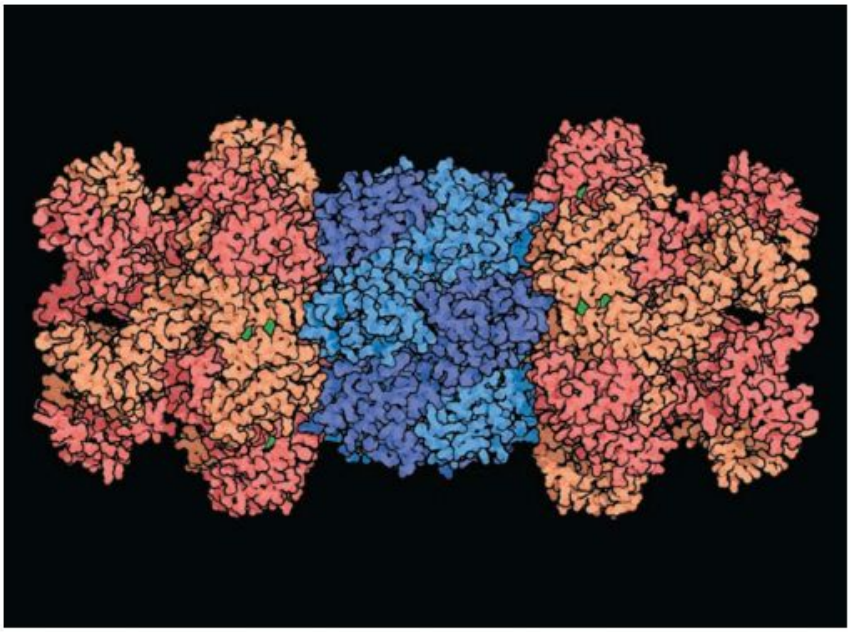
3. Cuando se produce una reacción nuclear, parte de la masa de los átomos implicados se transforma en energía. La energía de la luz solar se produce en las reacciones de fusión nuclear del Sol. Explica lo que quieren decir los astrónomos cuando aseguran que el Sol se está quemando y que finalmente se agotará.

4. ¿Por qué el clima de las regiones costeras suele tener temperaturas más moderadas y menores variaciones anuales de temperatura que las áreas interiores en la misma latitud?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Estructura y función de las proteínas

3



Modelo volumétrico de una proteasa AAA+, un tipo de proteína cuya función es degradar y eliminar proteínas viejas o dañadas en las células.

CONCEPTOS CLAVE

- Las proteínas están formadas por aminoácidos. Los aminoácidos tienen distintas estructuras y funciones debido a que sus cadenas laterales varían en su composición.
- La estructura de las proteínas es muy variable. Se puede analizar la estructura proteica en cuatro niveles jerárquicos: la secuencia de aminoácidos, las subestructuras llamadas hélices α y láminas plegadas β, las interacciones entre aminoácidos que determinan la forma global de la proteína, y las combinaciones de proteínas que forman moléculas más grandes, compuestas por varias unidades.
- La función de las proteínas es muy variable. En las células, la mayoría de las proteínas son enzimas que actúan como catalizadores. Durante la catálisis enzimática, los reactantes se unen al lugar activo de una enzima de tal modo que permiten que la reacción suceda con eficiencia.

El Capítulo 2 introdujo la hipótesis de que las reacciones químicas en la atmósfera y el océano de la Tierra primitiva condujeron a la formación de los primeros compuestos carbonados complejos. Esta idea, llamada evolución química, fue inicialmente propuesta en 1923 por Alexander I. Oparin. La hipótesis la publicó nuevamente (de forma independiente y seis años después) J. B. S. Haldane. En la actualidad, la propuesta de Oparin-Haldane se puede considerar como una teoría científica formal. Como describía el Capítulo 1, las teorías científicas tienen característicamente dos componentes: una teoría acerca de un modelo del mundo natural y un mecanismo o proceso propuesto que explica el modelo. En el caso de la evolución química, el modelo revela que se formaron moléculas carbonadas cada vez más complejas en la atmósfera y el océano de la Tierra primitiva. El proceso responsable de este modelo fue la conversión de energía, de la luz solar y otras fuentes, en la energía química de los enlaces de moléculas grandes y complejas.

Las teorías científicas se refinan continuamente a medida que surge nueva información, y muchas de las ideas originales de Oparin y Haldane acerca de cómo se produjo la evolución química se han revisado extensamente. En su forma actual, la teoría se puede dividir en cuatro pasos, cada uno de los cuales precisa una aplicación de energía:

1. La evolución química empezó con la producción de pequeños compuestos orgánicos como el formaldehído (H_2CO) y el cianuro de hidrógeno (HCN), a partir de reactantes tales como H_2, CO_2 y CH_4, y NH_3.

2. El formaldehído, el cianuro de hidrógeno y otros compuestos orgánicos simples reaccionaron entre sí para formar las

moléculas de tamaño mediano llamadas aminoácidos, azúcares y bases nitrogenadas. Estas moléculas ladrillo se acumularon en las oscuras aguas del océano primigenio, formando una compleja solución llamada **caldo prebiótico.**

3. Las moléculas ladrillo medianas se unieron para formar los tipos de moléculas presentes en las células actuales, incluyendo las proteínas, los ácidos nucleicos y los hidratos de carbono complejos. Estas grandes moléculas están compuestas de subunidades químicas características unidas entre sí: las proteínas están formadas por aminoácidos, los ácidos nucleicos están compuestos por nucleótidos, y los hidratos de carbono complejos están formados por azúcares.

4. La vida fue posible cuando una de esas moléculas grandes y complejas adquirió la capacidad de hacer una copia de sí misma. Esta molécula autorreplicante empezó a multiplicarse mediante las reacciones químicas que controlaba. En ese punto había empezado la vida. La evolución química dio paso a la evolución biológica.

El análisis de cómo ocurrieron los tres últimos pasos de la evolución química es el objeto de este capítulo y de los tres siguientes. Cada uno de ellos se centra en una de las cuatro clases básicas de moléculas biológicas presentes en las células actuales: proteínas, ácidos nucleicos, hidratos de carbono y lípidos. ¿Cómo son las subunidades de estas grandes moléculas, y cómo podrían haber sido creadas por la evolución química? ¿Cómo se unen las subunidades para formar moléculas más grandes (una proteína, un ácido nucleico, un hidrato de carbono complejo, o un lípido)? ¿Cómo son estas moléculas, y qué hacen en las células vivas? Por último, ¿qué tipo de molécula fue la responsable del origen de la vida? Esta última pregunta es especialmente intrigante, ya que investigadores de todo el mundo están compitiendo para sintetizar una molécula autorreplicante (crear vida en un tubo de ensayo). ¿Con qué tipo de molécula están trabajando, y por qué? Comenzaremos el análisis con las moléculas trabajadoras llamadas proteínas.

3.1 ¿Qué hacen las proteínas?

Como grupo, las proteínas tienen más funciones en las células que cualquier otro tipo de moléculas. Consideremos los glóbulos rojos sanguíneos que se están moviendo por tus arterias, venas y capilares en este momento. Cada una de estas células contiene unos 300 millones de copias de la proteína llamada hemoglobina. La hemoglobina transporta el oxígeno desde los pulmones hasta las células de todo el cuerpo. Pero cada glóbulo rojo tiene también miles de copias de una proteína llamada anhidrasa carbónica, que es importante para transportar el dióxido de carbono de las células hasta los pulmones, donde puede ser expulsado al espirar. Otras proteínas protegen al organismo atacando las bacterias y los virus causantes de enfermedades; y otras posibilitan el movimiento o configuran estructuras que dan su forma a las células. Las proteínas son cruciales para la mayoría de las actividades necesarias para que las células vivan. Las funciones de las proteínas incluyen las siguientes:

- *Defensa.* Las proteínas llamadas anticuerpos y las proteínas del complemento atacan y destruyen virus y bacterias que provocan enfermedades.

- *Movimiento.* Las proteínas motoras y contráctiles son las responsables de mover la célula, y de transportar grandes moléculas y otros tipos de carga dentro de la célula. Cuando pases esta página, por ejemplo, unas proteínas especializadas llamadas actina y miosina se deslizarán una sobre la otra, ya que trabajan flexionando o extendiendo las células musculares de los dedos y el brazo.

- *Catálisis.* Muchas proteínas están especializadas en **catalizar,** o acelerar, reacciones químicas, muchas de las cuales no se producirían sin ellas. Una proteína que funciona como catalizador se denomina **enzima.** Las moléculas de anhidrasa carbónica de los glóbulos rojos son un ejemplo, como la proteína llamada amilasa de la saliva, presente en la boca. La amilasa de la saliva ayuda al inicio de la transformación del almidón y otros hidratos de carbono complejos en azúcares simples.

- *Mensajes.* Unas proteínas llamadas hormonas peptídicas se unen a proteínas receptoras en células específicas. En respuesta, cambia la actividad de la célula con la proteína receptora. Así, las proteínas participan en el transporte y la recepción de mensajes de célula a célula dentro del organismo.

- *Estructura.* Las proteínas estructurales proporcionan un soporte mecánico a las células. También crean estructuras como las uñas y el pelo. Las membranas de los glóbulos rojos sanguíneos tienen unas proteínas estructurales que se unen a las proteínas estructurales dentro de la propia célula. Trabajando conjuntamente, estas proteínas estructurales mantienen a las células flexibles y con su forma de disco normal.

TABLA RESUMEN **3.1** **Funciones de las proteínas**

Tipo de proteína	Función en células/organismos
Anticuerpos y células del complemento	Defensa-destrucción de virus y bacterias patógenos
Enzimas	Catalizan reacciones químicas
Hormonas	Actúan como mensajeros que ayudan a coordinar la actividad de muchas células
Proteínas contráctiles y motoras	Movimiento
Proteínas estructurales	Proporcionan soporte a células y tejidos; forman estructuras como el pelo, las plumas, los caparazones y las telarañas
Proteínas receptoras	Reciben señales químicas de células externas e inician la respuesta
Proteínas transportadoras	Transportan sustancias a través de la membrana celular y por todo el organismo

- *Transporte.* Las proteínas son las responsables de permitir a determinadas moléculas la entrada o salida de las células, y de transportar ciertos compuestos por todo el organismo. La hemoglobina es una proteína transportadora especialmente bien conocida, pero prácticamente todas las células están cargadas de proteínas de membrana que controlan el paso de determinadas moléculas e iones.

Estas propiedades de las proteínas se resumen en la **Tabla Resumen 3.1;** todas ellas serán ampliadas con detalle en el texto. En muchos, si no en todos los casos, la función de la proteína implicada está íntimamente relacionada con su estructura. Antes de analizar cómo están unidas las proteínas, consideremos brevemente cómo podrían haberse sintetizado los ladrillos de las proteínas al inicio de la vida.

3.2 Experimentos sobre el principio del origen de la vida

En 1953, un estudiante universitario llamado Stanley Miller realizó un experimento rompedor en el estudio de la evolución química. Miller quería responder a una sencilla pregunta: ¿se pueden sintetizar compuestos orgánicos a partir de las moléculas simples presentes en la atmósfera y el océano de la Tierra primitiva? En otras palabras: ¿es posible recrear en el laboratorio los primeros pasos de la evolución química simulando las condiciones de la Tierra primitiva?

El diseño experimental de Miller (**Figura 3.1**) pretendía reproducir un microcosmos de la Tierra primitiva. El matraz de vidrio grande representaba la atmósfera y contenía metano (CH_4), hidrógeno (H_2) y amoniaco (NH_3), gases con alta energía libre. Este matraz grande estaba conectado a un matraz más pequeño mediante tubos de cristal. El matraz pequeño contenía un océano en miniatura: 200 mililitros (ml) de agua líquida. Miller hirvió esta agua continuamente de modo que se añadiera vapor de agua a la mezcla de gases del matraz grande. Cuando el vapor se enfriaba y se condensaba, volvía al matraz pequeño, donde hervía de nuevo. De esta forma, el vapor de agua circulaba continuamente por el sistema. Esto era importante: si las moléculas de la atmósfera simulada reaccionaban entre sí, la «lluvia» las llevaría al océano simulado, formando una versión simulada del caldo prebiótico.

Si Miller se hubiera detenido ahí, no obstante, apenas habría sucedido nada. Incluso a la temperatura de ebullición del agua (100 °C), las moléculas implicadas en el experimento son estables. No sufren reacciones químicas espontáneas, ni a altas temperaturas.

Sin embargo, algo empezó a pasar en el sistema cuando Miller envió descargas eléctricas a la atmósfera mediante los electrodos que había insertado. Estos rayos en miniatura añadieron un elemento crucial para la mezcla de reacción, pulsos de intensa energía eléctrica. Tras un día de ebullición y descargas continuas, la solución en el matraz hirviendo empezó a volverse rosa. A la semana, era de un rojo oscuro y opaca. Cuando Miller analizó las moléculas disueltas en la solución, encontró que estaban presentes varios compuestos complejos formados por carbono, incluyendo varios con enlaces carbono-carbono. El

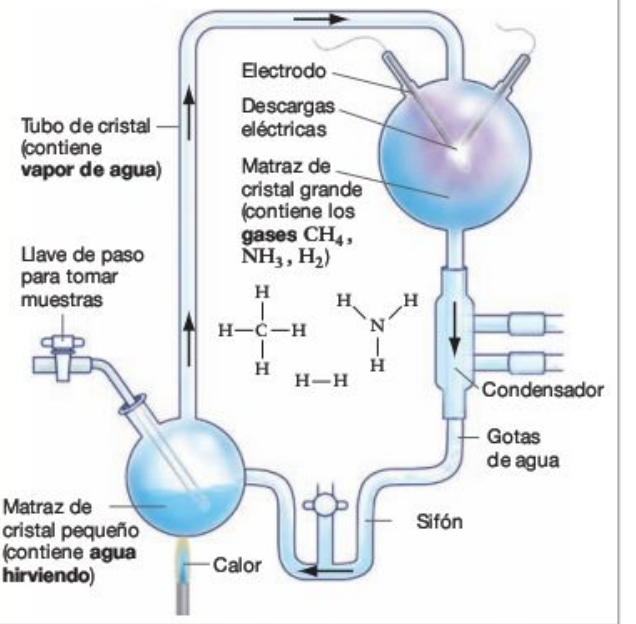
Experimento

Pregunta: ¿Puede producirse la evolución química con moléculas simples y energía cinética?

Hipótesis: Si se aplica energía cinética a una mezcla de moléculas simples con alta energía libre, se producirán reacciones que formarán moléculas más complejas, quizás incluyendo algunas con enlaces carbono-carbono.

Hipótesis nula: No se producirá la evolución química, aunque se aplique energía.

Diseño del experimento:



Predicción: En el agua líquida habrá compuestos orgánicos complejos.

Predicción de la hipótesis nula: En el agua líquida sólo se encontrarán las moléculas iniciales.

Resultados:

Conclusión: La evolución química sucede fácilmente si las moléculas simples con alta energía libre se exponen a una fuente de energía cinética.

FIGURA 3.1 Experimento de Miller de las descargas eléctricas. Las flechas del diagrama mostrado en el «Diseño experimental» indican el flujo del agua, vapor o líquida. El matraz de cristal grande puede contener cualquier mezcla de gases que se desee. El condensador consiste en una camisa de enfriamiento por la que fluye agua fría.

EJERCICIO Marca las partes del aparato que mimetizan el océano, la atmósfera, la lluvia y los rayos.

experimento, producido por la energía del calor y de las descargas eléctricas, había recreado el inicio de la evolución química.

Para descubrir exactamente qué productos se produjeron en las reacciones iniciales de la atmósfera simulada, Miller tomó muestras del aparato a intervalos. En estas muestras encontró grandes cantidades de cianuro de hidrógeno (HCN) y formaldehído (H_2CO). Estos datos fueron asombrosos, ya que HCN y (H_2CO) son necesarios para las reacciones que conducen a la síntesis de moléculas orgánicas más complejas. De hecho, algunos de los compuestos más complejos ya estaban presentes en el océano en miniatura. Las descargas y el calor habían causado la síntesis de compuestos que es fundamental para la vida: los aminoácidos.

3.3 Aminoácidos y polimerización

Basándose en la presencia de aminoácidos, Miller explicó que su experimento simulaba la segunda fase de la evolución química, la formación del caldo prebiótico. Aunque las teorías subyacentes a sus experimentos, y por tanto sus resultados, fueron puestas en entredicho, estudios de seguimiento han confirmado que el segundo paso de la evolución química ocurrió precozmente en la historia de la Tierra. Por ejemplo, se forman compuestos orgánicos como metano (CH_2), formaldehído y acetaldehído cuando se juntan vapor de agua, monóxido de carbono, dióxido de carbono, hidrógeno (H_2) y otros gases volcánicos en un matraz de cristal y se exponen a los tipos de radiación de alta energía presentes en la luz solar. Éstas son simulaciones realistas de las condiciones de la Tierra primitiva (véase el Capítulo 2). De acuerdo con resultados cómo éste, en la actualidad existe un amplio consenso acerca de que los aminoácidos y otros componentes del caldo prebiótico se producen fácilmente bajo las condiciones que simulan con precisión la atmósfera y los océanos de la Tierra primitiva.

A continuación estudiaremos las moléculas. ¿Qué son los aminoácidos? ¿Cómo se unen para formar proteínas?

Estructura de los aminoácidos

Las bacterias que viven en tu piel contienen varios miles de proteínas distintas; como grupo, las células de tu cuerpo producen decenas de miles de proteínas diferentes. Pero casi todas esas proteínas están compuestas únicamente por 21 ladrillos, llamados **aminoácidos.** Los 21 aminoácidos tienen un esqueleto común.

Para entender la estructura de un aminoácido, hay que recordar que los átomos de carbono tienen cuatro electrones de valencia no emparejados y forman cuatro enlaces covalentes. Cada aminoácido tiene un carbono que forma tres enlaces similares. El primer enlace une este carbono al NH_2, el grupo funcional amino (**Figura 3.2a**). El segundo enlace une este carbono al COOH, el grupo funcional carboxilo. Recuerda del Capítulo 2 que el grupo carboxilo es ácido porque sus dos átomos de oxígeno son muy electronegativos. Atraen los electrones del átomo de hidrógeno, lo que significa que es relativamente fácil que este grupo pierda un protón. La combinación de los grupos amino y carboxilo en estas moléculas

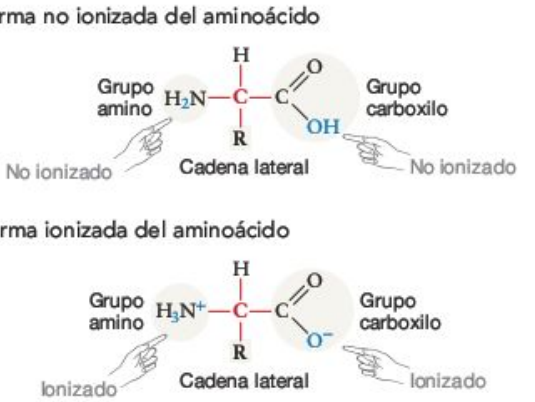


FIGURA 3.2 Estructura de los aminoácidos. Todos los aminoácidos tienen la misma estructura general: un carbono central, mostrado en rojo, unido a un grupo funcional amino, un grupo funcional carboxilo, un átomo de hidrógeno y una cadena lateral o grupo R.

inspiró el nombre de aminoácidos. Un tercer enlace une el carbono destacado a un átomo de hidrógeno. En todos los aminoácidos, entonces, un átomo de carbono está unido a un grupo amino, un grupo carboxilo y un hidrógeno. Como se verá enseguida, la naturaleza del cuarto grupo enlazado es lo que distingue a cada aminoácido.

La presencia de un grupo amino y un grupo carboxilo en los aminoácidos es importante. La **Figura 3.2b** muestra lo que les sucede a estos grupos funcionales en solución. En agua, a un pH de 7, la concentración de protones provoca que el grupo amino actúe como una base. Atrae a un protón para formar NH_3^+. El grupo carboxilo, por el contrario, pierde un protón y forma COO^-. Las cargas de estos grupos funcionales (1) ayudan a los aminoácidos a permanecer en la solución, donde pueden interaccionar entre sí y con otros solutos, y (2) se suman a su reactividad química.

Naturaleza de las cadenas laterales En la Figura 3.2, el átomo de carbono destacado en el aminoácido forma un cuarto enlace con un átomo o grupo de átomos, abreviados como «R». Los químicos utilizan este símbolo para indicar los átomos adicionales, llamados cadena lateral. En cada aminoácido, un átomo de carbono está unido a un átomo de hidrógeno, un grupo amino, un grupo carboxilo y un grupo R. Los 21 aminoácidos presentes en los organismos son distintos porque sus grupos R son diferentes. Estos grupos R varían desde un único átomo de hidrógeno hasta grandes estructuras compuestas de átomos de carbono unidos en anillos. Varias de las cadenas laterales de los aminoácidos contienen los grupos funcionales destacados en el Capítulo 2, Tabla 2.3. En concreto, algunos aminoácidos tienen grupos R con grupos funcionales carboxilo, sulfhidrilo, hidroxilo y amino.

La **Figura 3.3** muestra los 20 aminoácidos más frecuentes de las células y los clasifica dependiendo de si sus cadenas laterales son no polares, polares o con carga eléctrica. (El aminoácido que no se muestra, la selenocisteína, tiene una estructura similar a la cisteína pero con un átomo de selenio en lugar del azufre.) Esta propiedad de las cadenas laterales es importante dado que

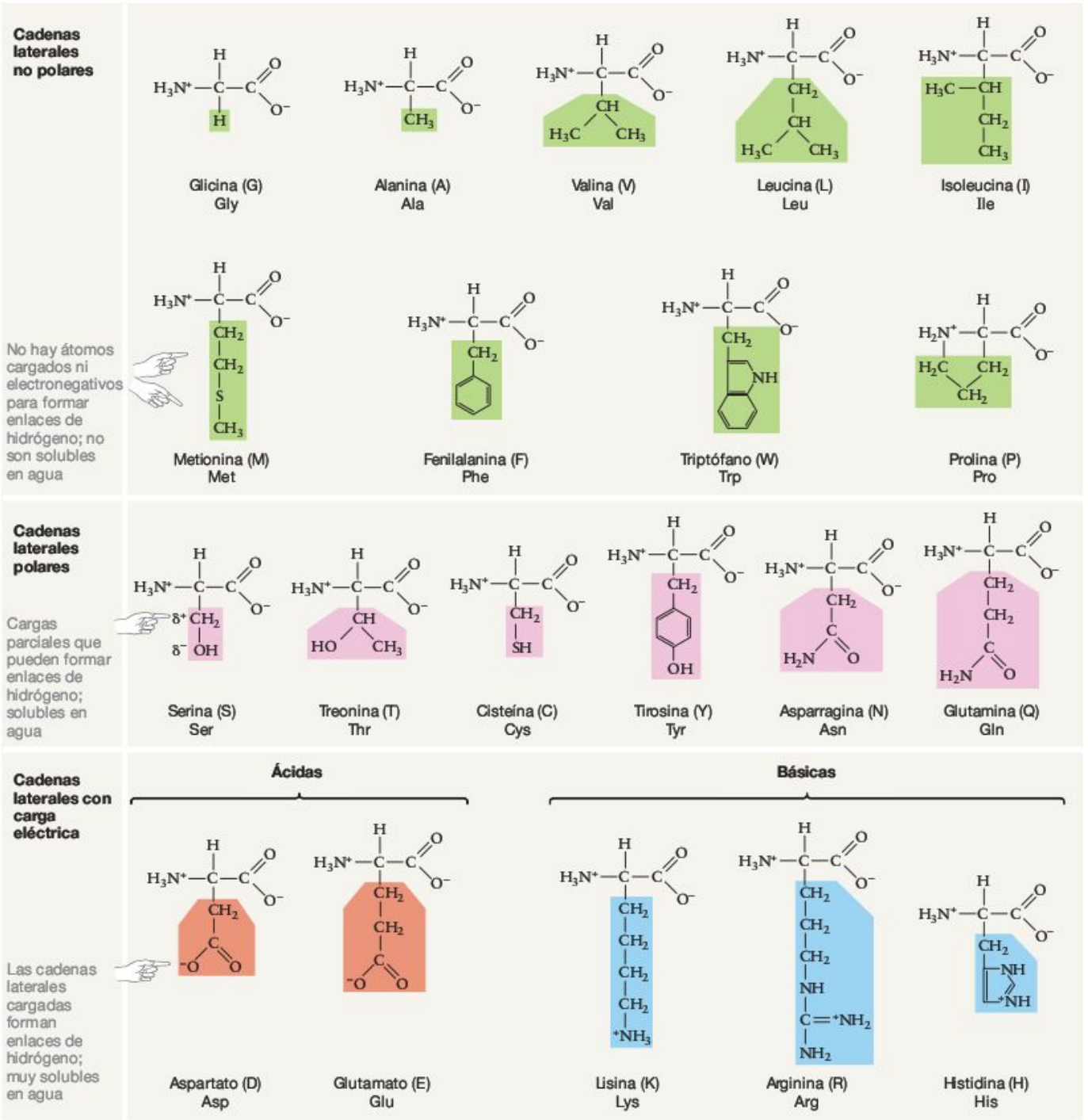
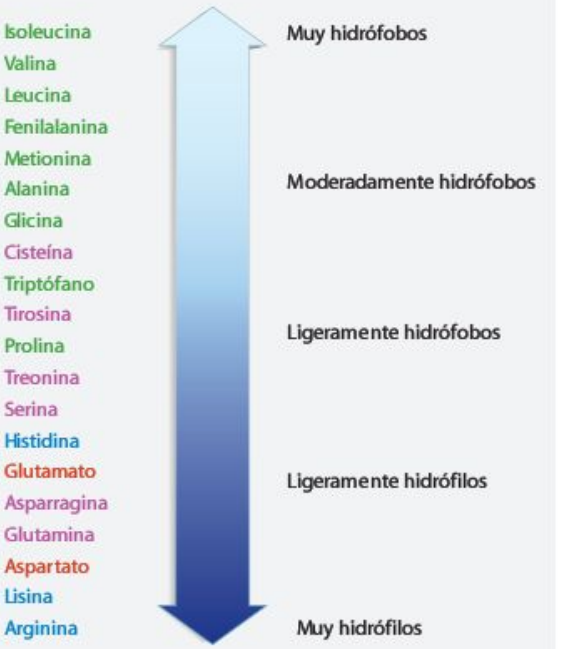


FIGURA 3.3 Los 20 aminoácidos principales de los organismos. Al pH de las células (cercano a 7,0), los 20 aminoácidos principales tienen estas fórmulas estructurales. Las cadenas laterales están resaltadas y se muestran las abreviaturas estándar de tres letras y una letra para cada aminoácido. No se consignan (por claridad) los átomos de carbono de la estructura en anillo de la fenilalanina, la tirosina, la histidina y el triptófano; cada ángulo del anillo es el lugar de un átomo de carbono. Tampoco se muestran los átomos de hidrógeno de estas estructuras. Una línea doble dentro del anillo indica un doble enlace.

EJERCICIO Explica por qué los grupos R verdes no son polares y los grupos R rosas sí son polares, basándote en la electronegatividad relativa del O, N, C y H. Ten en cuenta que la electronegatividad del azufre (S) es prácticamente igual que la del carbono, y ligeramente mayor que la del hidrógeno.

TABLA 3.2 Interacción de los aminoácidos con el agua

Los 20 aminoácidos están colocados de acuerdo con la facilidad de interacción con el agua. El código de colores se basa en la Figura 3.3



los aminoácidos con cadenas laterales no polares no tienen átomos cargados ni electronegativos capaces de formar enlaces de hidrógeno con el agua. Estos grupos R son **hidrófobos,** el agua no interacciona con ellos. Como resultado, las cadenas laterales hidrófobas tienden a concentrarse en una solución acuosa. Por el contrario, los aminoácidos con cadenas laterales polares o cargadas interaccionan fácilmente con el agua y son **hidrófilos.** Los aminoácidos hidrófilos se disuelven fácilmente en agua.

La **Tabla 3.2** dasifica los 20 aminoácidos más comunes respecto a la facilidad que tienen para interaccionar con el agua. Prácticamente en cada uno de los casos, la polaridad del grupo R encontrada en un aminoácido se correlaciona con su habilidad para esta interacción. Deberías ser capaz de predecir qué aminoácidos son los más solubles y los menos solubles en agua, y explicar (con las estructuras de la Figura 3.3) por qué la cisteína y la tirosina apenas interaccionan con el agua.

Además de afectar a la solubilidad de los aminoácidos, la naturaleza de sus cadenas laterales influye en su reactividad química. Algunos aminoácidos contienen cadenas laterales compuestas únicamente por átomos de carbono y de hidrógeno. Como resultado, el comportamiento químico de estos aminoácidos depende básicamente de su forma y tamaño, no de su reactividad. Por el contrario, los aminoácidos que tienen grupos funcionales hidroxilo, amino, carboxilo o sulfhidrilo en sus cadenas laterales son más reactivos. Por ejemplo, los aminoácidos cuyas cadenas laterales contienen átomos de azufre (S) pueden formar enlaces que ayudan a unir distintas partes de las proteínas grandes. El punto clave aquí es que las distintas estructuras de los grupos R de los aminoácidos explican las diferencias en cuanto a propiedades y funciones.

¿Qué son los isómeros ópticos? Cuando se analiza la estructura y la función de un compuesto orgánico como el aminoácido, es importante tener en cuenta que moléculas con la misma fórmula estructural pueden tener diferentes estructuras. Estas moléculas se denominan **isómeros.** Hay tres tipos de isómeros:

1. **Isómeros estructurales:** tienen los mismos átomos pero se diferencian en el orden en el que están dispuestos los átomos unidos covalentemente (**Figura 3.4a**).
2. **Isómeros geométricos:** tienen los mismos átomos pero se diferencian en la disposición de los átomos o grupos situados a un lado de un doble enlace o de una estructura en anillo (**Figura 3.4b**).
3. **Isómeros ópticos:** tienen los mismos átomos pero se diferencian en la disposición de los átomos o grupos alrededor de un átomo de carbono que está unido a cuatro grupos distintos (**Figura 3.4c**).

La mayoría de los aminoácidos tiene isómeros ópticos. La Figura 3.4c muestra la disposición de los dos isómeros ópticos del aminoácido alanina. Observa que las dos formas de la molécula son imágenes en espejo, igual que tu mano izquierda es la imagen especular de la derecha. Del mismo modo que sucede con tus manos, las formas izquierda y derecha de la alanina no se pueden superponer exactamente. Tampoco tienen un plano de simetría, lo que significa que no se pueden dividir en dos mitades iguales mediante un plano que sirva de bisectriz. Existen átomos de carbono con esta característica en todos los aminoácidos excepto la glicina. De hecho, todos los átomos de carbono unidos a cuatro átomos o grupos distintos tienen un isómero óptico.

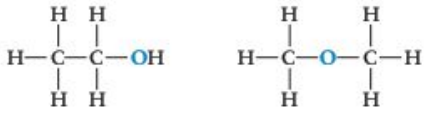
La existencia de isómeros ópticos es un tema importante en Biología. Como las estructuras de cada isómero óptico de una molécula son distintas, tienen diferentes funciones. En las células, solo existen las formas «izquierdas» de los aminoácidos. Si se introduce experimentalmente la forma derecha de un aminoácido en las células, no funciona con normalidad. Al igual que sucede con casi todas las demás moléculas, la función de un aminoácido está determinada por su estructura.

Estas observaciones suponen un reto para la hipótesis de la evolución química, porque no se ha propuesto ningún mecanismo plausible que explique cómo el proceso llegó a producir solo isómeros ópticos izquierdos. ¿Fue simplemente casualidad? ¿O pasaba algo raro con la química de la Tierra primigenia que sigue sin entenderse? Hasta la fecha, estas preguntas siguen sin respuesta.

¿Cómo se unen los aminoácidos para formar las proteínas?

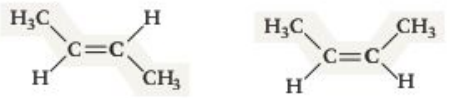
Los aminoácidos se unen entre sí para formar proteínas. Del mismo modo, los ladrillos moleculares llamados nucleótidos se unen entre sí para formar ácidos nucleicos, y los azúcares simples para formar hidratos de carbono complejos. En general, una subunidad molecular como el aminoácido, el nucleótido o el azúcar se denomina **monómero** («una parte»). Cuando se unen monómeros, la estructura resultante se llama

(a) Isómeros estructurales: se diferencian en el orden en el que están unidos sus átomos.



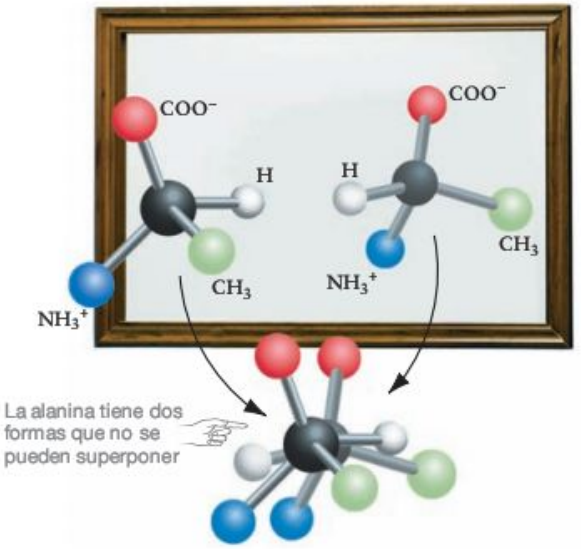
Etanol (C_2H_6O) Dimetil éter (C_2H_6O)

(b) Isómeros geométricos: se diferencian en la disposición de los átomos alrededor de un doble enlace.



trans-2-buteno (C_4H_8) *cis*-2-buteno (C_4H_8)

(c) Isómeros ópticos: son imágenes en espejo, no se pueden superponer exactamente.



Las manos son imágenes en espejo, igual que los isómeros ópticos.

FIGURA 3.4 Isómeros estructurales, geométricos y ópticos. (a) El etanol es el ingrediente activo de las bebidas alcohólicas; el dimetil éter, un gas a temperatura ambiente, se utiliza en refrigeración. **(b)** Las moléculas *trans*-2-butaeno y *cis*-2-butaeno se emplean en la producción de gasolina, caucho sintético y solventes. **(c)** Todos los aminoácidos, excepto la glicina, tienen isómeros ópticos.

polímero («muchas partes»). El proceso de unión de los monómeros se denomina **polimerización** (**Figura 3.5**). Así, los aminoácidos se polimerizan para formar proteínas. Los biólogos también utilizan la palabra **macromolécula** para designar una molécula muy grande compuesta de otras moléculas más pequeñas unidas entre sí. Una **proteína** es una macromolécula (un polímero) compuesta de monómeros (aminoácidos) unidos entre sí.

La teoría de la evolución química sostiene que los monómeros del caldo prebiótico se polimerizaron para formar proteínas y otras macromoléculas presentes en los organismos. Éste es un paso difícil, porque los monómeros, al igual que los aminoácidos, no se unen solos para formar macromoléculas como las proteínas. De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica repasada en el Capítulo 2, esto no resulta sorprendente. No es de esperar que se formen espontáneamente moléculas complejas y muy organizadas a partir de constituyentes más simples, porque la polimerización organiza a las moléculas implicadas en una estructura más compleja y ordenada. Dicho de otro modo, la polimerización disminuye el desorden, o entropía, de las moléculas implicadas. Además, los polímeros son, en términos de energía, mucho menos estables que los monómeros que los componen. Como el ΔH de la ecuación de la energía libre de Gibbs es positivo y el $T\Delta S$ es negativo, ΔG es positivo para todas las temperaturas. Las reacciones de polimerización son endergónicas y no espontáneas. Los monómeros deben absorber energía para unirse. ¿Cómo podría haber sucedido esto durante la evolución química?

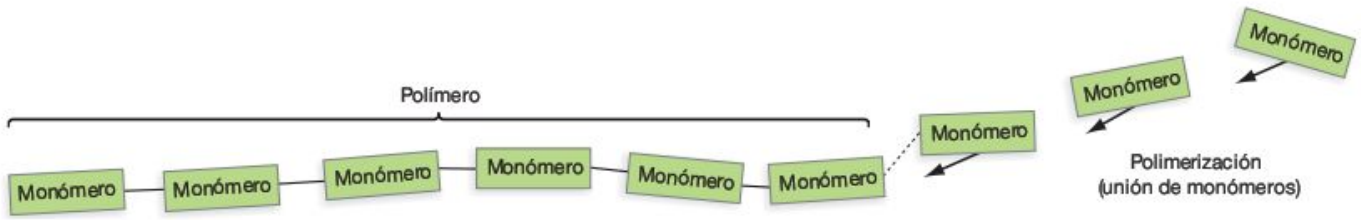


FIGURA 3.5 Los monómeros son los ladrillos de los polímeros. Los monómeros se polimerizan para formar polímeros.

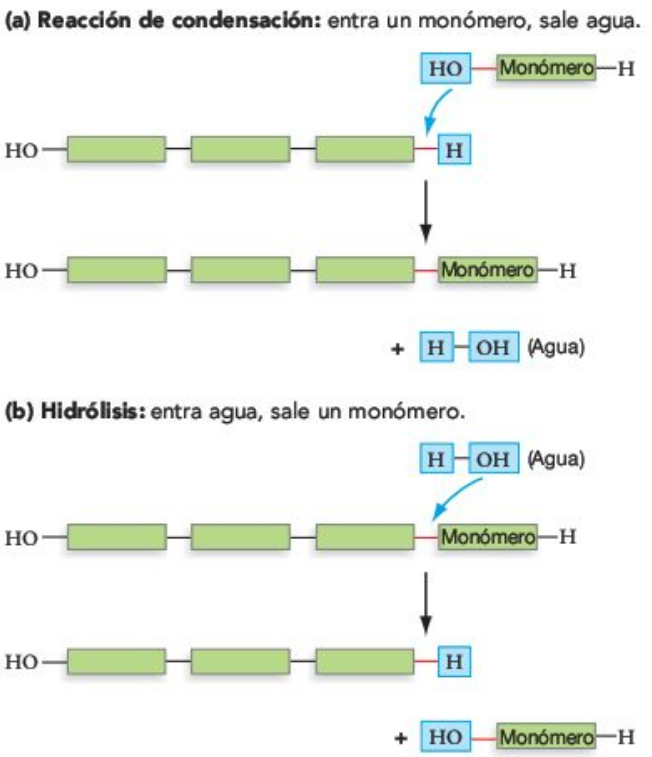


FIGURA 3.6 Los polímeros pueden ampliarse o romperse. **(a)** En una reacción de condensación, se añade un monómero a un polímero para alargar el polímero. El nuevo enlace que se forma provoca la formación de una molécula de agua. **(b)** En la hidrólisis, una molécula de agua reacciona con el enlace que une los monómeros. Se desprende un monómero de la cadena, acortando el polímero.

¿Podría haberse producido la polimerización en el contexto de la Tierra primigenia, rico en energía? Los investigadores que aplicaron calor o descargas eléctricas a las soluciones de aminoácidos o ácidos nucleicos descubrieron que las reacciones de polimerización ocurren lentamente, si es que se producen. Los monómeros se polimerizan mediante **reacciones de condensación,** también llamadas **reacciones de deshidratación.** Estas reacciones fueron correctamente denominadas, ya que el enlace recién formado provoca la pérdida de una molécula de agua (**Figura 3.6a**). La reacción contraria, llamada **hidrólisis,** rompe los polímeros añadiendo una molécula de agua (**Figura 3.6b**). La molécula de agua reacciona con el enlace que une los monómeros, separando un monómero de la cadena del polímero.

En una solución, como el caldo prebiótico, la condensación y la hidrólisis representan las reacciones directa e inversa de un equilibrio químico. La hidrólisis domina porque aumenta la entropía y es favorable energéticamente, ya que disminuye la energía potencial de los electrones implicados. Por este motivo, lo esperable es que las reacciones de polimerización se produzcan lentamente, o no sucedan.

De acuerdo con recientes experimentos, la clave para vencer a la hidrólisis durante la evolución química fue, muy literalmente, tan vulgar como el barro. Los investigadores han sido capaces de crear polímeros estables mezclando monómeros con una fuente de energía química y minúsculas partículas minerales, del tamaño que se encuentra en la arcilla o el barro. Estos experimentos se basan en la hipótesis de que las macromoléculas crecientes estarían protegidas de la hidrólisis si se adhieren, o adsorben, a las superficies minerales.

En concreto, los experimentos se diseñaron para simular los acontecimientos que podrían haber tenido lugar en el caldo prebiótico. En un experimento, los investigadores pusieron aminoácidos en una solución con una fuente de energía química y pequeñas partículas minerales, y los dejaron reaccionar. Tras un día, los investigadores separaron las partículas minerales de la solución. Después pusieron las partículas en una solución nueva que contenía aminoácidos y una fuente de energía química. Tras repetir este procedimiento varios días, analizaron las partículas minerales y encontraron polímeros de hasta *55* aminoácidos. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la adsorción a partículas minerales protege a los polímeros de la hidrólisis. Como el procedimiento experimental estaba diseñado para reproducir las zonas costeras donde las playas son continuamente bañadas por las olas o las mareas, los resultados hacen que sea razonable sostener que al menos algunas playas y lagunas fangosas de las mareas se cubrieron de pequeñas proteínas al inicio de la historia de la Tierra.

El enlace peptídico En concreto, ¿cómo se polimerizan los aminoácidos? Como muestra la **Figura 3.7,** los aminoácidos se polimerizan cuando se forma un enlace entre el grupo carboxilo de un aminoácido y el grupo amino de otro. El enlace C-N resultante de esta reacción de condensación se llama **enlace**

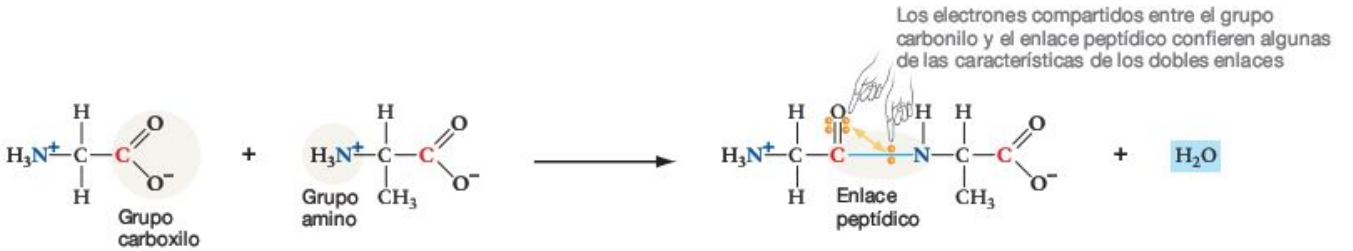


FIGURA 3.7 Formación de enlaces peptídicos. Cuando el grupo carboxilo de un aminoácido reacciona con el grupo amino de un segundo aminoácido, se forma un enlace peptídico.

PREGUNTA Un enlace peptídico, ¿es un enlace de hidrógeno, un enlace covalente no polar, un enlace covalente polar, o un enlace iónico?

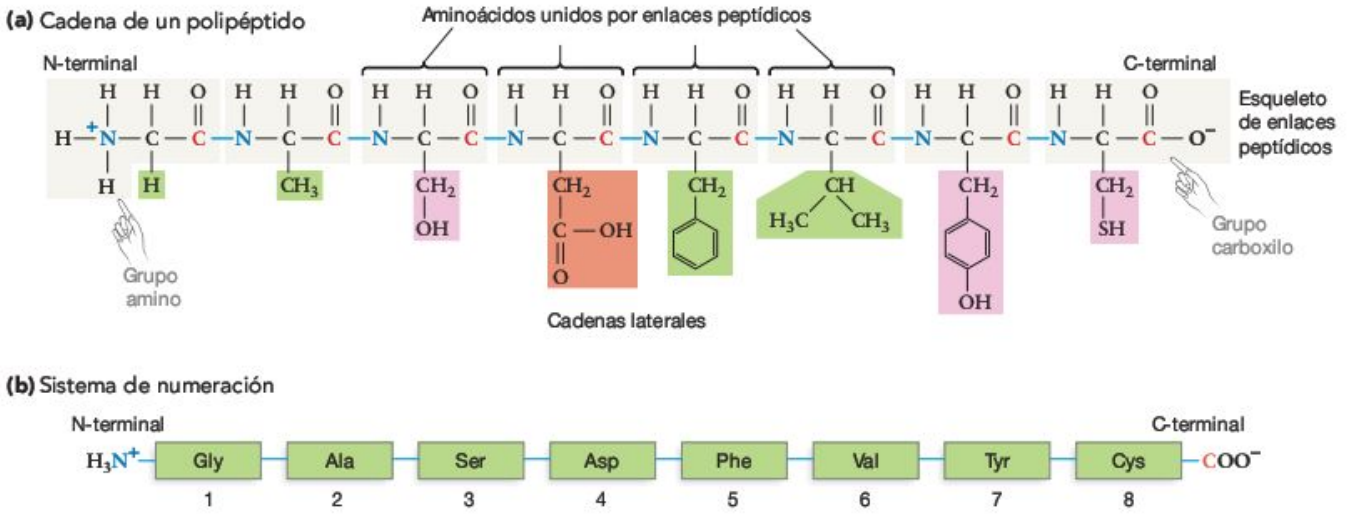


FIGURA 3.8 Los aminoácidos se polimerizan para formar polipéptidos. (a) Los aminoácidos se pueden unir en largas cadenas, llamadas polipéptidos, mediante enlaces peptídicos. **(b)** Por convención, la secuencia de aminoácidos en una cadena polipeptídica se numera desde el N-terminal hasta el C-terminal.

peptídico. Los enlaces peptídicos son especialmente estables porque los electrones están parcialmente compartidos entre el grupo funcional carbonilo vecino y el enlace peptídico. El grado en que se comparten los electrones es lo suficientemente grande como para que los enlaces peptídicos tengan, de hecho, algunas de las características de un doble enlace. Por ejemplo, el enlace peptídico es plano.

Cuando los aminoácidos están unidos en una cadena mediante enlaces peptídicos, a los aminoácidos se les denomina **residuos** y la molécula resultante se llama **polipéptido.** La **Figura 3.8a** muestra cómo la cadena de enlaces peptídicos de un polipéptido proporciona a la molécula un marco estructural, o «esqueleto». Hay tres puntos importantes en este esqueleto: (1) las cadenas laterales de cada residuo se extienden lejos de él; (2) tiene direccionalidad, y (3) es flexible. El esqueleto es direccional porque hay un grupo amino ($-NH_3^+$) en un extremo de la cadena polipeptídica y un grupo carboxilo ($-COO^-$) en el otro. Por convención, los biólogos siempre escriben las secuencias de aminoácidos en la misma dirección. El extremo de la secuencia que tiene el grupo amino libre se sitúa a la izquierda y se llama N-terminal, o amino-terminal, y el extremo con el grupo carboxilo libre se presenta a la derecha de la secuencia y se llama C-terminal o carboxi-terminal. Los aminoácidos de la cadena siempre se numeran desde el N-terminal (**Figura 3.8b**) porque el N-terminal es el inicio de la cadena cuando se sintetizan las proteínas en las células. Aunque el enlace peptídico no puede rotar por sí mismo dada su naturaleza de doble enlace, los enlaces simples de cada lado del enlace peptídico sí pueden rotar. Como resultado, la estructura es globalmente flexible (**Figura 3.9**).

Cuando se unen menos de 50 aminoácidos, el polipéptido resultante se denomina **oligopéptido** («pocos péptidos») o sim-

FIGURA 3.9 Las proteínas son flexibles. Las cadenas de polipéptidos son flexibles porque los grupos situados a ambos lados de cada enlace peptídico pueden rotar por sus enlaces simples.

EJERCICIO Marca con una flecha los enlaces peptídicos de esta molécula. Rodea los aminoácidos.

plemente **péptido.** Los polipéptidos con 50 o más aminoácidos se llaman **proteínas.** Éstas pueden estar compuestas por un único polipéptido o por múltiples polipéptidos unidos entre sí.

Las proteínas son la materia de la vida. Veamos cómo se unen y después lo que hacen.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los aminoácidos son pequeñas moléculas con un átomo de carbono unido a un grupo carboxilo, un grupo amino, un átomo de hidrógeno y una cadena lateral llamada grupo R.
- Cada aminoácido tiene distintas propiedades químicas, ya que cada uno tiene un grupo R diferente.
- Cuando el grupo carboxilo de un aminoácido reacciona con el grupo amino de otro aminoácido, se forma un fuerte enlace covalente denominado enlace peptídico.
- Los polipéptidos son polímeros compuestos de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. A los pequeños polipéptidos se les llama oligopéptidos, ya los grandes polipéptidos, proteínas.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar la forma general de un aminoácido.
2) Dibujar y marcar dos aminoácidos unidos por un enlace peptídico.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Condensation and Hydrolysis Reactions

3.4 ¿Cómo son las proteínas?

En lo que respecta a su estructura, las proteínas deben ser la clase de moléculas conocidas más diversa. Esto es importante, porque la diversidad de su estructura y de la reactividad química de los grupos R explica la increíble diversidad funcional de las proteínas.

La **Figura 3.10** ilustra algunos de los distintos tamaños, formas y funciones observados en las proteínas. Observa que estas proteínas varían desde una forma de mariposa hasta otra circular o globular. En el caso de la proteína de unión a secuencias TATA de la Figura 3.10a y la proteína llamada porina de la Figura 3.10b, la forma de la molécula tiene una correlación obvia con su función. La proteína de unión a secuencias TATA tiene una hendidura donde encajan las moléculas de DNA; la porina tiene un orificio que forma un poro. La hendidura de la proteína de unión a secuencias TATA interacciona con regiones específicas del DNA dentro de las células, mientras que la porina encaja en las membranas celulares y permite el paso de ciertas moléculas hidrófilas. Pero la mayoría de las proteínas celulares trabaja como enzima y es globular (Figura 3.10c).

La sin par diversidad de las proteínas (en tamaño, forma y otros aspectos de su estructura) es importante porque la función sigue a la estructura. Las proteínas pueden cubrir distintas funciones en las células por su diversidad de formas y tamaños, además de por las propiedades químicas de sus aminoácidos.

¿Cómo pueden los biólogos aclararse con esta diversidad de tamaños y formas proteicas? En principio, esta enorme variabilidad parece abrumadora pero, afortunadamente, no lo es. No importa lo grande o compleja que pueda ser una proteína; su estructura subyacente se puede clasificar en solo cuatro niveles básicos de organización.

Estructura primaria

Cada proteína tiene una secuencia única de aminoácidos. Este sencillo hallazgo fue la culminación de 12 años de estudio por parte de Frederick Sanger y sus colegas durante las décadas de 1940 y 1950. El grupo de Sanger desarrolló las primeras técnicas para determinar la secuencia de aminoácidos de una proteína y publicó la secuencia completa de la hormona insu-

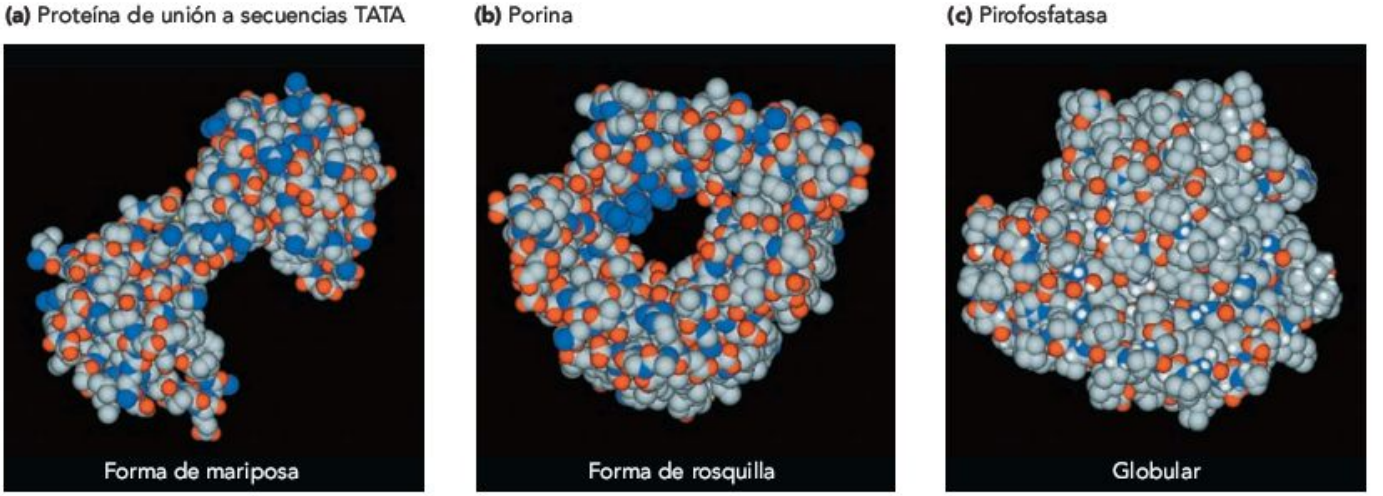


FIGURA 3.10 En lo que respecta a la forma y el tamaño, las proteínas son la clase más diversa de moléculas conocidas.

lina, una proteína que ayuda a regular la concentración de azúcar en la sangre en seres humanos y otros mamíferos. Cuando se analizaron otras proteínas, rápidamente quedó claro que cada proteína tiene una secuencia de aminoácidos determinada y diferente. Los bioquímicos llaman **estructura primaria** de una proteína a la secuencia única de aminoácidos que la compone. Por ejemplo, la secuencia de aminoácidos de la Figura 3.8 define la estructura primaria de ese polipéptido. Con 21 aminoácidos distintos y un tamaño que oscila entre dos residuos de aminoácidos y decenas de miles, el número de posibles estructuras primarias es prácticamente infinito. De hecho, podrían existir 21^n polipéptidos diferentes de n longitud. Para un polipéptido de solo 10 aminoácidos, son posibles 21^{10} secuencias primarias. Eso es más de 1,65 billones.

Recuerda que los grupos R de cada aminoácido afectan a su solubilidad y reactividad química. De acuerdo con esta observación, es razonable predecir que los grupos R presentes en un polipéptido influenciarán las propiedades y las funciones del polipéptido. En algunos casos, incluso un único cambio de la secuencia de aminoácidos puede provocar cambios severos en el comportamiento global de la molécula. Pensemos en la proteína hemoglobina humana. En algunos individuos, la hemoglobina tiene una valina en vez de un glutamato en el puesto 6 en una cadena de 146 aminoácidos (**Figura 3.11a**). La cadena lateral de la valina es muy distinta del grupo R del glutamato. El cambio provoca una proteína que tiende a cristalizar en vez de permanecer en solución cuando las concentraciones de oxígeno de la sangre son bajas. Cuando la hemoglobina cristaliza, los glóbulos rojos que transportan la proteína adoptan una forma de hoz (**Figura 3.11b**) y ya no pueden pasar por los vasos sanguíneos denominados capilares. En las personas cuya hemoglobina presenta este cambio de un aminoácido, las células vascularizadas por esos capilares se quedan sin oxígeno. El resultado es una enfermedad debilitante llamada «anemia de células falciformes». La estructura primaria de una proteína es fundamental para su función y para determinar los niveles superiores de la estructura proteica, las estructuras secundaria, terciaria y cuaternaria.

Estructura secundaria

Aunque la variación de la secuencia de aminoácidos de una proteína sea prácticamente ilimitada, solo es la punta del iceberg en lo que respecta a la génesis de diversidad estructural. El siguiente nivel de organización de las proteínas se conoce como **estructura secundaria,** originada en parte por enlaces de hidrógeno. Las estructuras secundarias son secciones proteicas con una forma determinada, estabilizadas en gran medida mediante enlaces de hidrógeno entre el oxígeno del carboxilo de un residuo de aminoácido y el hidrógeno del grupo amino de otro aminoácido. El átomo de oxígeno del grupo carboxilo tiene carga negativa parcial por su alta electronegatividad, mientras que el átomo de hidrógeno del grupo amino tiene una carga positiva parcial debido a que está unido al nitrógeno, que tiene una alta electronegatividad (**Figura 3.12a**).

Es importante tener en cuenta que la estructura secundaria no está creada por interacciones entre las cadenas laterales, sino por interacciones entre átomos que forman parte del esqueleto de enlaces peptídicos de la proteína. Este punto es crucial, porque los enlaces de hidrógeno entre las secciones del esqueleto solo son posibles cuando las distintas partes del esqueleto se doblan de tal manera que los grupos amino y carboxilo quedan muy cerca. Estos pliegues que alinean partes del esqueleto y permiten que se formen esos enlaces tienen lugar de

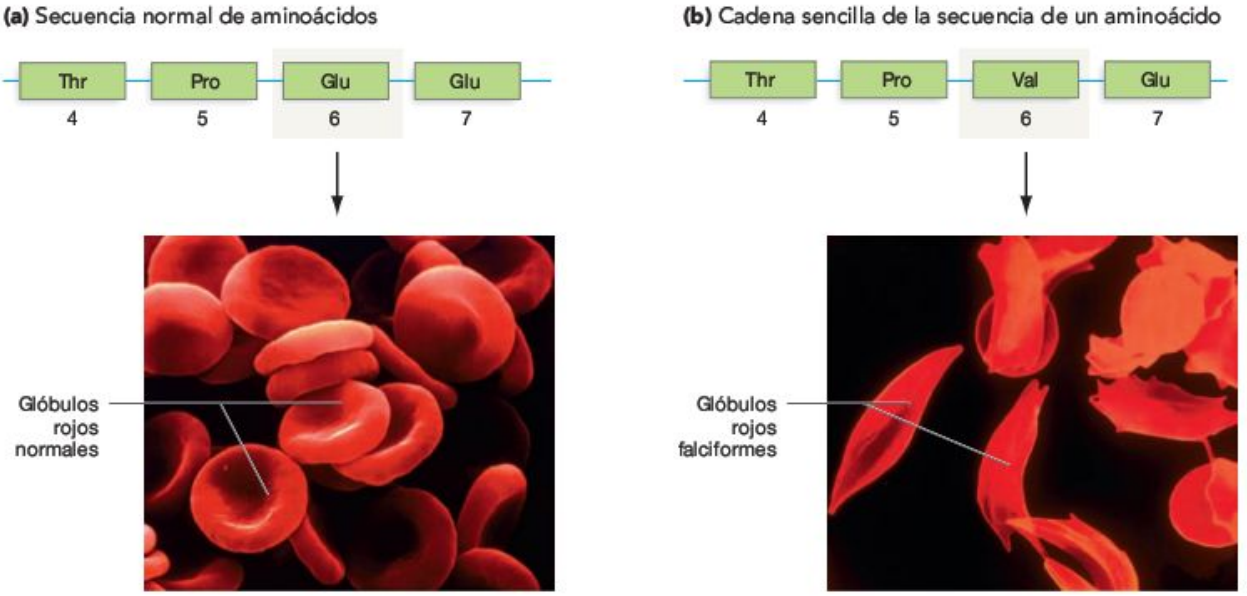
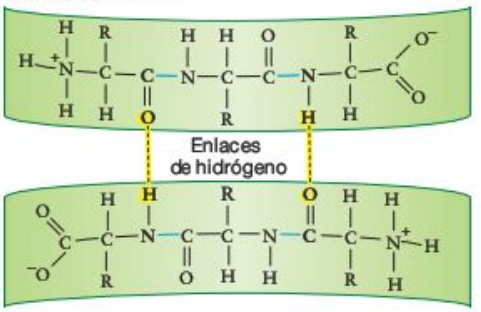
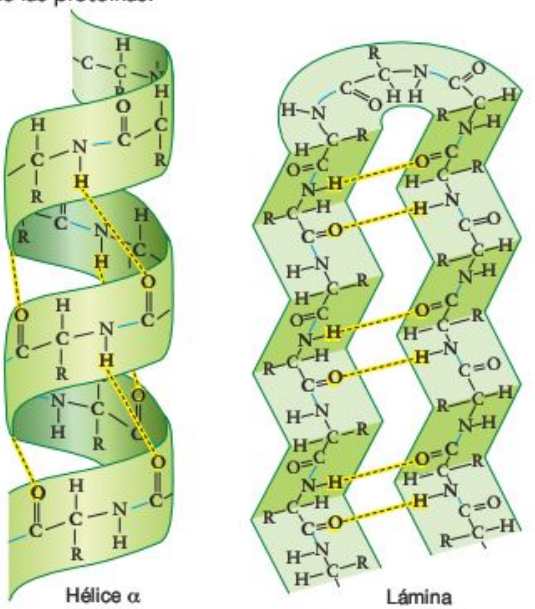


FIGURA 3.11 Las variaciones de la estructura primaria afectan a la función proteica. Compara la estructura primaria de **(a)** la hemoglobina normal con **(b)** las moléculas de hemoglobina de personas con anemia de células falciformes. El cambio de un único aminoácido hace que los glóbulos rojos sanguíneos pasen de su forma normal de disco (a) a una forma falciforme (b) cuando las concentraciones de oxígeno son bajas. Cada glóbulo rojo contiene unos 300 millones de moléculas de hemoglobina.

(a) Se forman enlaces de hidrógeno entre las cadenas peptídicas.



(b) El resultado son las estructuras secundarias de las proteínas.



(c) Diagramas de cintas de la estructura secundaria.

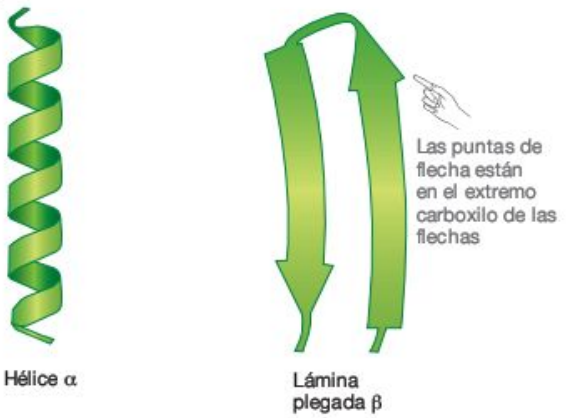


FIGURA 3.12 Estructuras secundarias de las proteínas. El esqueleto peptídico de una proteína puede enrollarse o plegarse sobre sí mismo cuando se forman enlaces de hidrógeno entre grupos amino y carboxilo.

EJERCICIO Las láminas β-plegadas, a menudo contienen tres o más hebras. Añade una tercera hebra a la lámina β-plegada, de la parte (c).

distintas maneras. La **Figura 3.12b** muestra dos de las configuraciones más importantes que permiten la formación de enlaces de hidrógeno: (1) la **hélice** α (alfa), en la que el esqueleto del polipéptido forma una espiral, y (2) la **lámina plegada** β (beta), en la que los segmentos de una cadena peptídica giran 180° y a continuación se pliegan en el mismo plano. Cuando los biólogos utilizan unas ilustraciones denominadas «diagramas de lazos» para representar la forma de una proteína, las hélices α se representan como espirales, y las láminas plegadas β, como grupos de flechas en un plano (**Figura 3.12c**).

En muchos casos, la estructura secundaria consiste únicamente en hélices α y láminas plegadas β. Cuál se forma, si es que se forma alguna, depende de la estructura primaria de la molécula y, en concreto, de la geometría de los aminoácidos de la secuencia. La metionina y el ácido glutámico, por ejemplo, participan en hélices α con mucha más frecuencia que en láminas plegadas β. Lo opuesto es aplicable para la valina y la isoleucina. La prolina, por el contrario, apenas participa en ninguno de los dos tipos de estructura secundaria. Éste es un punto crucial: qué estructura secundaria se forma depende de la estructura primaria de la proteína.

Aunque cada enlace de hidrógeno en una hélice α o una lámina plegada β es muy débil comparado con un enlace covalente, el gran número de enlaces de hidrógeno en estas estructuras los hace altamente estables. Como resultado, aumentan la estabilidad de la molécula en su conjunto y ayudan a definir su forma. Pero en lo que respecta a la forma y la estabilidad globales de la molécula, la estructura terciaria de la proteína es aún más importante.

Estructura terciaria

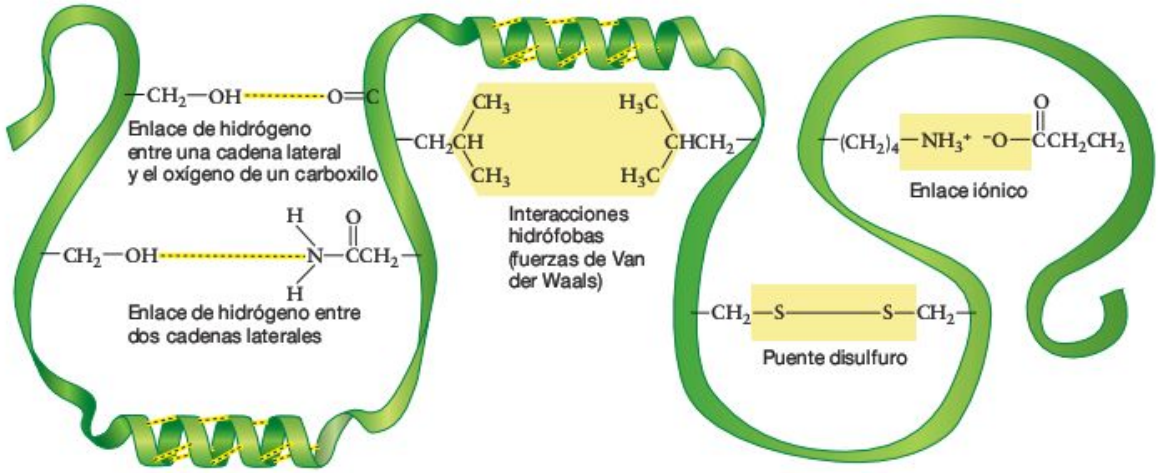
Las hélices α y las láminas plegadas β se forman por las interacciones entre los componentes del esqueleto proteico, unido por enlaces peptídicos. Por el contrario, la mayor parte de la forma global, o **estructura terciaria** de un polipéptido, resulta de las interacciones entre los grupos R, o entre los grupos R y el esqueleto. Como muestra la **Figura 3.13a,** las cadenas laterales pueden participar en muchos enlaces e interacciones. Como cada contacto entre los grupos R provoca que el esqueleto peptídico se doble y se pliegue, cada uno contribuye a la distinta forma tridimensional del polipéptido.

Son especialmente importantes cuatro tipos de interacciones de las cadenas laterales:

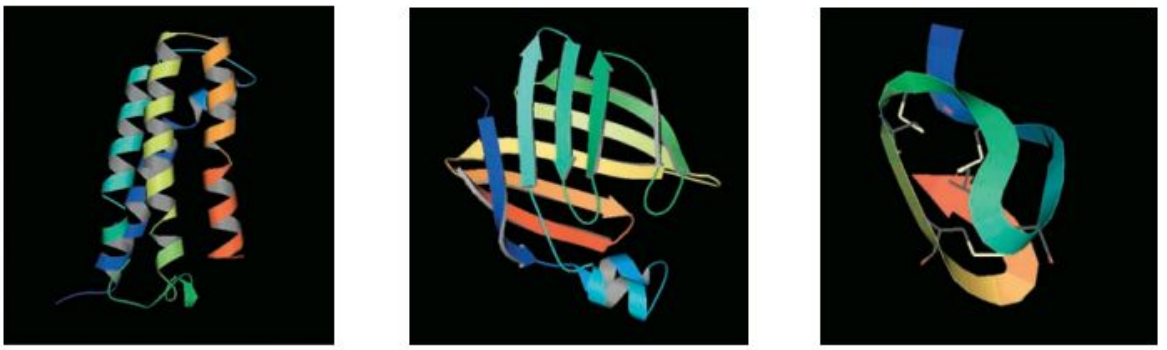
1. Se forman enlaces de hidrógeno de varias maneras: entre átomos de hidrógeno y el grupo carboxilo en el esqueleto peptídico, y entre el hidrógeno y átomos con cargas negativas parciales en las cadenas laterales.

2. En una solución acuosa, las moléculas de agua interaccionan con cadenas laterales hidrófilas y obligan a las cadenas laterales hidrófobas a acercarse unas a otras. Una vez que las cadenas laterales hidrófobas están cerca, se estabilizan mediante atracciones eléctricas conocidas como **fuerzas de Van der Waals.** Estas débiles atracciones tienen lugar porque el movimiento constante de los electrones otorga a las moléculas una minúscula asimetría en su carga, que cambia con el tiempo. Si las moléculas se acercan mucho, la mí-

(a) Interacciones que determinan la estructura terciaria de las proteínas.



(b) Las estructuras terciarias son variadas.



Estructura terciaria compuesta principalmente por hélices α

Estructura terciaria compuesta principalmente por láminas plegadas β

Estructura terciaria con abundantes puentes disulfuro

FIGURA 3.13 La estructura terciaria de las proteínas es el resultado de las interacciones entre grupos R. (a) Cada proteína tiene una forma global única llamada estructura terciaria. La estructura terciaria está creada por enlaces y otros tipos de interacciones que hacen que las proteínas se plieguen de un modo característico. **(b)** La estructura terciaria de estas proteínas incluye interacciones entre hélices α y láminas plegadas β. Las cadenas de polipéptidos tienen un código de colores, de modo que puedes seguir la cadena desde el extremo amino (rojo) hasta el carboxilo (azul marino).

EJERCICIO En la parte (b): marca las cuatro hélices α en la proteína de la izquierda, la hélice α y una de las láminas plegadas β en la proteína del centro, y los puentes disulfuro amarillos en la proteína de la derecha.

nima carga parcial de una molécula induce una carga parcial de signo opuesto en la molécula cercana y provoca una atracción. Aunque la atracción es muy débil comparada con los enlaces covalentes o incluso con los enlaces de hidrógeno, pueden producirse múltiples fuerzas de Van der Waals en un polipéptido cuando se congregan muchos residuos hidrófobos. El resultado es un aumento notable de la estabilidad. Es importante reconocer la importancia de este factor. Las interacciones hidrófobas son las responsables de pliegues que se observan en la forma globular de muchas proteínas.

3. Se pueden formar enlaces covalentes entre átomos de azufre cuando tienen lugar reacciones entre los grupos R que contienen azufre, como los presentes en la cisteína. A estos **enlaces disulfuro** («dos azufres») se les llama comúnmente «puentes» porque crean fuertes vínculos entre distintas regiones de un polipéptido.

4. Se forman enlaces iónicos entre grupos con cargas completas de signos opuestos, como los grupos funcionales ionizados amino y carboxilo destacados en la zona derecha de la Figura 3.13a.

También es importante destacar que la forma global de muchas proteínas depende en parte de la presencia de estructuras secundarias como las hélices α o las láminas plegadas β. La estructura terciaria depende de la estructura primaria y de la secundaria. Con tantas interacciones posibles entre las cadenas laterales y los esqueletos peptídicos, no es sorprendente que los polipéptidos tengan una forma tan variable, desde filamentos parecidos a bastones hasta masas apelotonadas. (Véanse la **Figura 3.13b** y de nuevo la Figura 3.10.)

Estructura cuaternaria

Los primeros tres niveles de la estructura proteica implican a polipéptidos individuales. Pero muchas proteínas contienen varios polipéptidos distintos que interaccionan para formar una única estructura. La combinación de subunidades de polipéptidos otorga a las proteínas su **estructura cuaternaria.** Los polipéptidos individuales pueden mantenerse unidos mediante enlaces y otros tipos de interacciones entre los grupos R o partes de sus esqueletos peptídicos.

En el caso más sencillo, una proteína con estructura cuaternaria puede contener únicamente dos subunidades idénticas. La proteína Cro de un virus llamado bacteriófago λ (pronunciado lambda) es un ejemplo (**Figura 3.14a**). Las proteínas con dos subunidades de polipéptidos se llaman dímeros («dos partes»). Sin embargo, se pueden unir más de dos polipéptidos en una única proteína, y los polipéptidos implicados pueden diferir en cuanto a sus estructuras primaria, secundaria y terciaria. La hemoglobina, por ejemplo, es un tetrámero («cuatro partes»). Como muestra la **Figura 3.14b,** la proteína completa consiste en dos copias de dos polipéptidos distintos. Las proteínas que solo están compuestas por un polipéptido carecen de estructura cuaternaria.

La **Tabla 3.3** resume los cuatro niveles de estructura proteica, con la hemoglobina como ejemplo. El aspecto clave a destacar es que la estructura proteica es jerárquica. La estructura cuaternaria se basa en la estructura terciaria, que a su vez depende parcialmente de la estructura secundaria. Las tres estructuras de nivel superior dependen de la estructura primaria. Deberías ser capaz de describir los elementos de las estructuras primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria de la proteína Cro mostrada en la Figura 3.14a. (Comprueba el ejercicio con la información acerca de la hemoglobina ofrecida en la Tabla 3.3.)

La tabla resumen y la argumentación precedente tienen dos mensajes importantes. En primer lugar, la combinación de los niveles primario, secundario, terciario y cuaternario de estructura es la responsable de la magnífica diversidad de formas y tamaños de las proteínas. En segundo lugar, la mayoría de los elementos de la estructura proteica se basa en los pliegues de las cadenas de polipéptidos. ¿Ocurren espontáneamente estos pliegues? ¿Qué sucede si se alteran los pliegues normales?

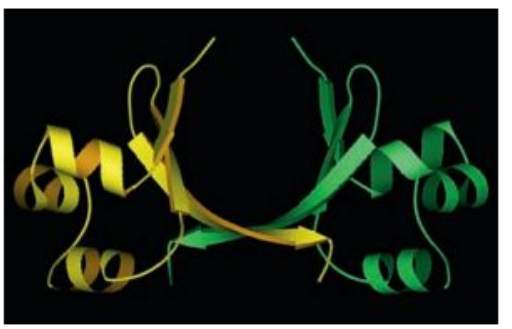
Los pliegues y su función

Si pudieras sintetizar uno de los polipéptidos de la hemoglobina a partir de los aminoácidos individuales, y pusieras la cadena resultante en agua, se doblaría espontáneamente en la forma de la estructura terciaria mostrada en la Tabla 3.3. Este resultado parece poco intuitivo. Como una proteína no plegada tiene muchas más formas de moverse, su entropía es mucho mayor que en la versión plegada. Los pliegues son espontáneos en muchos casos, no obstante, debido a que los enlaces y las fuerzas de Van der Waals que ocurren permiten que la molécula plegada sea mucho más estable energéticamente que la molécula desplegada. Así pues, el plegamiento puede liberar la suficiente energía libre como para ser exergónico y ocurrir espontáneamente.

El plegamiento también es esencial para la función de una proteína completa. Este punto fue subrayado en un conjunto clásico de experimentos por parte de Christian Anfinson y sus colaboradores en la década de 1950. Anfinson estudió una proteína llamada ribonucleasa, presente en muchos organismos. La ribonucleasa es una enzima que rompe los polímeros de ácido ribonucleico. Anfinson descubrió que la ribonucleasa puede ser desplegada, o **desnaturalizada,** tratándola con compuestos que rompen los enlaces de hidrógeno y los puentes disulfuro (**Figura 3.15**). La ribonucleasa desnaturalizada no funcionaba bien, ya que no podía romper los ácidos nucleicos. Esto no es sorprendente, ya que la función de una proteína depende de su estructura.

Cuando Anfinson eliminó los agentes desnaturalizadores, no obstante, la molécula volvió a plegarse y a funcionar bien.

(a) Proteína Cro, un dímero.



(b) Hemoglobina, un tetrámero.

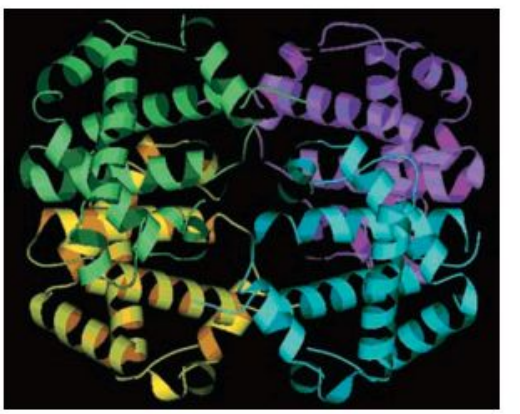


FIGURA 3.14 Las estructuras cuaternarias de las proteínas están formadas por múltiples polipéptidos. Éstos son diagramas de lazos, que representan la secuencia primaria como una cinta o lazo. **(a)** La proteína Cro es un dímero (consiste en dos polipéptidos). Los polipétidos son idénticos en este caso, pero aquí están coloreados en verde y amarillo. **(b)** La hemoglobina es un tetrámero (consiste en cuatro polipéptidos). Está compuesta por dos copias de dos polipéptidos. Los polipéptidos amarillo y morado son idénticos, igual que el azul y el verde.

EJERCICIO Marca la lámina plegada β, que mantiene unido al dímero Cro.

TABLA RESUMEN **3.3** **Estructura de las proteínas**

Nivel	Descripción	Estabilizado por:	Ejemplo: hemoglobina
Primario	Secuencia de aminoácidos de un polipéptido	Enlaces peptídicos	Gly Ser Asp Cys
Secundario	Formación de hélices α y láminas plegadas β en un polipéptido	Enlaces de hidrógeno entre grupos del esqueleto peptídico; así pues, depende de la estructura primaria	
Terciario	Forma tridimensional global de un polipéptido (incluye la contribución de las estructuras secundarias)	Enlaces y otras interacciones entre grupos R, o entre grupos R y el esqueleto peptídico; por tanto, depende de la estructura primaria	Una de las subunidades de la hemoglobina
Cuaternario	Forma producida por combinaciones de polipéptidos (es decir, combinaciones de estructuras terciarias)	Enlaces y otras interacciones entre grupos R, y entre esqueletos peptídicos de distintos polipéptidos; por tanto, depende de la estructura primaria	Hemoglobina, compuesta por cuatro subunidades polipeptídicas

EJERCICIO Marca las estructuras secundarias en la estructura terciaria, y las estructuras terciarias en la estructura cuaternaria.

Estos experimentos confirmaron que el plegamiento es esencial para una función normal.

Trabajos más recientes han demostrado que en las células, el plegamiento está facilitado por proteínas específicas llamadas **chaperonas moleculares.** Muchas de éstas pertenecen a una familia de moléculas denominada «proteínas del *shock* por calor». Estos compuestos se producen en grandes cantidades cuando las células se exponen a altas temperaturas o a otros tratamientos que provocan que las proteínas pierdan su estructura terciaria. Las proteínas del *shock* por calor aceleran que las proteínas se vuelvan a plegar hasta su forma normal después de ser desnaturalizadas.

En resumen, la función de una proteína depende de su forma. En la mayoría de los casos, la forma final de una proteína depende de su plegamiento. Para retomar este punto, el **Cuadro 3.1** investiga el modo en que un cambio de la forma de la proteína prión de los mamíferos convierte a moléculas normales en proteínas anormalmente plegadas. Los priones mal plegados hacen que el cerebro de los seres humanos y de otros mamíferos se desintegre.

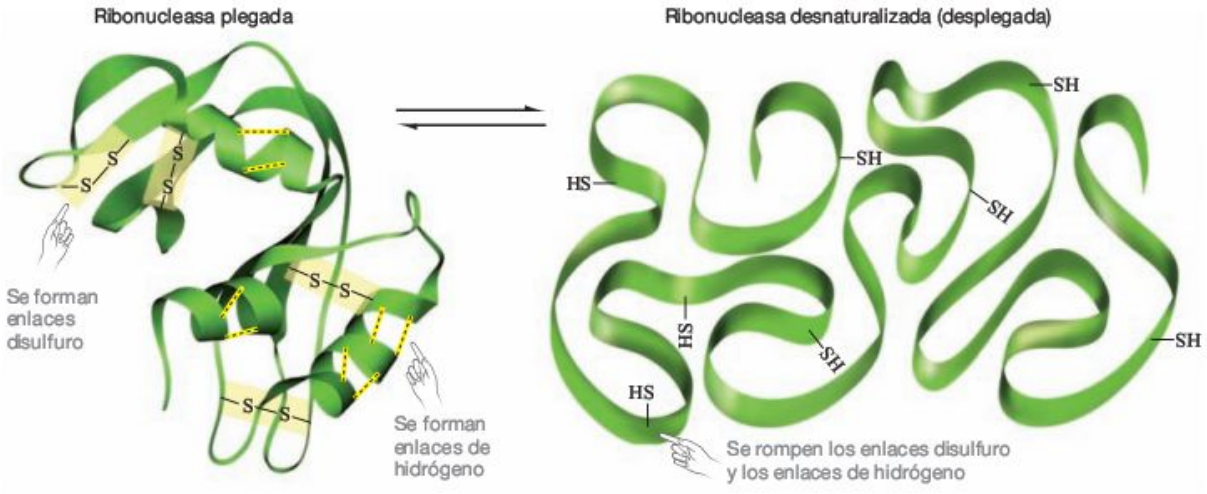


FIGURA 3.15 Las proteínas están plegadas en su forma normal y activa. (a) La estructura terciaria de la ribonucleasa está definida fundamentalmente por cuatro enlaces disulfuro, mostrados en amarillo. La estructura primaria de la proteína se representa con el lazo verde. **(b)** Cuando se rompen los enlaces disulfuro y varios enlaces no covalentes, la proteína se desnaturaliza (se despliega).

CUADRO 3.1 Priones

En las últimas décadas, muchos estudios señalan a ciertas proteínas como agentes infecciosos, causantes de enfermedades. Estas proteínas se llaman **priones,** o partículas infecciosas proteínicas. ¿De dónde vienen y cómo actúan?

Según la hipótesis de los priones elaborada por Stanley Prusiner, las proteínas infecciosas son formas mal plegadas de proteínas normales presentes en individuos sanos. No obstante, la forma infecciosa y la normal no se diferencian necesariamente en su secuencia de aminoácidos. Por el contrario, sus formas son radicalmente diferentes. Además, la forma infecciosa de una proteína puede hacer que otras moléculas de proteínas normales cambien su forma a la variante alterada.

La **Figura 3.16** ilustra las diferencias de forma observadas en la variante normal e infecciosa del primer prión descrito. La molécula de la Figura 3.16a se denomina «proteína-prión» (PrP) y es un componente normal de las células de los mamíferos. Las versiones mutantes de esta proteína, como la que muestra la Figura 3.16b, se encuentran en una gran variedad de especies, y provocan una familia de enfermedades conocidas como encefalopatías espongiformes (literalmente, «enfermedades del cerebro en esponja»). Los hámsteres, las vacas, las cabras y las personas afectadas por estas enfermedades sufren una degeneración masiva en el cerebro. El ganado padece la «enfermedad de las vacas locas»; ovejas y cabras presentan scrapie o escrapie (llamada así porque sufren un picor tan fuerte que se arrancan la lana o el pelo); las personas sufren kuru o la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob. Aunque algunas encefalopatías espongiformes pueden heredarse, en muchos casos la enfermedad se transmite cuando los individuos comen tejidos que contienen la forma infecciosa de la PrP. Todas las enfermedades producidas por priones son mortales.

(a) Proteína priónica normal. **(b)** Proteína priónica mal plegada.

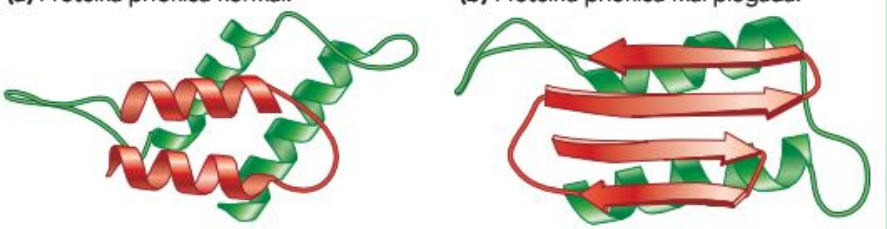


FIGURA 3.16 Los priones son proteínas mal plegadas. Modelo de lazos de **(a)** una proteína priónica normal y **(b)** la variante mal plegada que causa la enfermedad de las vacas locas en el ganado. La estructura secundaria se representa mediante espirales (hélices α) y flechas (láminas plegadas β).

Una vez descritas la estructura de las proteínas y cómo se pliegan, analizaremos en detalle su función como catalizadores. La diversidad en su estructura y reactividad química explica por qué las proteínas son los catalizadores más diversos conocidos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las proteínas tienen hasta cuatro niveles de estructura.
- La estructura primaria consiste en la secuencia de aminoácidos.
- La estructura secundaria es el resultado de las interacciones entre átomos del esqueleto peptídico del mismo polipéptido, y forma estructuras como las hélices α y las láminas plegadas β.
- La estructura terciaria es una consecuencia de los enlaces y otras interacciones entre grupos R, o entre grupos R y el esqueleto peptídico de un polipéptido, y produce pliegues distintivos.
- La estructura cuaternaria aparece cuando múltiples polipéptidos interaccionan para formar una única proteína.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar una proteína inventada.
2) Describir los elementos de su estructura, desde la primaria hasta la cuaternaria.

3.5 Enzimas. Introducción a la catálisis

De todas las funciones que realizan las proteínas en las células, la catálisis podría ser la más importante. Para entender por qué, recuerda del Capítulo 2 que son los cambios de energía potencial y la entropía los que determinan si una reacción es espontánea. Las reacciones químicas espontáneas no son necesariamente rápidas, no obstante. La reacción que convierte al hierro en óxido es exotérmica y espontánea, pero muy lenta. La mayoría de las reacciones químicas de las células no es lo suficientemente rápida para los requisitos de la vida a menos que esté presente un catalizador.

Para apreciar cómo funcionan las enzimas, es crucial conocer bien los factores que limitan la velocidad de las reacciones químicas. La velocidad de reacción depende de cómo se rompen y recrean los enlaces químicos implicados. Recuerda del Capítulo 2 que las reacciones suceden cuando los reactantes (1) se juntan en una orientación precisa, y (2) tienen suficiente energía cinética para vencer la repulsión entre los electrones que contactan cuando se forman los enlaces. En parte, el motivo por el que las enzimas son tan eficaces como catalizadores es que juntan las moléculas reactantes (llamadas **sustratos**) en una orientación precisa, de modo que los electrones implicados en la reacción puedan interaccionar. Pero las enzimas también pueden afectar a la cantidad de energía cinética que los reactantes deben tener para que se produzca la reacción. Para entender por qué, es fundamental tener en cuenta que una colisión entre reactantes crea una mezcla de viejos y nuevos enla-

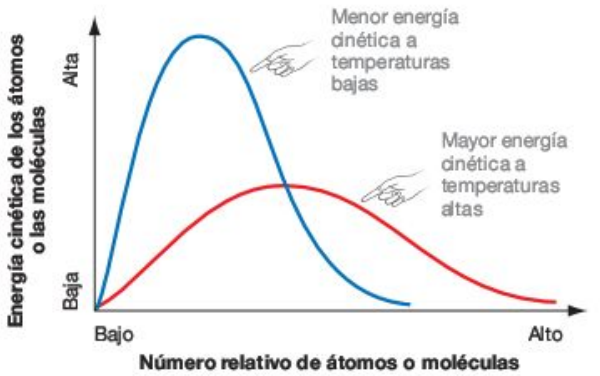


FIGURA 3.17 Los átomos y las moléculas tienen más energía cinética con temperaturas altas que con temperaturas bajas.

EJERCICIO Añade una línea vertical a dos tercios del recorrido del eje de abscisas. Marca esta línea como «energía de activación para la reacción». Con temperaturas bajas y altas, ¿qué moléculas tienen suficiente energía cinética como para que se produzca la reacción?

ces llamada **estado de transición.** La cantidad de energía libre necesaria para llegar al estado de transición se llama **energía de activación** de la reacción. Las reacciones tienen lugar cuando los reactantes tienen suficiente energía cinética para alcanzar el estado de transición. La energía cinética de las moléculas, a su vez, depende de su temperatura (**Figura 3.17**). Por este motivo, las reacciones químicas suelen ser más rápidas a temperaturas más altas, como señalaba el Capítulo 2.

La **Figura 3.18** muestra un gráfico de los cambios de energía libre que tienen lugar durante una reacción química. En este gráfico, ΔG indica el cambio global de energía libre de la reacción, es decir, la energía de los productos menos la energía de los reactantes. En este caso, los productos tienen menor energía potencial que los reactantes, lo que significa que la

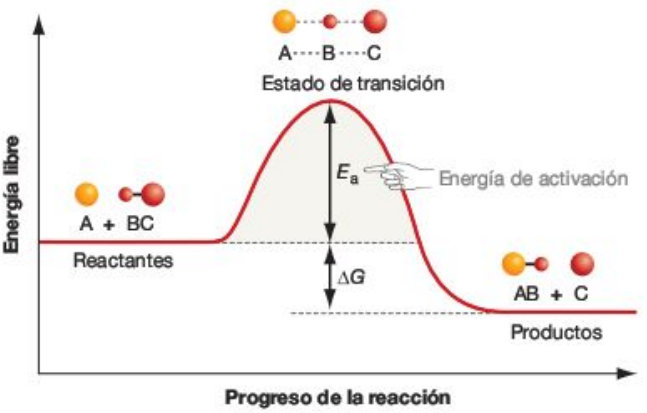


FIGURA 3.18 Variación de la energía libre durante una reacción química. Variaciones de energía libre que suceden durante una reacción hipotética entre un átomo A y una molécula que contiene los átomos B y C. La reacción global sería $A + BC \rightarrow AB + C$. E_a es la energía de activación de la reacción, y ΔG es la variación global de la energía libre.

EJERCICIO Este gráfico muestra una reacción exergónica. Dibuja el mismo gráfico para una reacción endergónica.

reacción es exotérmica. Pero como la energía de activación de esta reacción, simbolizada por E_a, es alta, la reacción sería muy lenta. Cuanto más inestable sea el estado de transición, más alta será la energía de activación y menos probable que la reacción ocurra rápidamente.

La velocidad de reacción, entonces, depende de la energía cinética de los reactantes y la energía de activación de esa reacción concreta, lo que significa la energía libre del estado de transición. Si la energía cinética de las moléculas participantes es alta, es probable que sus colisiones moleculares provoquen reacciones completas.

En muchos casos, los electrones de las moléculas en el estado de transición pueden estabilizarse cuando interaccionan con otro ión, átomo o molécula. Cuando esto ocurre, la energía de activación necesaria para la reacción disminuye, y la velocidad de reacción aumenta. Una sustancia que disminuya la energía de activación de una reacción y aumente la velocidad de reacción se denomina **catalizador.** Es importante destacar que un catalizador no se consume en una reacción química, incluso aunque participe en la reacción. La composición del catalizador es exactamente igual antes y después de la reacción.

La **Figura 3.19** muestra cómo los catalizadores disminuyen la energía de activación de una reacción reduciendo la energía libre del estado de transición. Observa que la presencia de un catalizador no afecta al cambio global de energía, ΔG, ni cambia la energía de los reactantes ni de los productos. Un catalizador solo cambia la energía libre del estado de transición.

La mayoría de las enzimas son bastante específicas en cuanto a su actividad: pueden catalizar solo una reacción, disminuyendo la energía de activación necesaria, y muchas son increíblemente eficientes. La mayor parte de las reacciones im-

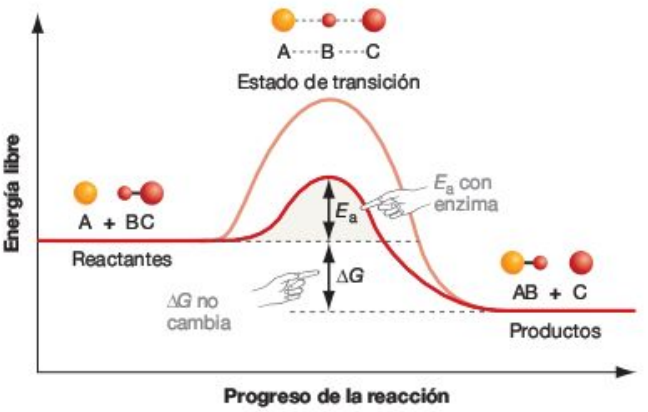


FIGURA 3.19 Un catalizador cambia la energía de activación de una reacción. Perfil de energía para la misma reacción mostrada en la Figura 3.18, pero con un catalizador presente. Incluso aunque la barrera de energía para la reacción, E_a, sea mucho más baja, ΔG no cambia.

PREGUNTA ¿Puede un catalizador hacer que una reacción no espontánea suceda espontáneamente?

EJERCICIO Vuelve a la Figura 3.17 y añade otra línea vertical a un tercio del recorrido del eje horizontal. Marca esta línea como «energía de activación para la reacción con un catalizador». Marca las moléculas que tengan suficiente energía para sufrir la reacción con un catalizador pero no sin un catalizador.

portantes en Biología no se producen, o lo hacen a una velocidad imperceptible, sin un catalizador. Por el contrario, una única molécula de la enzima anhidrasa carbónica puede catalizar más de 1.000.000 de reacciones *por segundo*. No es infrecuente que las enzimas aceleren las reacciones un millón de veces; algunas hacen que las reacciones sucedan *billones* de veces más rápido que sin un catalizador.

En resumen, las enzimas unen a los reactantes en una orientación precisa y estabilizan los estados de transición. Los catalizadores proteicos son importantes porque aceleran las reacciones químicas importantes para la vida. Entonces, surge la siguiente pregunta: ¿cómo ejercen su función las enzimas?

¿Cómo funcionan las enzimas?

La hipótesis inicial respecto al funcionamiento de las enzimas fue propuesta por Emil Fischer en 1894. Según el modelo de llave y cerradura de Fischer, las enzimas son estructuras rígidas, análogas a una cerradura. Las llaves son los sustratos que encajan en la cerradura primero y después reaccionan.

Varias ideas importantes de este modelo han resistido el paso del tiempo. Por ejemplo, Fischer estaba en lo cierto al proponer que las enzimas acercan los sustratos en una orientación precisa que hace más probables las reacciones. Su modelo también explicaba correctamente por qué la mayoría de las enzimas solo pueden catalizar una reacción específica. La especificidad enzimática es el resultado de la geometría y las propiedades químicas de los lugares donde se unen los sustratos.

A medida que los investigadores fueron poniendo a prueba y ampliando el modelo de Fischer, la localización donde se unen y reaccionan los sustratos pasó a denominarse el **lugar activo** de la enzima. El lugar activo es donde ocurre realmente la catálisis. Cuando se dispuso de técnicas para estudiar la estructura tridimensional de las enzimas, se observó que éstas suelen ser muy grandes respecto a los sustratos, y básicamente globulares, y que el lugar activo está en una hendidura o cavidad dentro de la forma globular. La enzima hexoquinasa, por ejemplo, que está actuando ahora mismo en casi todas las células de tu cuerpo, es un buen ejemplo. (Muchas enzimas tienen nombres acabados en *-asa*.) Como muestra la parte izquierda de la **Figura 3.20,** el lugar activo de la hexoquinasa es una pequeña muesca en una enzima grande y con forma de media luna.

A medida que aumentó el conocimiento sobre las enzimas, no obstante, el modelo de Fischer se modificó. El cambio más importante, quizá, se basó en el descubrimiento de que las enzimas no son rígidas y estáticas, sino flexibles y dinámicas. De hecho, muchas enzimas sufren un cambio significativo en su forma, o su conformación, cuando las moléculas reactantes se unen al lugar activo. Este cambio conformacional, llamado **encaje inducido,** puede observarse en la molécula de hexoquinasa, en la parte derecha de la Figura 3.20. Cuando la hexoquinasa se une a su sustrato (el azúcar glucosa) la enzima se mueve hacia el lugar activo.

Además, investigaciones recientes han aclarado la naturaleza de la llave de Fischer. Cuando una o más moléculas del sustrato penetran en el lugar activo, se mantienen en ese sitio mediante enlaces de hidrógeno y otras interacciones eléctricas con los aminoácidos del lugar activo. Una vez unido el sustrato, uno o más grupos R del lugar activo desempeñan su papel. El grado de interacción entre el sustrato y la enzima aumenta y alcanza un máximo cuando se forma el estado de transición. Así pues, la llave de Fischer es realmente el estado de transición.

Las interacciones con los grupos R en el lugar activo estabilizan el estado de transición y disminuyen así la energía de activación necesaria para que se produzca la reacción. A nivel atómico, los grupos R que tapizan el lugar activo pueden formar breves enlaces covalentes que ayudan a transferir átomos o grupos de átomos de un reactante a otro. Más a menudo, la presencia de grupos R ácidos o básicos permite a los reactantes perder o ganar un protón con más facilidad.

La **Figura 3.21** muestra un ejemplo concreto de la interacción entre un sustrato y el lugar activo. Los recuadros muestran un sustrato encajando en el lugar activo de la enzima denominada ribonucleasa (la misma enzima que se desnaturalizaba en la Figura 3.15). Observa que una vez que el sustrato está

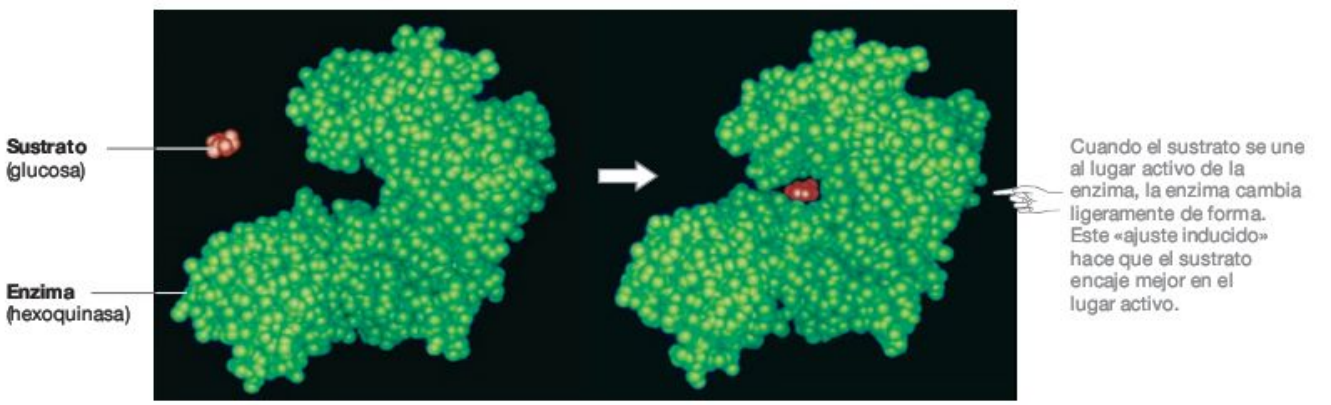


FIGURA 3.20 Las moléculas reactantes se unen en lugares específicos de una enzima. Las moléculas reactantes (en rojo) encajan en un sitio preciso, llamado el lugar activo, en la enzima verde. En la enzima aquí mostrada y en muchas otras, la unión hace que la proteína cambie de forma.

EJERCICIO Marca el lugar activo de la enzima de la izquierda.

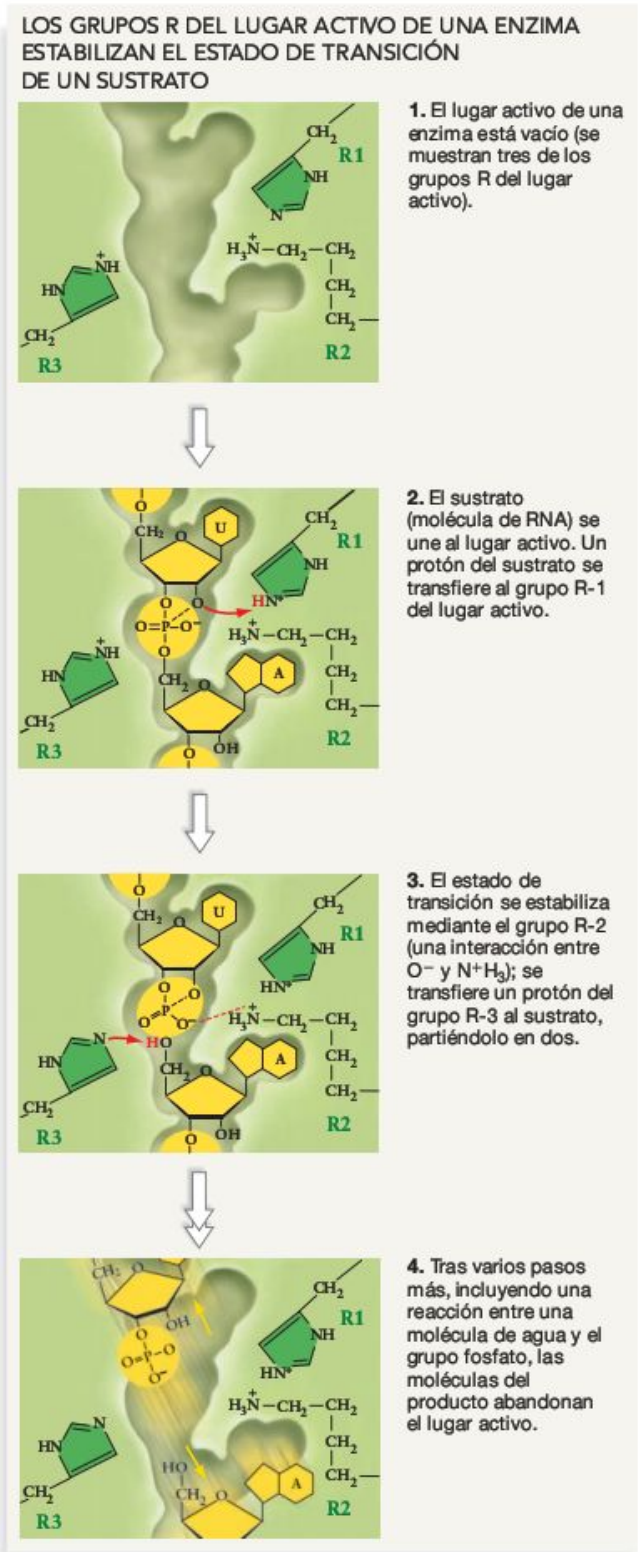


FIGURA 3.21 Los grupos R del lugar activo de una enzima estabilizan el estado de transición. Parte de la secuencia de la reacción que tiene lugar cuando la enzima ribonucleasa cataliza una reacción que divide a un sustrato en dos. Observa con qué precisión encaja el sustrato en el lugar activo y cómo unos pocos grupos R de la enzima están implicados en los pasos cruciales de la reacción.

unido, los grupos R del lugar activo interaccionan con el sustrato para formar el estado de transición y que la reacción proceda. Deberías ser capaz de analizar la Figura 3.21 e identificar dos reacciones ácido-base que tengan lugar en el lugar activo y estabilicen el estado de transición.

Mediante diversos mecanismos, las enzimas aumentan la velocidad de reacción uniendo los sustratos y disminuyendo la energía necesaria para formar el estado de transición. No obstante, los productos de la reacción tienen mucha menos afinidad por el lugar activo que los reactantes o el estado de transición. Por lo tanto, son liberados de la enzima en cuanto se forman.

La **Figura 3.22** resume estos principios. La catálisis enzimática puede contemplarse como un proceso de tres pasos:

1. **Iniciación.** Las enzimas orientan a los reactantes con precisión porque se unen a sitios específicos del lugar activo, en vez de encontrarse ocasionalmente de forma aleatoria.
2. **Facilitación del estado de transición.** La unión induce la formación del estado de transición. En algunos casos, el estado de transición se estabiliza gracias a un cambio de forma de la enzima. La interacción entre el sustrato y los grupos R del lugar activo de la enzima disminuye la energía de activación necesaria para la reacción. Como resultado, dentro del lugar activo del catalizador más moléculas del reactante tienen la suficiente energía cinética como para alcanzar esta energía de activación reducida. Así pues, la reacción catalizada se produce con mucha más rapidez que la reacción sin catalizar.
3. **Terminación.** Los productos de la reacción tienen mucha menos afinidad por el lugar activo que el estado de transición. Así pues, la unión termina, la enzima vuelve a su conformación original, y los productos son liberados.

El modelo de Fischer ha inspirado abundantes y fructíferas investigaciones acerca del mecanismo de la acción enzimática.

Deberías ser capaz de completar las siguientes frases:

1. Las enzimas aumentan la velocidad de reacción _____ _____ y reduciendo la energía de activación.
2. La energía de activación disminuye porque las enzimas desestabilizan los enlaces del reactante, estabilizan el _____ _____, favorecen reacciones ácido-base, y/o cambian el mecanismo de la reacción mediante enlaces covalentes.
3. La especificidad enzimática se basa en la forma del lugar activo y las propiedades químicas de los _____ _____ del lugar activo.
4. En las enzimas, como en muchas moléculas, la función depende de la _____.

¿Trabajan solas las enzimas? Para que una enzima funcione bien, a menudo se necesitan otros átomos y moléculas que no pertenecen a la estructura primaria de la enzima. Estos **cofactores** enzimáticos pueden ser (1) iones metálicos como el Zn^{2+} (cinc) o Mg^{2+} (magnesio), o bien (2) pequeñas **moléculas** orgánicas llamadas **coenzimas.** En muchos casos, el cofactor se

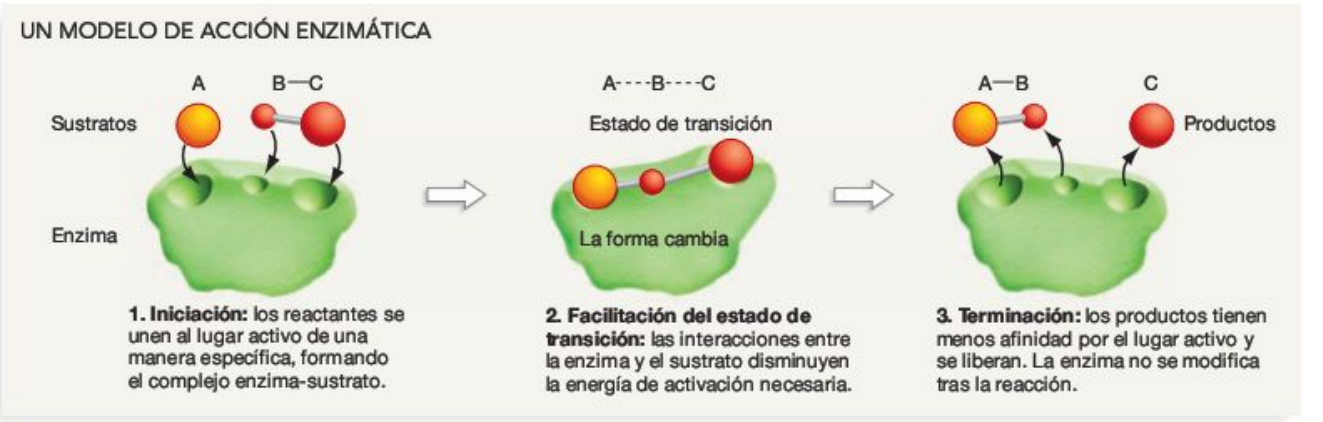


FIGURA 3.22 La acción enzimática puede analizarse como un proceso de tres fases.

une al lugar activo y se cree que desempeña un papel esencial en la estabilización del estado de transición durante la reacción. Por lo tanto, la presencia del cofactor es esencial para la catálisis. Para aclarar este punto, considera que muchas de las vitaminas de la dieta son necesarias para producir cofactores enzimáticos. Los déficits de vitaminas causan deficiencias de cofactores enzimáticos. La falta de cofactores, a su vez, altera el funcionamiento enzimático normal y provoca enfermedades. Por ejemplo, la tiamina (vitamina B_1) es necesaria para fabricar un cofactor enzimático llamado tiamina pirofosfatasa, imprescindible para tres enzimas distintas. La ausencia de tiamina en la dieta reduce notablemente la actividad de esas enzimas y provoca una serie de trastornos cardiacos y del sistema nervioso llamados conjuntamente «beriberi».

Además, la mayoría de las enzimas está regulada por moléculas que no pertenecen a la enzima. Una enzima está activa o inactiva, dependiendo de la presencia o ausencia de moléculas que modifican de algún modo la estructura proteica. En algunos casos, la catálisis se inhibe cuando una molécula de tamaño y forma similar a los del sustrato (o sustratos) se une al lugar activo. Este proceso se llama **inhibición competitiva,** porque la molécula en cuestión compite con los sustratos para acceder al lugar activo de la enzima (Figura 3.23a). En otros casos, una molécula reguladora se une en un lugar distinto del lugar activo. Este tipo de regulación se llama **regulación alostérica** («estructura diferente») porque la molécula implicada no afecta directamente al lugar activo. Por el contrario, su unión cambia la forma de la enzima de tal manera que el lugar activo se hace accesible o inaccesible (**Figura 3.23b**). En los próximos capítulos se ofrecerán ejemplos detallados de cómo las moléculas reguladoras modifican la actividad de enzimas concretas.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Activation Energy and Enzymes

¿Qué limita la velocidad de la catálisis? A lo largo de las décadas posteriores a la publicación del modelo de Fischer, la mayor parte de la investigación sobre enzimas se centró en la velocidad de la acción enzimática, o lo que los biólogos llaman la cinética enzimática. Los investigadores observaron que, cuando la cantidad de producto producida por segundo (indicativa de la velocidad de reacción) se representa en función de la concentración de sustrato, resulta una gráfica como la que muestra la **Figura 3.24.** Cuando la concentración de sustrato es baja, la velocidad de una reacción enzimática aumenta de forma lineal. A medida que aumenta la concentración de sustrato, no obstante, el aumento de la velocidad se hace más lento. Finalmente, la velocidad de reacción se estabiliza en una velocidad máxima. Este patrón contrasta llamativamente con el de las reacciones no catalizadas, en las que la velocidad de reacción tiende a mostrar un aumento lineal proporcional a la concentración de sustrato. La «cinética de saturación», no lineal, de las reacciones catalizadas por enzimas, se tomó como una prueba sólida de que el complejo enzima-sustrato propuesto por Fischer existe realmente. La idea era que en algún momento los lugares activos no pueden aceptar ya los sustratos con más rapidez, independientemente de la concentración de sustrato. Expresado de otro modo, la velocidad de reacción se estabiliza porque se están utilizando todas las moléculas posibles de la enzima.

Es importante tener en cuenta, sin embargo, que aunque la forma global de la curva sea similar para todas las enzimas, su posición cambia. En las enzimas con alta afinidad por el sustrato, la curva está desplazada a la izquierda. Esto significa que las concentraciones de sustrato no tienen que ser muy altas para que estas enzimas trabajen a la máxima velocidad. En las enzimas con menor afinidad por el sustrato, no obstante, la curva está desplazada a la derecha. Esto significa que las concentraciones de sustrato tienen que ser mucho más altas antes de que una enzima pueda catalizar las reacciones a la velocidad máxima.

Así pues, la velocidad de una enzima depende en parte de la concentración de sus sustratos (puede tener uno o más) y en parte de su afinidad intrínseca por los sustratos. El procesamiento del etanol (el ingrediente activo de las bebidas alcohólicas) en el hígado de las personas es un ejemplo de estos conceptos. El etanol es un veneno que se degrada en dos pasos catalizados por enzimas. En primer lugar, el etanol se convierte en acetaldehído (CH_3CHO). A continuación, el acetaldehído se convierte en ácido acético (CH_3COOH), una molécula inocua responsable del peculiar «picor» del vinagre. Las personas tienen dos versiones de la enzima que cataliza la segunda reacción. Una versión de la enzima trabaja rápida-

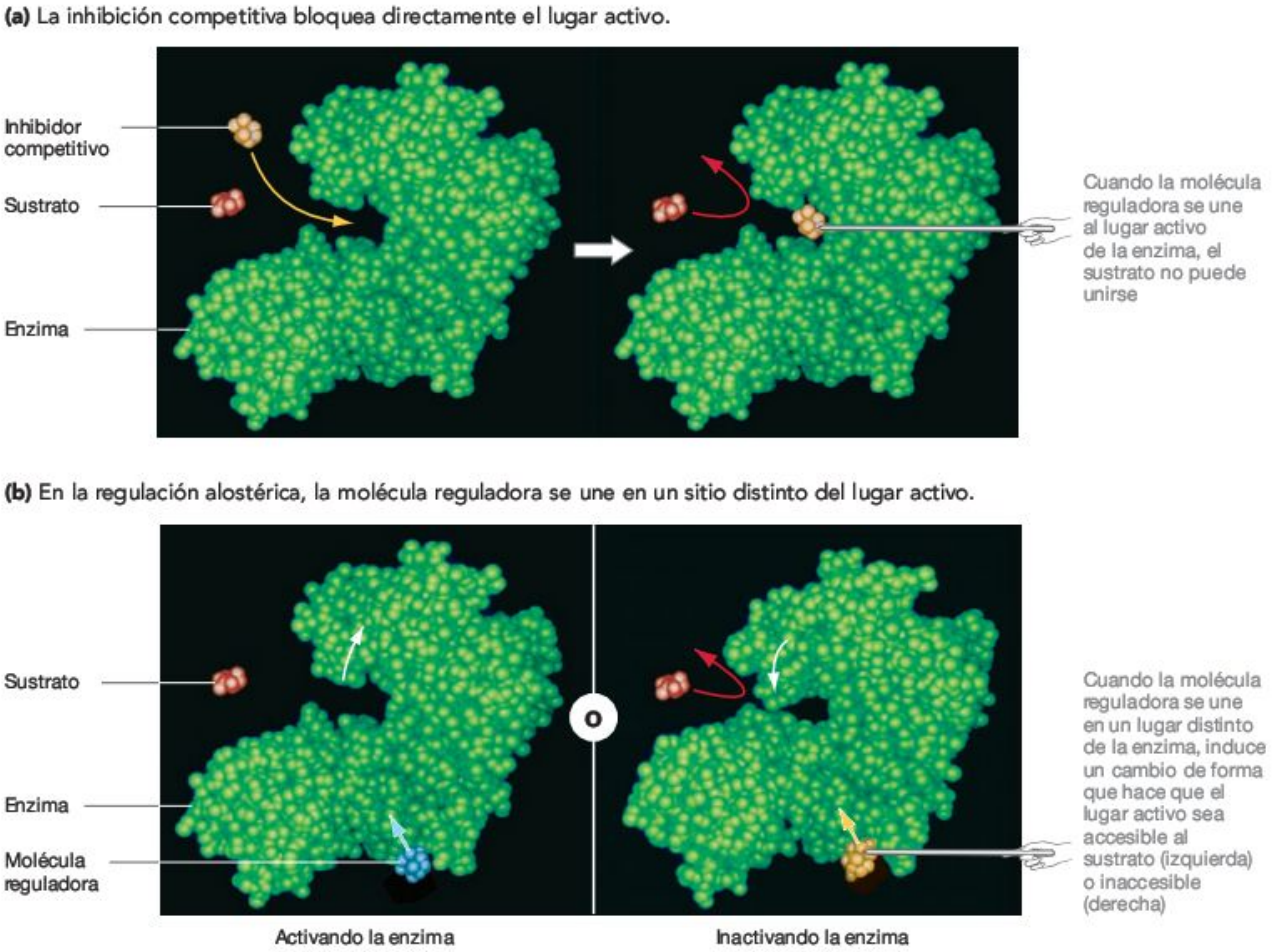


FIGURA 3.23 La actividad enzimática está regulada con precisión. Las enzimas se «encienden» o «apagan» cuando se unen moléculas concretas.

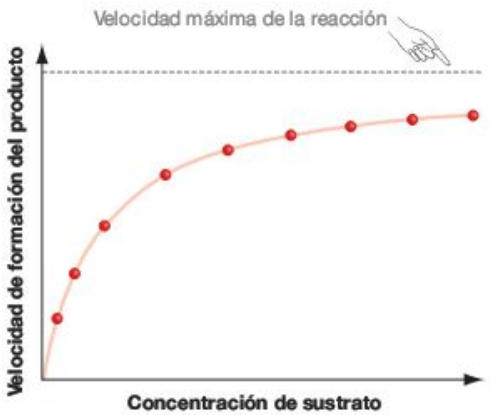


FIGURA 3.24 Cinética de una reacción enzimática. La forma general de esta curva es la característica de las reacciones catalizadas por enzimas.

EJERCICIO Marca la parte del gráfico en la que (1) la reacción es más sensible a los cambios de concentración del sustrato, y (2) todos o casi todos los lugares activos están ocupados.

mente, y la otra, mucho más despacio. En algunas personas, la versión rápida de la enzima tiene un cambio en un solo aminoácido de la secuencia primaria, que afecta al lugar activo. En estos individuos, la versión rápida de la enzima está completamente inactivada, de modo que normalmente solo funciona la versión lenta. El acetaldehído debe alcanzar una concentración alta para que la versión lenta de la enzima trabaje a velocidad máxima. En estos individuos, el acetaldehído alcanza concentraciones lo suficientemente altas en la corriente sanguínea como para provocar incómodos síntomas, incluyendo taquicardia y enrojecimiento cutáneo. Las personas que carecen de la versión rápida de la enzima tienen una tolerancia prácticamente nula a las bebidas alcohólicas. Beber etanol, incluso una pequeña cantidad, hace que se sientan mal.

¿Cómo afectan las condiciones físicas a la función enzimática? Como la estructura enzimática es crucial para su función, no es sorprendente que la actividad de una enzima sea sensible a los factores que alteren su estructura. En concreto, la actividad de una enzima a menudo cambia drásticamente según la temperatura y el pH. La temperatura afecta al movimiento de la enzima, así como a la energía cinética de sus sustratos; el pH afecta a la disposición y la carga de las cade-

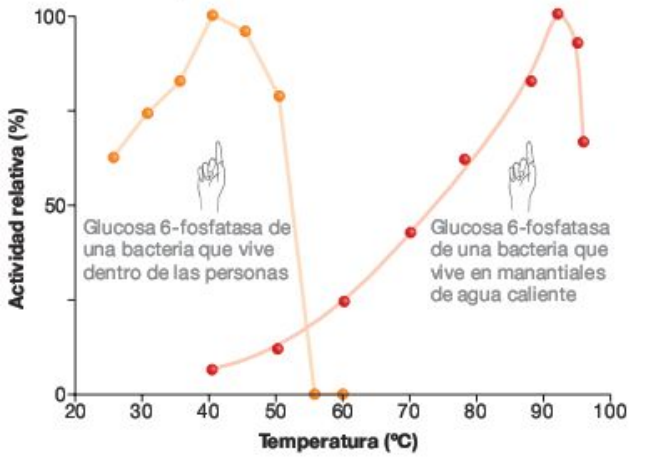
nas laterales de los aminoácidos con grupos carboxilo o amino, y a la capacidad del lugar activo de participar en reacciones de transferencia de protones o electrones.

¿Corroboran los datos estas afirmaciones? La **Figura 3.25a** muestra cómo cambia la actividad de una enzima en función de la temperatura. Se muestran los datos de la enzima glucosa 6-fosfatasa, que en este instante te está ayudando a producir energía útil en las células, de dos especies de bacterias. Observa que en las dos especies bacterianas mostradas, la enzima tiene una temperatura óptima diferente (la temperatura a la que mejor funciona). Una de las especies vive en tu intestino, donde la temperatura está cercana a los 40 °C, mientras que la otra vive en manantiales calientes, donde las temperaturas pueden rozar los 100 °C. La temperatura óptima de la enzima refleja estos ambientes. Los dos tipos de bacterias tienen distintas versiones de la enzima que se diferencian en su estructura primaria. La selección natural (el proceso introducido en el Capítulo 1) ha favorecido distintas estructuras, con distintas funciones. Las enzimas son adaptaciones que permiten a cada especie vivir a distintas temperaturas.

La **Figura 3.25b** establece el mismo principio para el pH. La enzima de este gráfico, llamada chitinasa, protege a las células bacterianas digiriendo una molécula presente en las paredes celulares de los hongos que comen bacterias. Los datos provienen de una especie bacteriana que vive en estanques ácidos y otra especie que vive en el suelo donde hay palmeras. El organismo que habita un ambiente ácido tiene una versión de la enzima que funciona mejor a un pH bajo; el organismo que vive cerca de las palmeras tiene una versión de la enzima que funciona mejor a un pH cercano al neutro. Las dos enzimas son sensibles a los cambios de pH, pero la versión de la enzima en cada especie tiene una estructura que la permite funcionar mejor al pH de su entorno.

En resumen, la velocidad de una reacción catalizada por una enzima no solo depende de la concentración del sustrato y de la afinidad intrínseca de la enzima por el sustrato, sino también de la temperatura y el pH. La temperatura afecta al movimiento de sustratos y enzimas; el pH afecta a la forma y la reactividad enzimática.

(a) Las enzimas de distintos organismos pueden funcionar mejor a distintas temperaturas.



(b) Las enzimas de distintos organismos pueden funcionar mejor con distintos pH.

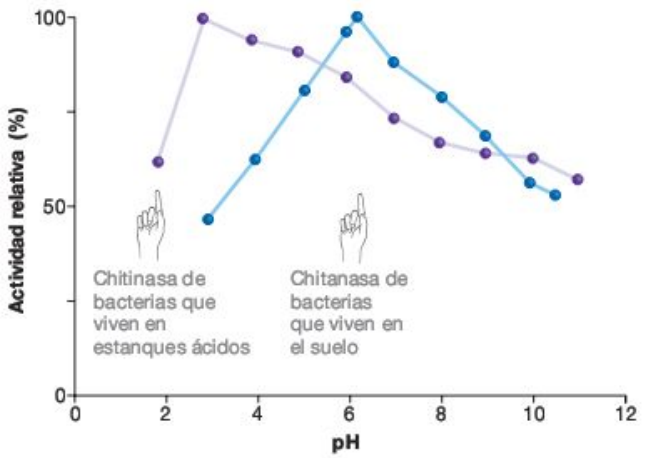


FIGURA 3.25 Las enzimas tienen una temperatura y un pH óptimos. Las enzimas son sensibles a los cambios de temperatura y pH. Además, las estructuras de las enzimas presentes en un organismo concreto permiten que ese organismo funcione bien a la **(a)** temperatura y **(b)** pH de su entorno.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La mayoría de las proteínas son enzimas que hacen que determinadas reacciones químicas sucedan rápidamente.
- Las enzimas catalizan las reacciones por medio de un mecanismo consistente en tres pasos:

  Paso 1: unión de los reactantes de una forma precisa al lugar activo.

  Paso 2: facilitar el estado de transición, reduciendo así la energía de activación necesaria para la reacción. Este paso implica a menudo un cambio de forma de la enzima, resultando un «encaje inducido» entre el lugar activo y el sustrato. A menudo se requieren cofactores enzimáticos en este paso.

  Paso 3: liberación de los productos, que no se unen estrechamente al lugar activo.
- La actividad enzimática está controlada mediante regulación alostérica o inhibición competitiva. Las distintas enzimas funcionan a diferentes velocidades, y las enzimas son sensibles a los cambios de temperatura y pH.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar los tres pasos de la catálisis enzimática.
2) Añadir dibujos y notas que muestren la influencia de la inhibición competitiva y la regulación alostérica en estos pasos.

¿Fue una proteína el primer ente vivo?

La teoría de la evolución química sostiene que la vida comenzó con una molécula capaz de copiarse a sí misma. Este ente autorreplicante aumentó en número y formó una pobla-

ción de individuos. Después, la población empezó a evolucionar mediante la selección natural.

Para que una molécula se copie a sí misma rápidamente, debe haber sido capaz de catalizar las reacciones necesarias para el proceso de copia. El análisis de este capítulo de la estructura y la función proteica introduce una pregunta clave: ¿fue una proteína la primera molécula autorreplicante de la Tierra?

Varias observaciones apuntan a que la respuesta a esta pregunta es afirmativa. Estudios experimentales han mostrado que los aminoácidos eran probablemente muy abundantes en el caldo prebiótico, y que podrían haberse polimerizado y formado pequeñas proteínas. Además, las proteínas son los catalizadores más eficientes conocidos, y una molécula autorreplicante tiene que actuar como un catalizador durante el ensamblaje y la polimerización de su copia. Estas observaciones apoyan la hipótesis de que la molécula autorreplicante fue un polipéptido. Ciertamente, varios laboratorios que trabajan en la actualidad para crear vida se han centrado en sintetizar una proteína autorreplicante.

Sin embargo, hasta ahora no han tenido éxito los intentos de simular el origen de la vida con proteínas. La mayoría de los investigadores del origen de la vida es cada vez más escéptica acerca de la hipótesis de que la vida empezó con una proteína. Su razonamiento es que, para hacer una copia de algo, se necesita un molde o una plantilla. Las proteínas no pueden llevar esta información. Los ácidos nucleicos, por el contrario, sí pueden. Cómo lo hacen es el objeto del Capítulo 4.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las proteínas están compuestas de aminoácidos. Los aminoácidos tienen distintas estructuras y funciones porque la composición de sus cadenas laterales es diferente.
Una vez formados los monómeros, como los aminoácidos, el siguiente paso crucial de la evolución química es la polimerización para formar macromoléculas. Los investigadores han observado formación de polipéptidos con la polimerización de aminoácidos en partículas de barro. En las proteínas, los aminoácidos están unidos mediante un enlace peptídico entre el grupo carboxilo de un aminoácido y el grupo amino de otro aminoácido.

Deberías ser capaz de dibujar un aminoácido genérico y un enlace peptídico. Deberías también ser capaz de explicar por qué algunos grupos R de aminoácidos son solubles en agua y otros no, y por qué algunos grupos R son reactivos y otros no.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Condensation and Hydrolysis Reactions

Las proteínas tienen una estructura muy variable. La estructura proteica se puede analizar en cuatro niveles que componen una jerarquía. Éstos son la secuencia de aminoácidos, las subestructuras llamadas hélices α y láminas plegadas β, las interacciones entre aminoácidos que determinan la forma global de la proteína, y las combinaciones de proteínas individuales que componen grandes moléculas de varias unidades.
La estructura primaria de una proteína, o secuencia de aminoácidos, es la responsable de la mayoría de sus propiedades químicas. Las interacciones entre los grupos carboxilo y amino del mismo esqueleto peptídico forman las estructuras secundarias, estabilizadas principalmente por enlaces de hidrógeno. Las interacciones entre los grupos R de un mismo polipéptido y entre los grupos R y el esqueleto peptídico permiten que la proteína se pliegue de una forma característica. Una proteína completa frecuentemente consiste en varios polipéptidos diferentes, unidos entre sí.

Deberías ser capaz de dibujar un mapa conceptual (véanse Bio-Habilidades 6) que relacione los cuatro niveles de la estructura proteica entre sí y con la función de las proteínas como catalizadores. Deberías ser capaz de describir cómo las variaciones en cada uno de los cuatro niveles de estructura proteica pueden afectar a la función de una proteína.

Las proteínas tienen muchas funciones. En las células, la mayoría de las proteínas son enzimas que actúan como catalizadores. Las reacciones químicas son mucho más rápidas cuando están catalizadas por enzimas. Durante la catálisis enzimática, los reactantes se unen al lugar activo de una enzima de tal manera que permite que la reacción sea eficiente.
En los organismos, las proteínas participan en la defensa, el movimiento, los mensajes, el soporte estructural y el transporte de materiales. Además, son indudablemente el grupo más diverso y eficiente de catalizadores conocido. Un catalizador acelera las reacciones disminuyendo la energía de activación necesaria, incluso aunque el catalizador en sí mismo permanezca inalterado por la reacción. Las enzimas son catalizadores proteicos que disminuyen la energía de activación estabilizando el estado de transición de la reacción.

Las reacciones catalizadas por enzimas suceden en un sitio llamado «lugar activo» de la enzima. El lugar activo de cada tipo de enzima tiene unas propiedades químicas específicas y un tamaño y forma distintivos. Como grupo, las enzimas pueden catalizar muchos tipos de reacciones porque las estructuras químicas y físicas de sus lugares activos son muy diversas. Esta diversidad se debe a la variedad de los aminoácidos y a los cuatro niveles de la estructura proteica.

Muchas enzimas solo funcionan con la ayuda de cofactores. Además, prácticamente toda la actividad enzimática celular está regulada por moléculas que se unen al lugar activo o a otros sitios de la proteína de tal modo que provocan un cambio de forma o tamaño del lugar activo. La velocidad de la reacción enzimática depende de la concentración del sustrato, la afinidad por el sustrato, el pH y la temperatura.

Deberías ser capaz de dibujar un diagrama de energía para una reacción química con y sin catalizador, y relacionar el cambio de la energía de activación con lo que sucede en el lugar activo de una enzima.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Activation Energy and Enzymes

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué dos grupos funcionales están presentes en todos los aminoácidos?
   a. Carbonilo y carboxilo.
   b. Amino y carbonilo.
   c. Amino e hidroxilo.
   d. Amino y carboxilo.
2. En las proteínas celulares hay 21 aminoácidos distintos. ¿Qué diferencia a estas moléculas?
   a. La situación del grupo carboxilo.
   b. La situación del grupo amino.
   c. La composición de sus cadenas laterales, o grupos R.
   d. Su capacidad para formar enlaces peptídicos.
3. ¿Qué determina la estructura primaria de un polipéptido?
   a. Su secuencia de aminoácidos.
   b. Los enlaces de hidrógeno que se forman entre los grupos carboxilo y amino de distintos residuos.
   c. Los enlaces de hidrógeno y otras interacciones entre cadenas laterales.
   d. El número, la naturaleza y la disposición de los polipéptidos que componen una proteína.
4. En un polipéptido, ¿cuál es el responsable principal de la estructura secundaria llamada hélice α?
   a. La secuencia de aminoácidos.
   b. Los enlaces de hidrógeno que se forman entre los grupos carboxilo y amino de distintos residuos.
   c. Los enlaces de hidrógeno y otras interacciones entre cadenas laterales.
   d. El número, la naturaleza y la disposición de los polipéptidos que componen una proteína.
5. ¿Qué es el estado de transición?
   a. El complejo formado cuando se rompen y rehacen enlaces covalentes durante una reacción.
   b. El lugar donde se une una molécula de regulación alostérica a una enzima.
   c. La interacción entre reactantes con alta energía cinética, debida a la temperatura alta.
   d. La forma adoptada por una enzima que tiene una molécula inhibidora unida a su lugar activo.
6. Por convención, los biólogos escriben la secuencia de aminoácidos de un polipéptido en la dirección…
   a. De carboxi- a amino-terminal.
   b. De amino- a carboxi-terminal.
   c. De residuos polares a residuos no polares.
   d. De residuos cargados a residuos sin carga.

Respuestas: 1. d; 2. c; 3. a; 4. b; 5. a; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica el modelo de llave y cerradura de la actividad enzimática. Asegúrate de describir el papel que desempeña el lugar activo de una enzima.
2. Isoleucina, valina, leucina, fenilalanina y metionina son aminoácidos con cadenas laterales muy hidrófobas. Imagina que la sección de una proteína contiene una larga serie de estos residuos hidrófobos. ¿Cómo crees que se comportaría esta parte de la proteína cuando la molécula estuviera en una solución acuosa?
3. Compara y contrasta la inhibición competitiva y la regulación alostérica.
4. ¿Necesitan energía las reacciones de polimerización o suceden espontáneamente? ¿Por qué o por qué no?
5. Un mensaje clave de este capítulo es que la estructura de las moléculas se relaciona con su función. Utiliza este punto para explicar por qué las proteínas pueden realizar tantas funciones en los organismos y por qué son, como grupo, unos catalizadores tan eficaces.
6. Explica por qué la temperatura y el pH afectan a la función enzimática.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

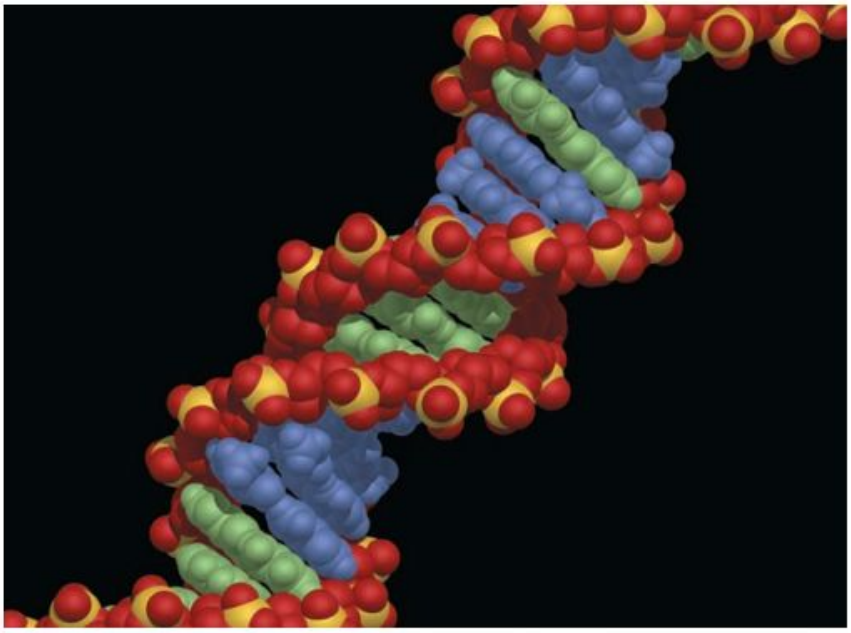
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Los investigadores están buscando vida en otros planetas. ¿Es razonable esperar que pudieran existir formas de vida basadas en las proteínas en ambientes extraterrestres muy calientes o muy ácidos? ¿Por qué sí o por qué no?
2. Recientemente, los investigadores pudieron medir el movimiento de un aminoácido en una enzima cuando se estaban produciendo reacciones en el lugar activo. El aminoácido que se movía estaba situado en el lugar activo, y la velocidad del movimiento se relacionaba estrechamente con la velocidad a la que tenía lugar la reacción. Comenta el significado de estos hallazgos, utilizando la información de las Figuras 3.20 y 3.22.
3. Los investigadores pueden analizar la estructura atómica de las enzimas durante la catálisis. En un estudio reciente, los investigadores descubrieron que el estado de transición incluía la formación de un radical libre, y que una coenzima unida al lugar activo donaba un electrón para ayudar a estabilizar el radical libre. ¿Cómo se modificaría la velocidad de reacción y la estabilidad del estado de transición si no hubiera coenzima?
4. En un experimento reciente, los investigadores descubrieron que si tomaban una mezcla de dos isómeros ópticos de un monómero y ponían una capa delgada de esa mezcla en agua, se formaba una estructura cristalina. En el cristal solo encontraron uno de los isómeros ópticos, no ambos. Los investigadores señalaron que podría ocurrir un fenómeno similar si ambos isómeros ópticos del monómero formaran una delgada capa sobre una partícula mineral de arcilla. ¿Cómo podría relacionarse esta observación con el hecho de que las proteínas celulares solo contienen un isómero de cada aminoácido?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Los ácidos nucleicos y el mundo del RNA

4



Modelo volumétrico del ácido desoxirribonucleico, o DNA. El DNA funciona como un depósito de información. Sin embargo, el ácido nucleico llamado ácido ribonucleico, o RNA, fue probablemente el responsable del origen de la vida.

- Los nucleótidos son monómeros compuestos por un azúcar, un grupo fosfato y una base nitrogenada. Los ribonucleótidos se polimerizan para formar el RNA. Los desoxirribonucleótidos se polimerizan para formar el DNA.
- La estructura primaria del DNA consiste en una secuencia de bases nitrogenadas que contienen información en forma de un código molecular. La estructura secundaria del DNA consiste en dos hebras de DNA de direcciones opuestas. Las hebras se mantienen unidas mediante el emparejamiento de bases complementarias, y están retorcidas formando una doble hélice.
- La estructura primaria del RNA también consiste en una secuencia de bases nitrogenadas que contienen información en forma de un código molecular. Su estructura secundaria incluye dobles hélices cortas y unas estructuras llamadas horquillas. Las moléculas de RNA denominadas ribozimas catalizan importantes reacciones químicas.

El Capítulo 3 comenzaba con las pruebas experimentales de que la evolución química produjo los monómeros llamados aminoácidos y sus polímeros, llamados proteínas. Pero el capítulo terminaba afirmando que, aunque las proteínas sean las moléculas obreras de las células actuales, pocos investigadores siguen apoyando la hipótesis de que la vida comenzó como una molécula proteica. Por el contrario, la gran mayoría de biólogos piensa en la actualidad que la vida empezó como un polímero llamado ácido nucleico y, en concreto, una molécula de ácido ribonucleico (RNA). Esta propuesta se denomina hipótesis del mundo de RNA. Pero, ¿qué es un ácido nucleico? ¿Cómo podría haber producido la evolución química estos tipos de moléculas? ¿Qué hacen los ácidos nucleicos RNA y DNA (ácido desoxirribonucleico) en las células actuales, y por qué no es plausible plantear que la vida empezó con el DNA? Antes de intentar contestar a estas preguntas, consideremos una cuestión aún más básica: ¿cómo se podría saber cuándo se convirtió en vida una molécula? Dicho de otro modo, ¿qué *es* la vida?

Como muchas preguntas sencillas, el asunto de qué define a la vida no tiene una respuesta fácil. Aunque no hay una definición precisa de qué es lo que constituye la vida, la mayoría de los biólogos señala dos atributos para diferenciar la vida de la no vida. El primero es la **reproducción,** la capacidad de algo de hacer una copia de sí mismo. (En los organismos con reproducción asexual, la copia es exacta. En el caso de organismos con reproducción sexual, la copia no es exacta. Por el contrario, se combinan rasgos de los individuos macho y hembra para producir la descendencia.) En resumen, este capítulo trata de la primera molécula que pudo copiarse a sí misma.

No obstante, para que algo esté vivo la mayoría de los biólogos insiste en que tenga un segundo atributo llamado **metabolismo,** que es la capacidad de adquirir moléculas específicas y utilizarlas en reacciones químicas controladas que mantengan las condiciones apropiadas para la vida y contribuyan a su crecimiento. En los organismos actuales, las reacciones químicas están controladas con precisión porque las enzimas y los reactantes están contenidos dentro de una célula gracias a la membrana plasmática. Para muchos biólogos, entonces, la presencia de una membrana plasmática también es necesaria para la vida.

Según la teoría de la evolución química, estos dos atributos de la vida no surgieron simultáneamente. Por el contrario, la teoría predice que la evolución química provocó primero la existencia de una molécula que podía copiarse a sí misma. Algunos investigadores plantean que esta molécula autorreplicante también tenía metabolismo, ya que tenía que ser capaz de catalizar las reacciones de polimerización que la permitieran copiarse. Después, sostiene la teoría, un descendiente de esta molécula quedó rodeado por una membrana. Este acontecimiento creó la primera célula. La formación de la célula permitió que los reactantes quedaran encerrados. Como resultado, posibilitó un control preciso de las reacciones.

La idea clave es que la vida empezó con la replicación y después se hizo celular. Para distinguir entre un autorreplicante desnudo (sin membrana) de las formas posteriores, celulares, de la «verdadera» vida, este capítulo considera al autorreplicante como la primera entidad viviente o la primera forma de vida, pero *no* el primer organismo. El término **organismo** se reserva para la vida basada en células. Esta distinción no es trivial. Las moléculas autorreplicantes desnudas existieron indudablemente al principio de la historia de la Tierra, y los investigadores crearán una en el laboratorio, casi con total certeza, en un futuro no muy lejano. Pero es mucho menos probable que los biólogos sean capaces de crear vida celular en el futuro predecible. ¿Serán capaces los seres humanos de crear vida en un tubo de ensayo? La respuesta depende, en parte, de cómo se defina la vida.

Para entender cómo empezó la vida, es útil detenerse en la química subyacente a la Biología. Comenzaremos con un análisis de los ácidos nucleicos, como monómeros, y terminaremos con los esfuerzos investigadores actuales para crear una molécula autorreplicante.

4.1 ¿Qué es un ácido nucleico?

Los ácidos nucleicos son polímeros, igual que las proteínas. Pero en vez de estar compuestos por monómeros llamados aminoácidos, los **ácidos nucleicos** están compuestos por monómeros denominados **nucleótidos.** La **Figura 4.1a** muestra los tres componentes de un nucleótido: (1) un grupo fosfato; (2) un azúcar y (3) una base nitrogenada (que contiene nitrógeno). El fosfato está unido a la molécula del azúcar que, a su

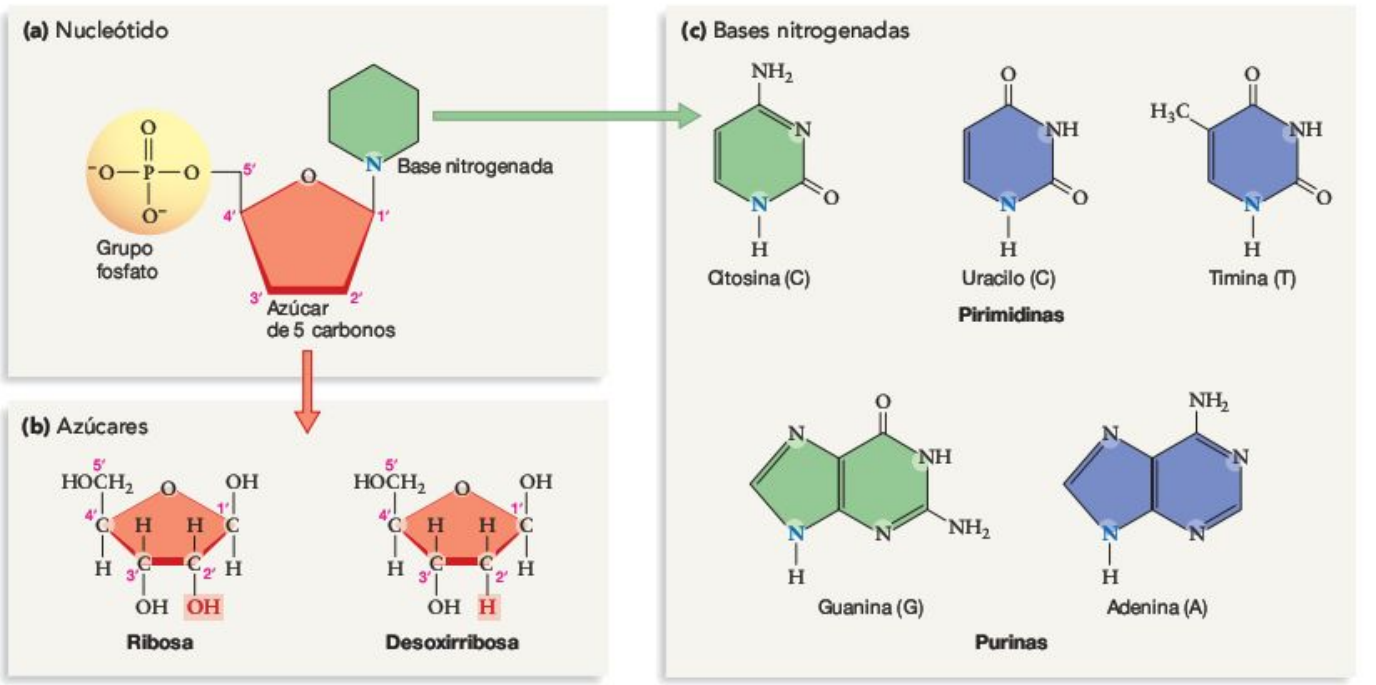


FIGURA 4.1 Estructura general de un nucleótido. (a) Relación entre el grupo fosfato, el azúcar y la base nitrogenada de un nucleótido. Los números indican la posición de cada carbono en el anillo del azúcar. La base nitrogenada se une al carbono número 1 del anillo, mientras que el fosfato está unido al carbono número 5. El enlace entre el grupo fosfato y el azúcar se llama unión 5′. Aunque se unen átomos de hidrógeno a los átomos de carbono del anillo (véase la parte b), los biólogos, por claridad, habitualmente los omiten en las representaciones. **(b)** La ribosa y la desoxirribosa son azúcares similares presentes en los nucleótidos. **(c)** Las purinas y las pirimidinas son las bases nitrogenadas. Un enlace C–N las une al azúcar del nucleótido. Este enlace se forma en el átomo de nitrógeno que está resaltado en cada base. Las purinas son bastante más grandes que las pirimidinas.

vez, está unida a la base nitrogenada. Un **azúcar** es un compuesto orgánico con un grupo carbonilo (>C=O) y varios grupos hidroxilo (OH). Observa que el símbolo de «prima» (') de la Figura 4.1 indica que el carbono en cuestión pertenece al azúcar y no a la base nitrogenada unida a él.

Aunque en las células vivas hay una gran cantidad de nucleótidos, los investigadores del origen de la vida se centran en dos tipos: **ribonucleótidos** y **desoxirribonucleótidos.** En los ribonucleótidos, el azúcar es la ribosa; en los desoxirribonucleótidos, la desoxirribosa. Como muestra la **Figura 4.1b,** estos dos azúcares se diferencian en un único átomo. La ribosa tiene un grupo –OH unido al segundo carbono del anillo. La desoxirribosa tiene un H en el mismo lugar. Observa que *desoxi* significa «sin oxígeno».

Las células actuales tienen cuatro ribonucleótidos distintos, y cada uno contiene una base nitrogenada diferente. Estas bases, mostradas en la **Figura 4.1c,** pertenecen a los grupos estructurales llamados **purinas** y **pirimidinas.** Los ribonucleótidos incluyen las purinas adenina (A) y guanina (G), y las pirimidinas, citosina (C) y uracilo (U).

Del mismo modo, en las células actuales se encuentran cuatro desoxirribonucleótidos distintos, que se diferencian en la estructura de sus bases nitrogenadas. Al igual que los ribonucleótidos, los desoxirribonucleótidos incluyen adenina, guanina y citosina. Sin embargo, en vez del uracilo, en los desoxirribonucleótidos está presente otra pirimidina estrechamente relacionada, llamada timina (T) (**Figura 4.1c**). Deberías ser capaz de dibujar un ribonucleótido y un desoxirribonucleótido, utilizando un círculo para el grupo fosfato, un pentágono para representar el azúcar, y un hexágono para la base nitrogenada. Marca los carbonos 2', 3' y 5' del azúcar, y añade los átomos unidos al carbono 2'.

¿Podría la evolución química conducir a la producción de nucleótidos?

De acuerdo con los datos presentados en el Capítulo 2, la mayoría de los investigadores afirma que los aminoácidos eran muy abundantes al inicio de la historia de la Tierra. Hasta ahora, sin embargo, nadie ha observado la formación de un nucleótido mediante evolución química. El problema radica en los mecanismos para sintetizar el azúcar y la base nitrogenada de estas moléculas. Consideremos estos asuntos de uno en uno.

Las simulaciones en el laboratorio han demostrado que se pueden sintetizar fácilmente muchos azúcares en las condiciones que simulan el caldo prebiótico. En concreto, cuando las moléculas de formaldehído (H_2CO) se calientan en una solución, reaccionan entre sí para formar casi todos los azúcares que tienen cinco o seis carbonos (éstos se llaman pentosas y hexosas, respectivamente). Irónicamente, la facilidad para formar estos azúcares plantea un problema. En modernos experimentos, las distintas pentosas y hexosas se producen en cantidades aproximadamente iguales, pero parece lógico predecir que la ribosa habría tenido que ser especialmente abundante para que se formara RNA o DNA en el caldo prebiótico. Sigue siendo un misterio cómo la ribosa llegó a ser el azúcar dominante en la evolución química. Los investigadores del origen de la vida llaman a este asunto «el problema de la ribosa».

El origen de las pirimidinas es igualmente problemático. En pocas palabras, los investigadores del origen de la vida todavía tienen que descubrir un mecanismo plausible para la síntesis de las moléculas de citosina, uracilo y timina antes del origen de la vida. Las purinas, por el contrario, se sintetizan fácilmente por reacciones entre las moléculas de cianuro de hidrógeno (HCN). Por ejemplo, se ha encontrado adenina y guanina en las soluciones recuperadas tras los experimentos con descargas eléctricas.

El problema de la ribosa y las cuestiones acerca del origen de las bases pirimidínicas son dos de los retos más importantes para la teoría de la evolución química. La investigación sobre qué cantidades de ribosa podrían haberse formado en el caldo prebiótico, al igual que de pirimidinas, continúa. Pero, una vez formadas, ¿cómo se polimerizan los ácidos nucleicos para formar RNA y DNA? Esta pregunta sí tiene respuesta.

¿Cómo se polimerizan los nucleótidos para formar ácidos nucleicos?

Los ácidos nucleicos se forman al polimerizarse los nucleótidos. Como muestra la **Figura 4.2,** la reacción de polimerización supone la formación de un enlace entre los grupos fosfatos de un nucleótido y el grupo hidroxilo del azúcar de otro nucleótido. El resultado de esta reacción de condensación se llama **unión fosfodiéster,** o enlace fosfodiéster. En la Figura 4.2, un enlace fosfodiéster une el carbono 5' de un nucleótido al carbono 3' de la ribosa del otro. Cuando los nucleótidos implicados contienen el azúcar ribosa, el polímero producido se llama **ácido ribonucleico** o, simplemente, **RNA.** Si los nucleótidos contienen el azúcar desoxirribosa, el polímero resultante es el **ácido desoxirribonucleico** o **DNA.**

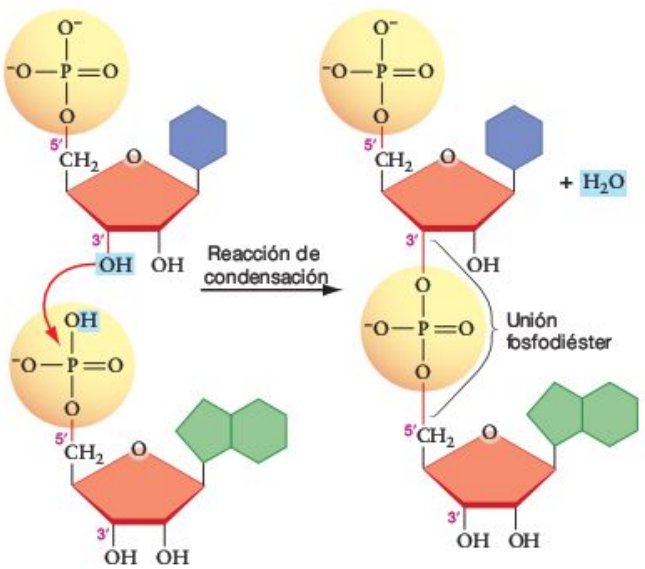


FIGURA 4.2 Los nucleótidos se polimerizan mediante uniones fosfodiéster. Los nucleótidos pueden polimerizarse mediante reacciones de condensación. El enlace resultante, entre el carbono 3' de un ribonucleótido y el carbono 5' de otro ribonucleótido, se llama unión fosfodiéster.

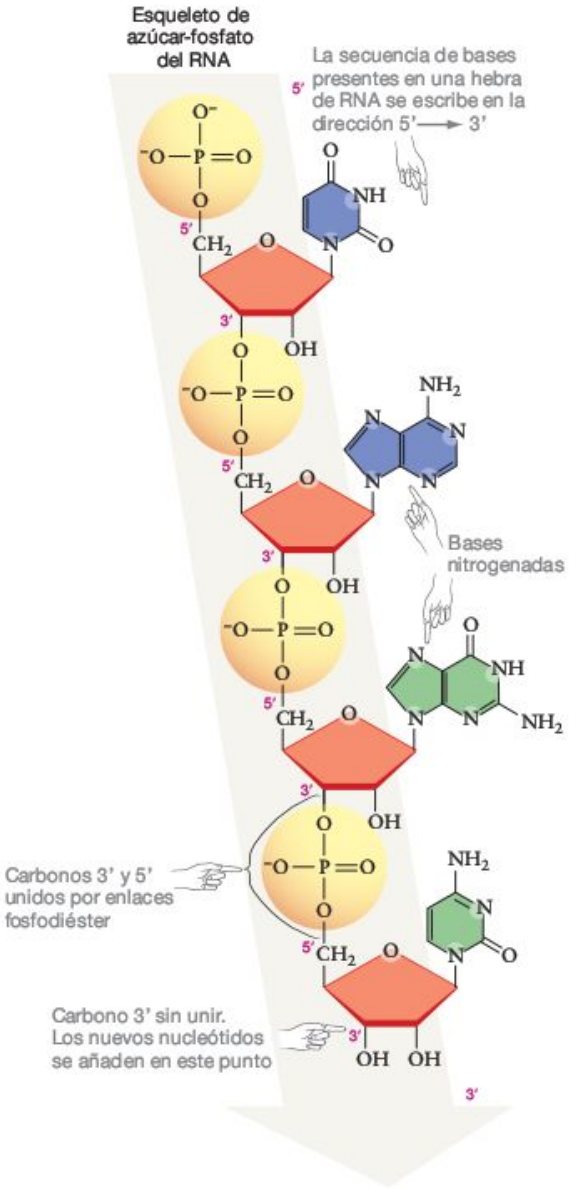


FIGURA 4.3 El RNA tiene un esqueleto de azúcar-fosfato.

EJERCICIO Identifica las cuatro bases de esta hebra de RNA, utilizando la Figura 4.1c como guía. A continuación, escribe la secuencia de bases, empezando por el extremo 5'.

La **Figura 4.3** muestra cómo la cadena de enlaces fosfodiéster de un ácido nucleico funciona como un esqueleto, análogo al esqueleto unido por enlaces peptídicos de las proteínas. La columna azúcar-fosfato de un ácido nucleico es direccional, igual que el esqueleto peptídico de un polipéptido. En una hebra de RNA o DNA, un extremo tiene un carbono 5' libre y el otro extremo un carbono 3' libre, lo que significa que el carbono no está unido a otro nucleótido. Por convención, la secuencia de bases de una hebra de RNA o DNA siempre se escribe en la dirección 5'→3'. (Este sistema es lógico porque en las células, el RNA y el DNA siempre se sintetizan en esta dirección. Las bases se añaden en el extremo 3' de la molécula creciente.) La secuencia de bases nitrogenadas forma la estructura primaria de la molécula, análoga a la secuencia de aminoácidos de un polipéptido. Cuando los biólogos escriben la secuencia primaria de una sección de DNA, simplemente señalan la secuencia de nucleótidos utilizando sus abreviaturas de una sola letra. Por ejemplo, una secuencia de seis bases de DNA podría ser ATTAGC.

En las células, las reacciones de polimerización que forman los nucleótidos están catalizadas por enzimas. Al igual que otras reacciones de polimerización, el proceso es endergónico. La polimerización tiene lugar en las células porque primero aumenta la energía libre de los monómeros nucleótidos mediante reacciones que añaden dos grupos fosfato a los ribonucleótidos o desoxirribonucleótidos, creando nucleótidos trifosfato (**Figura 4.4**). De las moléculas que poseen grupos fosfato unidos de esta forma se dice que están **fosforiladas.** Este es un punto clave que se repite a lo largo de todo este libro: la adición de uno o más grupos fosfato aumenta la energía potencial de las moléculas del sustrato lo suficiente como para hacer posible una reacción endergónica (en el Capítulo 9 se explica cómo sucede esto). En el caso de la polimerización de ácidos nucleicos, los investigadores se refieren a los nucleótidos fosforilados como «activados».

Durante la evolución química, los nucleótidos activados probablemente se polimerizaron en las superficies de partículas minerales del tamaño de la arcilla (de grano muy fino). En una serie de experimentos análogos a los descritos en el Capítulo 3 para la síntesis de proteínas, los investigadores han producido moléculas de RNA incubando ribonucleótidos activados con minúsculas partículas minerales. La hipótesis era que la polimerización podría ocurrir sin una enzima si los ribonu-

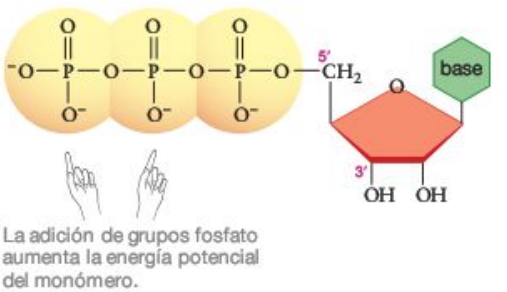


FIGURA 4.4 Los monómeros activados provocan reacciones de polimerización endergónicas. Las reacciones de polimerización de los ribonucleótidos son endergónicas. Pero las reacciones de polimerización con ribonucleótidos trifosfato son exergónicas.

EJERCICIO La reacción mostrada en la Figura 4.2 no sucede realmente: solo los nucleótidos trifosfato como el aquí mostrado pueden formar enlaces fosfodiéster con otros nucleótidos o con los ácidos nucleicos. Añade dos grupos fosfato al nucleótido de la Figura 4.2 para que la reacción sea realista. En el lado derecho de la reacción, los productos deberían incluir los dos grupos fosfato.

cleótidos y las hebras crecientes de RNA se adherían a las partículas de arcilla. En un experimento, los investigadores aislaron las partículas de arcilla tras un día de incubación, y después añadieron un conjunto nuevo de nucleótidos activados. Repitieron esta secuencia de reacción-aislamiento-reacción durante un total de 14 días, o 14 adiciones de nuevos ribonucleótidos. Al final de las dos semanas que duró el experimento, analizaron las partículas minerales mediante técnicas llamadas **electroforesis en gel** y **autorradiografía** (véase **BioHabilidades 7** al final de este libro), y encontraron moléculas de RNA de hasta 40 nucleótidos. Basándose en estos resultados, hay un gran consenso respecto a que, si pudieron formarse ribonucleótidos y desoxirribonucleótidos durante la evolución química, serían capaces de polimerizarse y formar RNA y DNA. Ahora bien, ¿cómo serían esos nucleótidos?, ¿qué podrían hacer?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los nucleótidos son monómeros compuestos por un azúcar, un grupo fosfato y una base nitrogenada.
- Los nucleótidos se polimerizan para formar ácidos nucleicos mediante la formación de enlaces fosfodiéster entre el carbono 3′ de un nucleótido y el carbono 5′ de otro.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un diagrama simple del enlace fosfodiéster entre dos nucleótidos.
2) Indicar la polaridad 5′-3′.
3) Marcar el esqueleto de azúcar-fosfato.
4) Señalar dónde se añadiría el siguiente nucleótido a la cadena.

4.2 Estructura y función del DNA

Los ácidos nucleicos tienen una estructura primaria algo parecida a la de las proteínas. Las proteínas tienen un esqueleto unido por enlaces peptídicos con una serie de grupos R que salen de él; las moléculas de DNA y RNA tienen un esqueleto de azúcar-fosfato, creado por enlaces fosfodiéster, y una secuencia de cuatro bases nitrogenadas que salen de él. Recuerda que las estructuras primarias del DNA y el RNA se diferencian en dos aspectos fundamentales: el azúcar del DNA es la desoxirribosa en vez de la ribosa del RNA, y el RNA contiene la base nitrogenada uracilo en vez de la timina del DNA.

El DNA y el RNA también tienen estructura secundaria, análoga a la estructura secundaria de las proteínas. Pero las estructuras secundarias que se forman en el DNA y el RNA son diferentes y distintas de las observadas en las proteínas. Las distintas estructuras secundarias, junto con las diferencias en la estructura primaria, determinan por qué el DNA y el RNA tienen distintas funciones en los organismos. Analicemos primero la estructura secundaria y la función del DNA, para después sumergirnos en la estructura secundaria y la función del RNA.

¿Cómo es la estructura secundaria del DNA?

La solución a la estructura secundaria del DNA, publicada en 1953, es uno de los mayores hitos científicos del siglo XX. James Watson y Francis Crick presentaron un modelo de la estructura secundaria del DNA en un artículo de una sola página publicado en *Nature*. En ese momento, Watson era un estudiante de postdoctorado de 25 años, y Crick, un licenciado de 37 años.

El hallazgo de Watson y Crick fue una hipótesis basada en una serie de resultados de otros laboratorios. Estaban intentando proponer una estructura secundaria que pudiera explicar varias observaciones importantes acerca del DNA celular:

- Los químicos habían descubierto la secuencia de nucleótidos y sabían que el DNA se polimerizaba mediante la formación de enlaces fosfodiéster. Así pues, Watson y Crick sabían que la molécula tenía un esqueleto de azúcar-fosfato.
- Mediante el análisis de las bases nitrogenadas en muestras de DNA de distintos organismos, Erwin Chargaff había establecido dos reglas empíricas: (1) el número total de purinas y pirimidinas en al DNA es el mismo; y (2) el número de T es igual al de A en el DNA, y los números de C y de G son iguales.
- Bombardeando el DNA con rayos X y analizando cómo diseminaba la radiación, Rosalind Franklin y Maurice Wilkins habían calculado las distancias entre grupos de átomos en la molécula (véase una introducción a esta técnica, llamada **cristalografía por rayos X,** en **BioHabilidades 8**). Los patrones de diseminación mostraron que tres distancias se repetían muchas veces: 0,34 nanómetros (nm), 2,0 nm y 3,4 nm. Como las medidas se repetían, los investigadores dedujeron que las moléculas de DNA tenían una estructura regular y repetitiva. El patrón de diseminación de los rayos X sugería que la molécula era una hélice o una espiral.

Según estos trabajos, conocer la estructura del DNA suponía conocer la estructura de la hélice implicada. ¿Qué tipo de hélice tendría un esqueleto de azúcar-fosfato y explicaría las reglas de Chargaff y las mediciones de Franklin-Wilkins?

Para responder a esta pregunta, Watson y Crick empezaron analizando el tamaño y la geometría de la desoxirribosa, los grupos fosfato y las bases nitrogenadas. Los ángulos de giro y las mediciones indicaban que la distancia de 2,0 nm representaba la anchura de la hélice y que 0,34 nm probablemente era la distancia entre las bases apiladas en una espiral. Después tuvieron que aplicar las reglas de Chargaff y la distancia de 3,4 nm, que parecía ser exactamente 10 veces la distancia entre un par de bases.

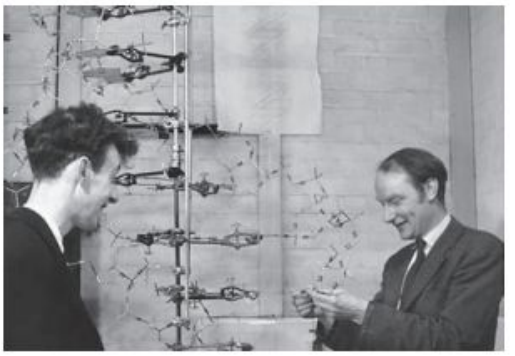


FIGURA 4.4 Construcción de un modelo físico de la estructura del DNA. Watson (izquierda) y Crick (derecha) representaron la disposición de los cuatro desoxirribonucleótidos en una doble hélice, utilizando alambres con geometrías y longitudes precisas.

Para resolver este problema, Watson y Crick construyeron una serie de modelos físicos como el de la fotografía de la **Figura 4.5.** Construir esos modelos les permitió manejar distintos tipos de configuraciones helicoidales. Tras muchos pasos en falso, se les ocurrió una idea que parecía prometedora. Dispusieron una hebra de DNA al lado de otra, en direcciones opuestas, lo que significa que una hebra iba en la dirección 5' → 3' mientras que la otra estaba orientada 3' → 5'. A las hebras con esta dirección se las llama «antiparalelas». Watson y Crick descubrieron que, si las hebras antiparalelas se enrollaban para formar una doble hélice, los esqueletos de azúcar-fosfato enrollados quedaban en el exterior de la espiral, y las bases nitrogenadas, en el interior. Pero para que las bases de cada elemento cupieran en el interior de la estructura de 2,0 nm de ancho, tenían que formar parejas de purina-pirimidina (**Figura 4.6a**). Con esta idea vino una revelación fundamental: dentro de la doble hélice, las bases se alineaban de tal manera que permitían la formación de enlaces de hidrógeno entre ciertas purinas y pirimidinas. En concreto, la adenina podía formar enlaces de hidrógeno con la timina, y la guanina podía formar enlaces de hidrógeno con la citosina (**Figura 4.6b**). Por esta especificidad, a las bases A-T y G-C se las llamó complementarias. Cuando se emparejan A y T se forman dos enlaces de hidrógeno, pero se forman tres enlaces de hidrógeno al emparejarse G y C. Como resultado, la interacción G-C es ligeramente más fuerte que el enlace A-T.

Watson y Crick habían descubierto el fenómeno conocido como **emparejamiento de bases complementarias.** De hecho, el término «**emparejamiento de Watson y Crick**» se usa actualmente como sinónimo de emparejamiento de bases complementarias.

La **Figura 4.7** muestra cómo se forman las hebras antiparalelas de DNA cuando las bases complementarias se alinean y forman enlaces de hidrógenos. Cuando estudies la figura, observa que el DNA está representado como una escalera de mano cuyos extremos se han enrollado en direcciones opuestas. El esqueleto de azúcar-fosfato forma los soportes verticales de la escalera; los pares de bases representan los peldaños. El enrollamiento tiene lugar porque hace que las bases nitrogenadas se alineen de tal manera que permitan la formación de enlaces de hidrógeno entre ellas. Las bases nitrogenadas del centro de la hélice de DNA también se apilan ligeramente una encima de otra. Este empaquetado compacto posibilita la formación de interacciones hidrófobas entre las bases. Globalmente, la molécula es hidrosoluble, no obstante, porque los esqueletos de azúcar-fosfato del exterior de la molécula están cargados negativamente y, por tanto, son hidrófilos.

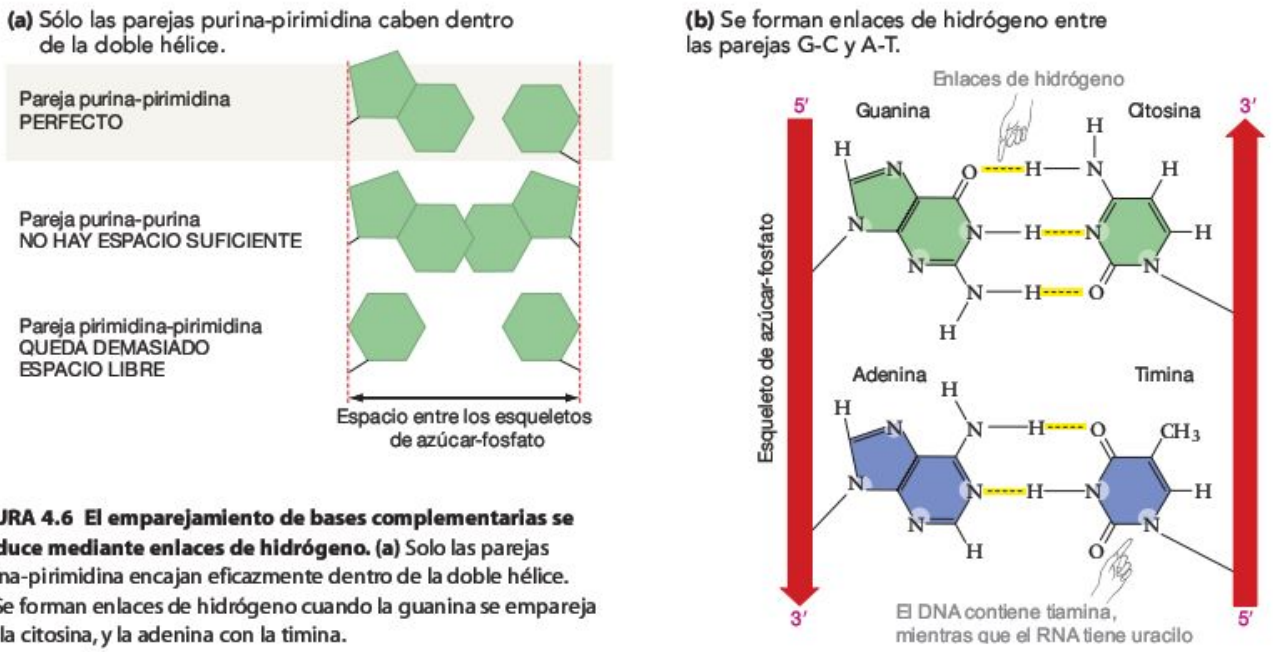


FIGURA 4.6 El emparejamiento de bases complementarias se produce mediante enlaces de hidrógeno. (a) Solo las parejas purina-pirimidina encajan eficazmente dentro de la doble hélice. **(b)** Se forman enlaces de hidrógeno cuando la guanina se empareja con la citosina, y la adenina con la timina.

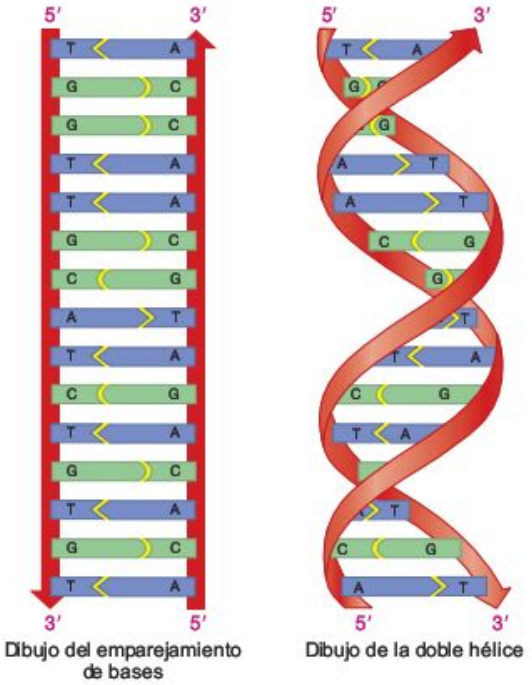


FIGURA 4.7 La estructura secundaria del DNA es una doble hélice. El emparejamiento de bases complementarias es el responsable de enrollar el DNA en una doble hélice.

También es importante destacar que el exterior de la molécula helicoidal de DNA forma dos tipos de surcos y que los tipos tienen distinto tamaño. El más grande de los dos se conoce como surco mayor, y el pequeño se llama surco menor. La **Figura 4.8** destaca esos surcos y muestra cómo la estructura secundaria del DNA explica las medidas que observaron Franklin y Wilkins (véase el **Cuadro 4.1**).

Desde que se publicó el modelo de la doble hélice, las pruebas experimentales han demostrado que la hipótesis es correcta en prácticamente todos los detalles. La estructura secundaria del DNA consiste en dos hebras antiparalelas enrolladas en una **doble hélice.** La molécula se estabiliza mediante interacciones hidrófobas entre las bases de su interior y enlaces de hidrógeno entre los pares de bases complementarias A-T y G-C. Si entiendes la estructura secundaria del DNA, deberías ser capaz de explicar por qué existen los surcos mayor y menor, y por qué las hebras son antiparalelas y no paralelas. Ahora, la pregunta es: ¿cómo afecta esta estructura secundaria a la función de la molécula?

El DNA es una molécula que contiene información

El modelo de Watson y Crick causó sensación porque reveló cómo el DNA podía almacenar y transmitir información biológica. En la literatura, la información consiste en letras en una página. En la música, la información está compuesta por

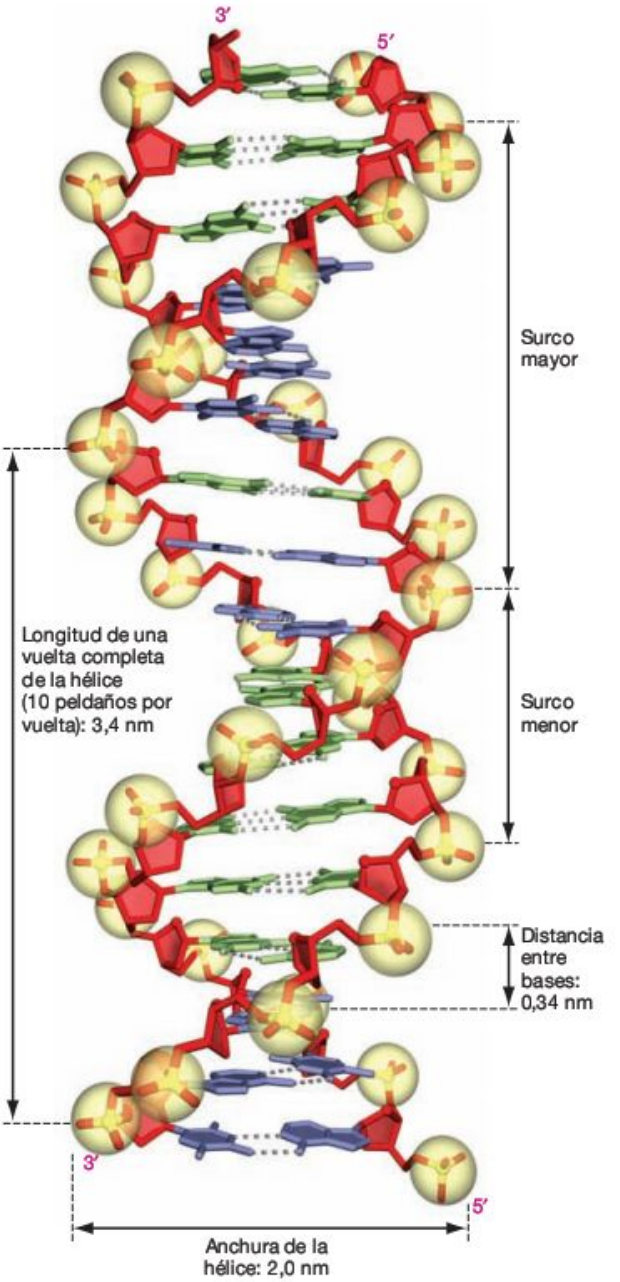


FIGURA 4.8 Dimensiones de la estructura secundaria del DNA. La hipótesis de la doble hélice explica las medidas deducidas del análisis de moléculas de DNA mediante rayos X.

PREGUNTA ¿Qué representan los pentágonos rojos y las bolitas amarillas? ¿Y las líneas de puntos verdes y morados?

las notas de una escala. Pero en las células, la información consiste en monómeros de un ácido nucleico. Las cuatro bases nitrogenadas funcionan como las letras del alfabeto. Una secuencia concreta de bases es como la secuencia de letras en una palabra: tiene significado. En todas las células estudiadas hasta ahora, desde minúsculas bacterias hasta gigantescas secuoyas, el DNA lleva la información necesaria para el crecimiento y la reproducción del organismo. Los capítulos 15 al 18 se ocu-

pan de cómo se codifica esta información y se traduce en acciones.

En este capítulo, no obstante, nos centramos en el inicio de la vida. La teoría de la evolución química sostiene que la vida empezó con una molécula autorreplicante, una molécula que podía copiarse a sí misma. La **Figura 4.9** muestra cómo se puede hacer una copia de DNA mediante el emparejamiento de bases complementarias. En el paso 1 de este diagrama, el calentamiento o las reacciones enzimáticas hacen que la doble hélice se separe. En el paso 2, los desoxirribonucleótidos libres forman enlaces de hidrógeno con las bases complementarias de la hebra original de DNA, también llamada **hebra plantilla.** Cuando lo hacen, sus grupos azúcar-fosfato forman uniones fosfodiéster para crear una nueva hebra, también llamada **hebra complementaria.** Observa que la dirección 5'→3' de la hebra complementaria es opuesta a la de la hebra plantilla. De esta forma, el emparejamiento de bases complementarias permite copiar con exactitud cada hebra de un DNA de doble hélice, produciendo las dos moléculas hijas mostradas en el paso 3. Así pues, el DNA contiene la información necesaria para realizar una copia de sí mismo.

Watson y Crick terminaban su artículo sobre la doble hélice con una de las infravaloraciones clásicas de la literatura científica: «No hemos podido dejar de observar que el emparejamiento específico que hemos propuesto indica un posible mecanismo de copia». La idea central es que la estructura primaria del DNA sirve de molde o plantilla para la síntesis de una hebra complementaria.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Nucleic Acid Structure

No obstante, en las células actuales el DNA no se autorreplica espontáneamente. Por el contrario, la molécula se copia mediante una complicada serie de reacciones catalizadas por un gran conjunto de enzimas. De acuerdo con estos datos, los investigadores consideran extremadamente improbable que una molécula de DNA empezara a copiarse a sí misma al inicio de la historia de la Tierra. A continuación se explica el porqué.

¿Es el DNA una molécula catalítica?

El DNA de doble hélice es una molécula muy estructurada que es mucho más estable que el RNA y la mayoría de las proteínas. El DNA es regular y simétrico, con pocos grupos químicos expuestos que pudieran participar en reacciones químicas. Por ejemplo, la ausencia del grupo hidroxilo 2' en los desoxirribonucleótidos (véase la Figura 4.1b) hace al polímero mucho menos reactivo que el RNA y muy resistente a la degradación química. Todas estas características aumentan la estabilidad del DNA y, por tanto, su eficacia como una molécula fiable para transportar información. Se han recuperado fragmentos intactos de DNA de fósiles de decenas de miles de años. A pesar de la muerte y la exposición a muchas y diversas condiciones químicas, pH y temperatura, las moléculas tienen la misma secuencia de bases que poseían los organismos cuando estaban vivos.

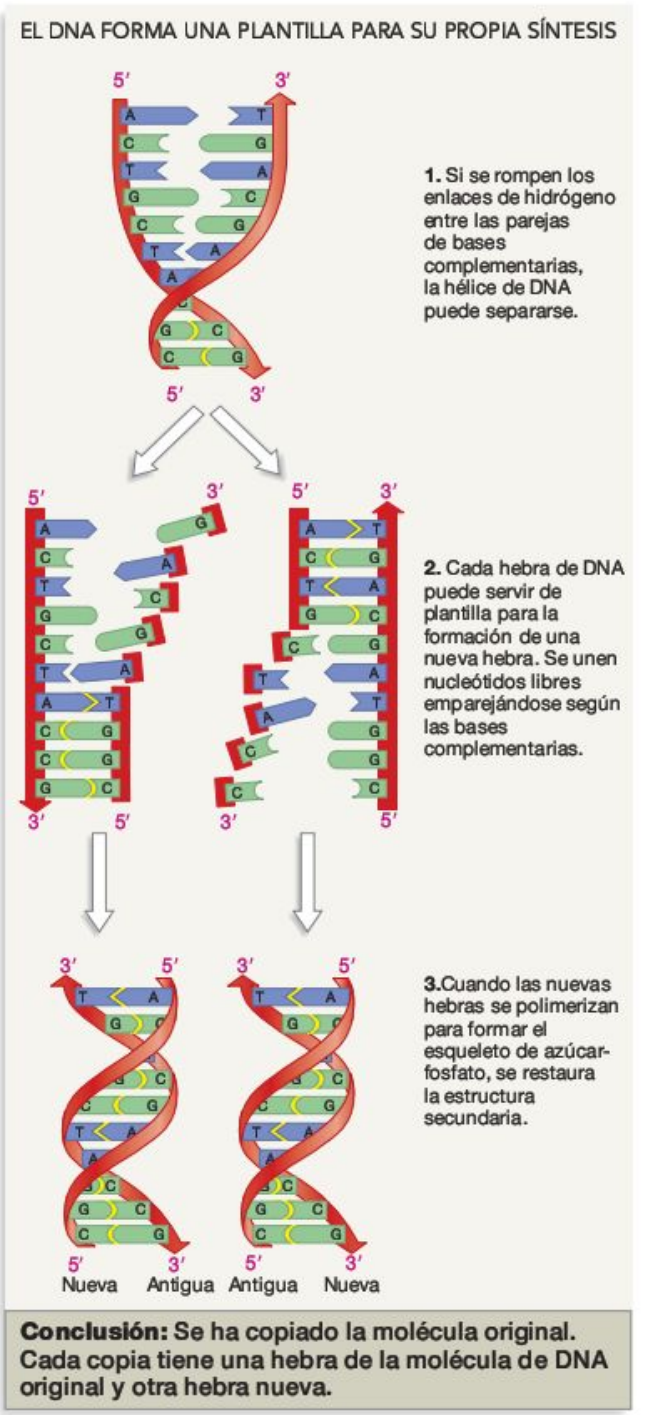


FIGURA 4.9 Producción de una copia de DNA. Si se añaden nuevas bases a cada una de las dos hebras del DNA mediante el emparejamiento de bases complementarias, se puede producir una copia de la molécula de DNA.

PREGUNTA Cuando se calienta el DNA de doble hebra a 95 °C, se rompen los enlaces entre las parejas de bases complementarias y se forma DNA de una hebra. Basándose en esta observación, ¿es endergónica o exergónica la reacción mostrada en el paso 1?

CUADRO 4.1 El lado humano de la investigación

El descubrimiento de la doble hélice fue un avance muy importante al inicio de la década de 1950, porque los experimentos realizados en los años 40 (descritos en detalle en el Capítulo 14) habían establecido que el DNA es el material hereditario. Dicho de otro modo, los científicos acababan de descubrir que los genes están hechos de DNA. Inmediatamente después, conocer la estructura del DNA se convirtió en «la cuestión» en Biología. Los investigadores que trabajaban en este tema sabían, casi con total certeza, que se concedería la mayor distinción de la ciencia (el Premio Nobel) al primero en descubrir la estructura correcta. La carrera estaba servida: muchos de los científicos más brillantes y célebres del momento estaban implicados, en distintos laboratorios de todo el mundo.

Aunque discutible, el punto más importante de la investigación fueron las imágenes de rayos X del DNA que consiguieron Wilkins y Franklin. Recuerda que esas fotografías hicieron posible realizar mediciones y deducciones críticas acerca de la estructura de la molécula. Aunque, razonablemente, Wilkins y Franklin se reparten el honor de este trabajo, en realidad no cooperaron estrechamente. Fue Franklin quien tomó las fotografías que condujeron al descubrimiento de que el DNA es helicoidal, pero fue Wilkins quien mostró esas fotografías a Watson y Crick. Y lo hizo sin el conocimiento ni el permiso de Franklin. Hoy en día, esa conducta se consideraría una forma grave de mala praxis profesional. Otro aspecto interesante de esta historia es que Linus Pauling, sin duda el mejor bioquímico del siglo, también estaba trabajando en el tema en ese momento, pero se le denegó el permiso para viajar de Estados Unidos a Inglaterra a observar los datos. Estados Unidos se encontraba entonces inmerso en la guerra fría, y el Departamento de Estado de EE.UU. había anulado el pasaporte de Pauling porque sus ideas políticas se consideraron demasiado liberales.

Como era de esperar, Watson y Crick, junto con Wilkins, recibieron el Premio Nobel en 1962, una vez confirmado que el modelo de la doble hélice era correcto mediante trabajos experimentales. Desgraciadamente, Franklin murió de un cáncer ovárico en 1958, con solo 37 años. Nunca recibió el Nobel, porque esta distinción no se concede *post-mortem*.

La moraleja de esta historia, si es que hay alguna, podría ser simplemente que la investigación científica es una actividad muy humana. Además, los tiempos han cambiado. Aunque la competición sigue siendo intensa, la Biología es una disciplina cada vez más internacional y cooperativa; la mala praxis se detecta habitualmente y se corrige con prontitud. La vida profesional de Rosalind Franklin fue difícil a veces porque era una mujer. En la actualidad, la mayoría de los licenciados en Biología molecular son mujeres.

Sin embargo, el orden y la estabilidad que hacen que el DNA sea un depósito de información tan fiable lo convierten en extraordinariamente incapaz para la catálisis.

Recuerda del Capítulo 3 que la función enzimática se basa en una unión específica entre un sustrato y un catalizador proteico. Gracias a la enorme diversidad de estructuras proteicas, desde la primaria hasta la cuaternaria, puede producirse un gran número de uniones.

En comparación, la estructura primaria y secundaria del DNA es muy simple. No es de extrañar, entonces, que nunca se haya observado al DNA catalizando una reacción en un organismo.

Aunque los investigadores han sido capaces incluso de construir moléculas de DNA de una hebra que catalizan unas pocas reacciones sencillas en el laboratorio, el número y la variedad de las reacciones implicadas es una fracción minúscula de la actividad catalizada por las proteínas.

En resumen, el DNA conlleva una plantilla extraordinariamente estable para copiarse a sí mismo. Pero, debido a su incapacidad de funcionar como un catalizador eficaz, prácticamente ningún investigador apoya la hipótesis de que la primera forma de vida consistió en DNA. Por el contrario, la mayoría de los biólogos que están trabajando en el origen de la vida apoya la hipótesis de que la vida empezó con el RNA.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La estructura primaria del DNA consiste en una secuencia de desoxirribonucleótidos.
- La estructura secundaria del DNA consiste en dos moléculas de DNA en direcciones opuestas (5′→3′). Las dos hebras están enrolladas en una doble hélice, y se mantienen unidas mediante enlaces de hidrógeno entre los pares A-T y G-C y las interacciones hidrófobas entre átomos dentro de la hélice.
- La secuencia de desoxirribonucleótidos del DNA contiene información, de forma similar a la secuencia de letras y puntuación de esta página. Por el emparejamiento de bases complementarias, cada hebra de DNA también contiene la información necesaria para formar la hebra complementaria.

Deberías ser capaz de...

Dibujar una molécula de DNA que:

1) Indique al menos cuatro pares de bases complementarias.
2) Marque el esqueleto de azúcar-fosfato de la molécula, los enlaces de hidrógeno entre las bases complementarias, y la localización de las interacciones hidrófobas que estabilizan la hélice.
3) Indique la orientación 5′→3′ de cada hebra.

4.3 Estructura y función del RNA

Al igual que el DNA, el RNA tiene una estructura primaria consistente en un esqueleto de azúcar-fosfato formado por uniones fosfodiéster y, saliendo de ese esqueleto, una secuencia de cuatro tipos de bases nitrogenadas. Pero es importante destacar dos diferencias significativas entre estos ácidos nucleicos:

1. La base tiamina, una pirimidina, no existe en el RNA. En vez de timina, el RNA contiene otra pirimidina estrechamente relacionada, el uracilo.
2. El azúcar del esqueleto azúcar-fosfato del RNA es la ribosa, no la desoxirribosa como en el DNA.

El segundo punto es crucial porque el grupo hidroxilo (–OH) del carbono 2' de la ribosa es mucho más reactivo que el átomo de hidrógeno del carbono 2' de la desoxirribosa. Este grupo funcional puede participar en reacciones que rompen el polímero. La presencia de este grupo –OH hace que el RNA sea mucho menos estable que el DNA.

Comparar la estructura secundaria del RNA y el DNA es igualmente instructivo. Como las moléculas de DNA, la mayoría de las moléculas de RNA tiene una estructura secundaria resultante del emparejamiento entre bases complementarias entre las bases purínicas y pirimidínicas. En el RNA, la adenina forma enlaces de hidrógeno solo con el uracilo, y la guanina también se une mediante enlaces de hidrógeno a la citosina. (La guanina también se puede unir al uracilo, pero con mucha menos eficacia que con la citosina.) Así pues, los pares de bases complementarias en el RNA son A-U y G-C. Entre guanina y citosina se forman tres enlaces de hidrógeno, pero solo dos entre adenina y uracilo.

¿En qué se diferencian las estructuras secundarias del RNA y el DNA? En la inmensa mayoría de los casos, las purinas y las pirimidinas del RNA forman enlaces de hidrógeno con bases complementarias de la misma hebra, en vez de formar enlaces de hidrógeno con las bases complementarias de una hebra diferente, como en el DNA. La **Figura 4.10** muestra cómo se produce esto. La clave es que cuando las bases de una parte de la hebra de RNA se pliegan y se alinean con los ribonucleótidos de otro segmento de la misma hebra, las dos hebras azúcar-fosfato son antiparalelas. En esta orientación, los enlaces de hidrógeno entre bases complementarias resultan en una doble hélice estable.

Si la sección donde ocurre el plegamiento incluye un gran número de bases no unidas, entonces resulta la configuración de «tallo y lazo» que muestra la Figura 4.10. Este tipo de estructura secundaria se llama **horquilla.** Hay otros tipos posibles de estructuras secundarias, todos de distinta longitud y disposición de los segmentos con bases emparejadas.

Al igual que las hélices-α y las láminas plegadas-β presentes en muchas proteínas, las estructuras secundarias del RNA se estabilizan mediante enlaces de hidrógeno y ocurren espontáneamente. Aunque las horquillas y otros tipos de estructuras secundarias reducen la entropía de las moléculas de RNA, se forman espontáneamente porque la energía liberada en la formación de los enlaces de H hace que el proceso sea favorable. La formación de enlaces de hidrógeno es exotérmica y, globalmente, la formación de horquillas es exergónica.

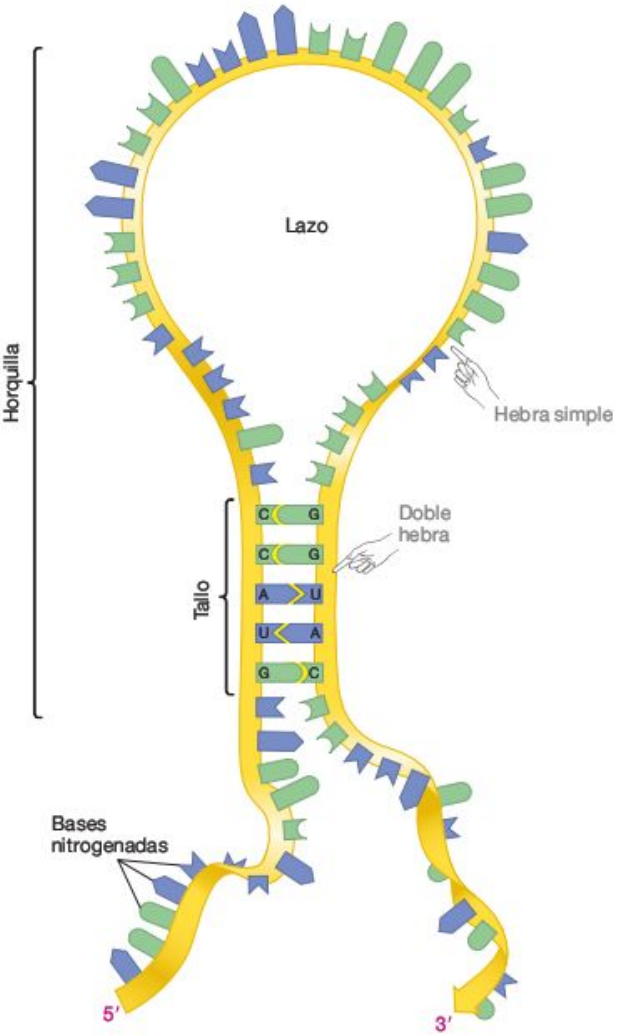


FIGURA 4.10 Emparejamiento de bases complementarias y estructura secundaria del RNA: estructuras de tallo y lazo. Esta molécula de RNA tiene estructura secundaria. El «tallo» de doble hebra y el «lazo» de hebra simple forman una horquilla. Las bases unidas del tallo son antiparalelas, lo que significa que están orientadas en direcciones opuestas.

Las moléculas de RNA también pueden tener estructura terciaria y cuaternaria, gracias a interacciones que pliegan la estructura secundaria en formas complejas o que mantienen unidas a distintas hebras de RNA. Como resultado, las moléculas de RNA con distintas secuencias de bases pueden tener formas globales y propiedades químicas muy diferentes. Aunque las moléculas de RNA no son rivales de las proteínas en cuanto a diversidad estructural ni a la presencia de distintos grupos funcionales, las moléculas de RNA son mucho más variables en tamaño, forma y reactividad que las moléculas de DNA. Estructural y químicamente, el RNA se sitúa entre la complejidad de las proteínas y la simplicidad del DNA.

De acuerdo con estas observaciones, es lógico apuntar que el RNA también es intermedio en lo que respecta a su función en las células. Las moléculas de RNA no pueden almacenar

información tan eficazmente como el DNA, pero el RNA sí realiza funciones clave para el procesamiento de la información. Del mismo modo, no pueden catalizar tantas reacciones como las proteínas, pero ciertos RNA catalizan reacciones especialmente importantes. Las moléculas de RNA también están implicadas en la defensa celular, la estructura y la regulación de la respuesta celular a los cambios ambientales. En las células, las moléculas de RNA funcionan como una navaja multiusos o una herramienta de bolsillo con varios añadidos: realizan un amplio grupo de funciones razonablemente bien.

La diversidad de funciones que el RNA realiza en las células será un tema destacado en futuros capítulos. Aquí nos centraremos en el papel que el RNA podría haber desempeñado en el origen de la vida, de entidad contenedora de información y de catalizador.

El RNA como molécula contenedora de información

Como el RNA contiene una secuencia de bases análoga a las letras de una palabra, puede funcionar como una molécula contenedora de información. Y como los enlaces de hidrógeno ocurren específicamente entre los pares A-U y G-C del RNA, es posible que el RNA lleve la información necesaria para copiarse a sí mismo. El proceso tiene lugar como se mostró para el DNA en la Figura 4.9, excepto que el RNA plantilla es una hebra simple en vez de doble. Cuando se copia el RNA, los ribonucleótidos libres forman enlaces de hidrógeno con las bases complementarias de la hebra original de RNA (la hebra plantilla). A medida que lo hacen, sus grupos azúcar-fosfato forman uniones fosfodiéster para producir la hebra complementaria. Por último, los enlaces de hidrógeno entre las hebras se rompen por calor o mediante una reacción catalizada. La nueva molécula de RNA es entonces independiente de la hebra original. Si estos pasos se repitieran utilizando la nueva hebra de plantilla, la molécula resultante sería una copia de la original. De este modo, la secuencia primaria de un RNA sirve de molde. Deberías ser capaz de dibujar los pasos implicados en la síntesis de una hebra complementaria de RNA, análogos a los descritos para el DNA en la Figura 4.9.

Aunque el emparejamiento de bases complementarias permite al RNA transportar la información necesaria para copiar la molécula, el RNA no es en absoluto tan estable como depósito de secuencias concretas como el DNA. En el caldo prebiótico, ¿podría haberse copiado a sí misma una molécula de DNA antes de degradarse?

¿Es el RNA una molécula catalítica?

En lo que respecta a la reactividad química y forma global, las moléculas de DNA no son rivales para las proteínas. La estructura primaria de las moléculas de RNA está mucho más restringida porque solo hay cuatro tipos de bases nitrogenadas en el RNA frente a los 21 aminoácidos distintos de las proteínas, y las moléculas de RNA no pueden formar la variedad de enlaces que otorgan a las proteínas sus diferentes estructuras terciarias. Pero como el RNA sí tiene cierta complejidad estructural y química, debería ser capaz de estabilizar unos cuantos estados de transición y catalizar al menos un número limitado de reacciones químicas. Ciertamente, Sidney Altman y Thomas Cech compartieron el Premio Nobel de Química en 1989 por demostrar la existencia de RNA catalítico, similar a las enzimas (**ribozimas**) en los organismos. Los ribozimas que aislaron, de un organismo unicelular llamado *Tetrahymena*, catalizaban la hidrólisis y la condensación de enlaces fosfodiéster. A la luz de ese descubrimiento, los investigadores han encontrado ribozimas que catalizan docenas de reacciones distintas en las células. Por ejemplo, ribozimas que catalizan la formación de enlaces peptídicos cuando los aminoácidos se polimerizan para formar polipéptidos. Ahora mismo, las ribozimas están trabajando en tus células.

El descubrimiento de las ribozimas marcó un antes y un después en la investigación acerca del origen de la vida. Antes de que Altman y Cech publicaran su descubrimiento, los biólogos creían que las proteínas eran el único tipo de molécula capaz de catalizar reacciones químicas en los organismos. Pero si una ribozima del *Tetrahymena* cataliza reacciones de polimerización similares a las mostradas en los pasos 1 y 2 de la Figura 4.9, surge la posibilidad de que una molécula de RNA se copie a sí misma. Esa molécula podría copiarse a sí misma y aspirar a la consideración de primera entidad viva. ¿Hay datos experimentales que apoyen esta hipótesis?

4.4 La primera forma de vida

La teoría de la evolución química mantiene que la vida comenzó como un autorreplicante desnudo, una molécula que existía aislada en una solución, sin estar rodeada por una membrana. Para copiarse a sí misma, esa primera molécula viva tenía que proporcionar una plantilla que pudiera copiarse. También tenía que catalizar reacciones de polimerización que unirían los monómeros en una copia de esa plantilla. Como el RNA puede hacer ambos procesos, la mayoría de los investigadores del origen de la vida propone que la primera forma de vida estaba hecha de RNA. Como se mencionó en la introducción de este capítulo, esa propuesta se llama «hipótesis del mundo de RNA».

Como en la actualidad no existen moléculas autorreplicantes de RNA, los investigadores ponen a prueba la hipótesis intentando simular el mundo de RNA en el laboratorio. El objetivo final es crear una molécula de RNA que pueda catalizar su propia replicación. Cuando se logre este objetivo, se habrá creado una forma de vida en el laboratorio.

Para entender cómo realizan los investigadores este trabajo, consideraremos un reciente conjunto de experimentos de Wendy Johnston y otros científicos que trabajaron en el laboratorio de David Bartel. El objetivo de este grupo de investigación era ambicioso: querían crear, de la nada, una ribozima capaz de catalizar la adición de ribonucleótidos trifosfato a una hebra existente, mediante el emparejamiento de bases complementarias. Esta ribozima se llamaría RNA replicasa. Este programa de investigación está generando mucha expectación en los biólogos interesados en el origen de la vida, porque añadir ribonucleótidos a una hebra creciente es un atributo clave de una RNA replicasa.

La estrategia seguida por el grupo de Bartel está resumida en la **Figura 4.11.** Cuando estudies esta figura, observa que su

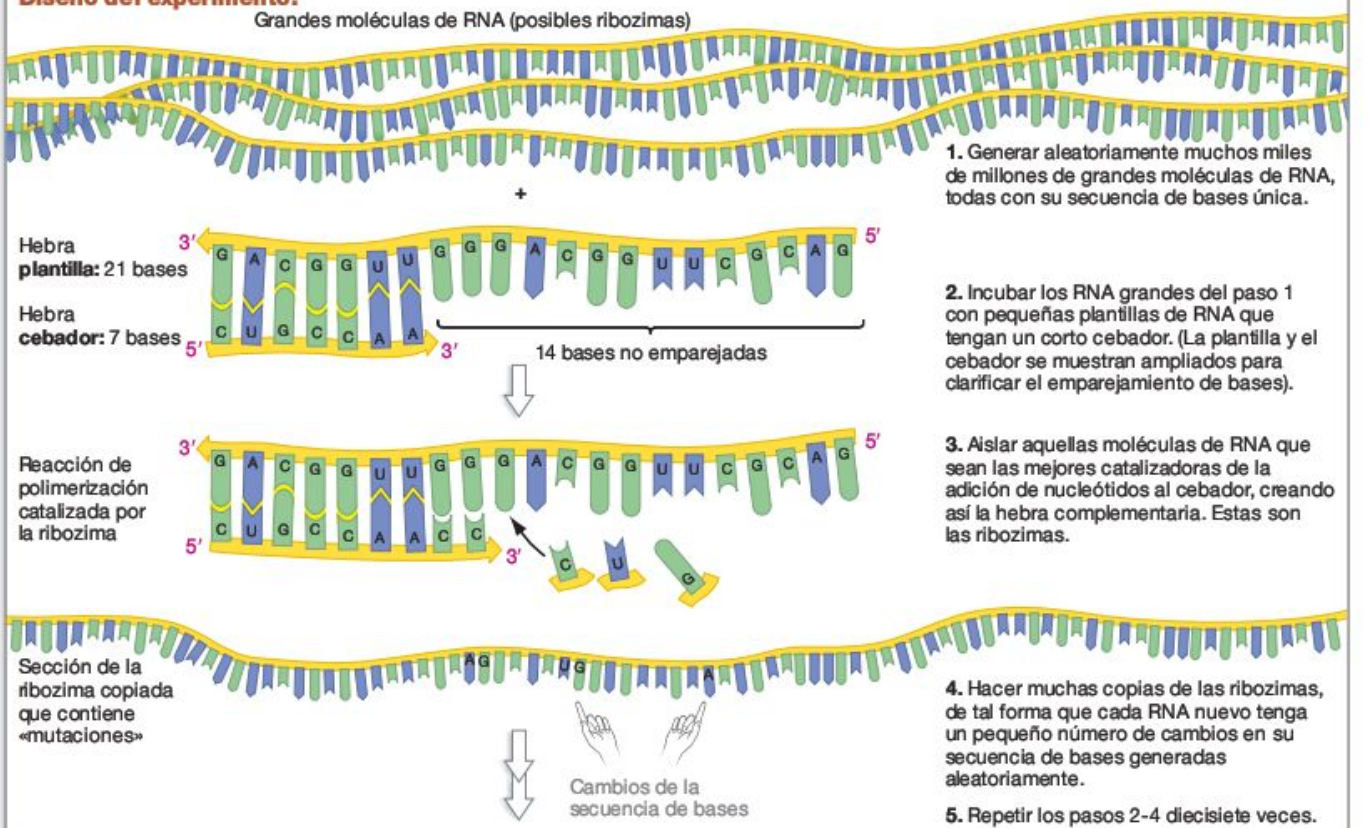
Experimento

Pregunta: ¿Puede una ribozima seguir una plantilla y catalizar la adición de bases a una hebra creciente de RNA?

Hipótesis: La selección repetida entre secuencias de RNA generadas aleatoriamente puede dar como resultado una enzima eficiente.

Hipótesis nula: La selección no puede producir una enzima eficiente.

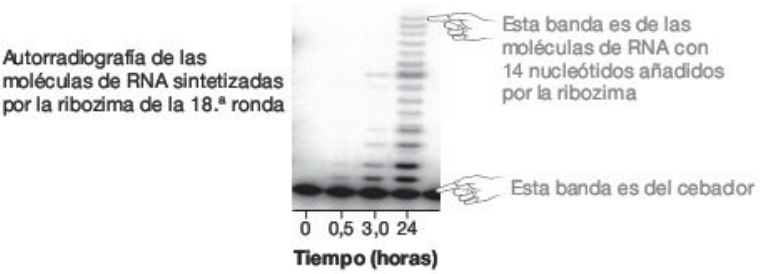
Diseño del experimento:



Predicción: Tras muchas rondas, la ribozima será capaz de catalizar la adición de los 14 ribonucleótidos.

Predicción de la hipótesis nula: Ninguna de las grandes moléculas de RNA producidas será capaz de catalizar la adición de ribonucleótidos.

Resultados:



Conclusión: Si se la deja reaccionar durante 24 horas, la ribozima de la 18.ª ronda puede añadir las 14 bases al cebador, produciendo una hebra complementaria de la plantilla.

FIGURA 4.11 Selección de una nueva ribozima. Los investigadores utilizan variantes de este protocolo para producir ribozimas que pueden catalizar muchas reacciones.

procedimiento mimetiza básicamente el proceso de selección natural introducido en el Capítulo 1. Por ejemplo, los investigadores comenzaron los experimentos estableciendo una gran población de moléculas de RNA, de estructura y función variable, análoga a una gran población de organismos de distintas características. En este caso, los investigadores crearon millones de moléculas grandes de RNA que contenían secuencias primarias generadas de forma aleatoria. Incubaron esos RNA grandes, recién sintetizados, con un pequeño RNA «cebador», similar a los RNA cortos que se unen a las hebras plantilla cuando el RNA se está sintetizando en las células. Cuando se dejó que los RNA grandes y los cebadores reaccionaran con un gran grupo de ribonucleótidos libres, los investigadores encontraron que algunas de las moléculas grandes podían catalizar la adición de unos pocos ribonucleótidos que eran complementarios a las bases de la plantilla. En este experimento «de primera ronda», la polimerización no fue muy rápida ni precisa, pero existió. A partir de su conjunto inicial de millones de moléculas generadas al azar, el equipo de Bartel había descubierto una ribozima que podía catalizar la síntesis de RNA.

Para seguir con el experimento, los investigadores aislaron las ribozimas de «la primera ronda». Este paso era análogo a la selección natural, porque solo ciertas variantes sobrevivieron para producir «descendencia». Para crear esta descendencia, que significaría la siguiente generación de ribozimas, el equipo de Bartel copió las moléculas seleccionadas de forma que se introdujeron unos pocos cambios aleatorios en la secuencia de bases. Estos cambios eran análogos a los tipos de mutaciones que tienen lugar en cada generación en las poblaciones naturales. La mutación es un proceso aleatorio que produce nuevos rasgos. Cuando los investigadores incubaron las ribozimas modificadas con un nuevo RNA plantilla, encontraron que la mayoría de las ribozimas modificadas funcionaba peor que las originales. No obstante, algunas funcionaban mejor.

Los investigadores seleccionaron las mejores de estas ribozimas de «segunda ronda», las copiaron de forma que se introdujeron unos pocos cambios aleatorios adicionales, y las dejaron reaccionar con otra plantilla. Se aislaron las mejores ribozimas de esta «tercera ronda» y, a continuación, se repitió el proceso de copia, reacción y selección, varias veces más. A la 18.ª ronda el grupo había encontrado una ribozima que era mucho mejor catalizador que la molécula original. La evolución había tenido lugar. Habían creado una ribozima razonablemente eficiente para añadir ribonucleótidos a una hebra creciente.

En el momento en que este libro está imprimiéndose, la ribozima de la 18.ª ronda es lo más cercano a crear vida que los biólogos han logrado. Gracias a trabajos similares en otros laboratorios de todo el mundo, los investigadores han producido un conjunto de ribozimas cada vez más impresionante: una miríada de moléculas capaz de catalizar muchas de las reacciones clave responsables de la replicación y el metabolismo. Cada resultado apoya la hipótesis del mundo de RNA, a la vez que acerca a los equipos a la creación de una RNA replicasa. Si se logra este objetivo, los seres humanos habrán creado una entidad viva en un tubo de ensayo.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los nucleótidos son monómeros compuestos de un azúcar, un fosfato y una base nitrogenada. Los ribonucleótidos se polimerizan para formar RNA. Los desoxirribonucleótidos se polimerizan para formar DNA.

Los ribonucleótidos tienen un grupo hidroxilo (–OH) en el carbono 2', pero los desoxirribonucleótidos no. Ambos tipos de nucleótidos se polimerizan mediante enlaces fosfodiéster para formar ácidos nucleicos, que tienen un esqueleto de azúcar-fosfato unido a bases nitrogenadas.

Deberías ser capaz de representar gráficamente la diferencia entre un ribonucleótido y un desoxirribonucleótido. También deberías ser capaz de dibujar un ácido nucleico genérico y marcar el esqueleto de azúcar-fosfato, las uniones fosfodiéster, la polaridad 5' a 3', y las bases nitrogenadas.

La estructura primaria del DNA consiste en una secuencia de bases nitrogenadas, que contienen información en forma de código molecular. La estructura secundaria del DNA consiste en dos hebras de DNA de direcciones opuestas. Las hebras se mantienen unidas mediante el emparejamiento de bases complementarias, y están retorcidas en una doble hélice.

El DNA es una molécula extremadamente estable que sirve de excelente archivo de información, en forma de secuencias de bases. El DNA es estable porque los desoxirribonucleótidos carecen de un grupo hidroxilo 2' reactivo y porque las hebras antiparalelas de DNA forman una estructura secundaria llamada doble hélice. El DNA de doble hélice se estabiliza mediante enlaces de hidrógeno que se forman entre las bases purínicas y pirimidínicas y mediante interacciones hidrófobas entre las bases apiladas en el interior de la espiral. Sin embargo, esta estabilidad

estructural y regularidad hacen que el DNA sea ineficaz para la catálisis.

Además de ser estable, el DNA se copia fácilmente mediante el emparejamiento de bases complementarias. Este emparejamiento se produce entre los pares A-T y G-C en el DNA.

Deberías ser capaz de explicar por qué las moléculas de DNA con un alto porcentaje de guanina y citosina son especialmente estables. También deberías ser capaz de dibujar una doble hélice de DNA en la que haya una pareja purina-purina o pirimidina-pirimidina.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Nucleic Acid Structure

La estructura primaria del RNA también consiste en una secuencia de bases nitrogenadas que contienen información en forma de un código molecular. Su estructura secundaria incluye dobles hélices cortas y estructuras llamadas horquillas. Las moléculas de RNA llamadas ribozimas catalizan importantes reacciones químicas.

Las moléculas de RNA pueden tener estructura secundaria por el emparejamiento de bases complementarias, entre A-U y G-C, de la misma hebra. También existen algunas estructuras terciarias y cuaternarias, porque las moléculas de RNA se pliegan de formas precisas y pueden interaccionar entre sí.

Comparado con las proteínas y el DNA, el RNA es muy versátil. La función primaria de las proteínas es catalizar reacciones químicas, y la función primaria del DNA es transportar información. Pero el RNA es una macromolécula «multifunción» que puede realizar ambos procesos.

Deberías ser capaz de explicar por qué las moléculas de RNA pueden tener estructura terciaria y cuaternaria, mientras que las moléculas de DNA no pueden.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuáles son las cuatro bases nitrogenadas presentes en el RNA?
   a. Uracilo, guanina, citosina, timina (U, G, C, T).
   b. Adenina, guanina, citosina, timina (A, G, C, T).
   c. Adenina, uracilo, guanina, citosina (A, U, G, C).
   d. Alanina, treonina, glicina, cisteína (A, T, G, C).
2. ¿Qué determina la estructura primaria de una molécula de RNA?
   a. El esqueleto de azúcar-fosfato.
   b. El emparejamiento de bases complementarias y la formación de horquillas.
   c. La secuencia de desoxirribonucleótidos.
   d. La secuencia de ribonucleótidos.
3. El DNA logra una estructura secundaria cuando se forman puentes de hidrógeno entre las bases nitrogenadas llamadas purinas y pirimidinas. ¿Cuáles son las parejas de bases complementarias que se forman en el DNA?
   a. A-T y G-C.
   b. A-U y G-C.
   c. A-G y T-C.
   d. A-C y T-G.
4. Por convención, ¿en qué dirección escriben los biólogos la secuencia de bases del RNA y el DNA?
   a. 3' → 5'.
   b. 5' → 3'.
   c. N-terminal a C-terminal.
   d. C-terminal a N-terminal.
5. La estructura secundaria del DNA se llama doble hélice. ¿Por qué?
   a. Dos hebras se enrollan en una disposición helicoidal o espiral.
   b. Una sola hebra se enrolla alrededor de sí misma en una disposición helicoidal o espiral.
   c. Tiene forma de escalera.
   d. Estabiliza la molécula.
6. En el RNA, ¿cuándo se forma la estructura secundaria llamada horquilla?
   a. Cuando se unen los residuos hidrófobos.
   b. Cuando los residuos hidrófilos interaccionan con el agua.
   c. Cuando el emparejamiento de bases complementarias entre los ribonucleótidos de la misma hebra forma una estructura de «tallo y vuelta».
   d. Cuando el emparejamiento de las bases complementarias forma una doble hélice.

Respuestas: 1. c; 2. d; 3. a; 4. b; 5. a; 6. c

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Construye un mapa conceptual (véase **BioHabilidades 6**) que relacione la estructura primaria del DNA con su estructura secundaria. Tu diagrama debe incluir desoxirribonucleótidos, purinas, pirimidinas, enlaces fosfodiéster, DNA, emparejamiento de bases complementarias y hebras antiparalelas.
2. Dibuja un diagrama general de monómeros sufriendo reacciones de condensación para formar un polímero. Marca el tipo de enlace que se forma cuando los nucleótidos se polimerizan para formar RNA o DNA. ¿Es necesario el aporte de energía para que tengan lugar las reacciones de polimerización o suceden espontáneamente? ¿Por qué o por qué no?
3. Las hebras crecientes de ácidos nucleicos siempre se extienden en la dirección 5'→3'. ¿Qué significan el 5' y el 3'? Recuerda ahora que solo se pueden añadir nucleótidos activados (nucleótidos trifosfato) a una hebra creciente. Dibuja un nucleótido activado añadiéndose a una hebra de RNA.
4. ¿Por qué es el DNA una molécula tan estable, comparado con el RNA o las proteínas?
5. Explica cómo se forman las estructuras secundarias llamadas horquillas en el RNA. Incluye un diagrama marcado.
6. Una cuestión fundamental en este capítulo es que la estructura de las moléculas se correlaciona con su función. Explica por qué la estructura secundaria del DNA limita su capacidad catalítica, comparado con el RNA. ¿Por qué es lógico que las moléculas de RNA puedan catalizar un conjunto modesto pero significativo de reacciones? ¿Por qué son las proteínas los catalizadores más eficaces?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Estás de acuerdo con la «definición» de vida ofrecida al inicio de este capítulo? Explica tu respuesta. Si estuvieras buscando vida en Europa, en la luna de Júpiter o en Marte, ¿cómo sabrías que la has encontrado?
2. Imagina que experimentos como los descritos en la Sección 4.4 logran producir una molécula que pudiera copiarse a sí misma. Esboza un artículo de opinión de una página para el periódico local que explique la naturaleza de la investigación y argumente las implicaciones éticas y filosóficas de este descubrimiento.
3. Antes de que Watson y Crick publicaran su modelo de la doble hélice de DNA, Linus Pauling ofreció un modelo basado en una triple hélice. Dibuja tu versión de una triple hélice de DNA. ¿Qué interacciones mantendrían unida a una estructura secundaria como ésa? ¿Cómo podría copiarse esa molécula?
4. Robert Crabtree, un investigador del origen de la vida, sostiene que los experimentos que simulan las condiciones de la Tierra primitiva son una forma válida de poner a prueba la teoría de la evolución química. Crabtree asegura que si los científicos que trabajan en ese campo están de acuerdo en que un experimento es una reproducción plausible de las condiciones de la Tierra primitiva, es válido inferir que sus resultados son probablemente correctos (que la simulación representa efectivamente los acontecimientos que sucedieron hace unos 3.500 millones de años). ¿Estás de acuerdo? ¿Crees que los modelos y los experimentos presentados en este capítulo y los anteriores son pruebas convincentes de la teoría? Explica tus respuestas.

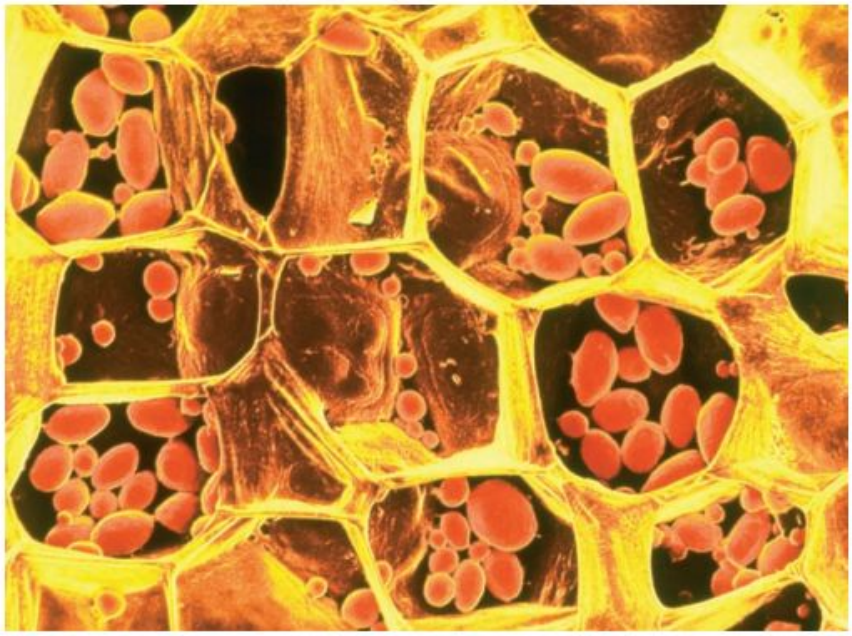
En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

5

Introducción a los hidratos de carbono

CONCEPTOS CLAVE

- Los azúcares y otros hidratos de carbono tienen una estructura muy variable.
- Los monosacáridos son monómeros que se polimerizan para formar polímeros llamados polisacáridos, mediante distintos tipos de enlaces glucosídicos.
- Los hidratos de carbono realizan muchas funciones en las células, desde el depósito de energía hasta la formación de sólidas fibras estructurales.



Esta imagen de microscopio electrónico de barrido muestra las paredes celulares de unas plantas (estructuras amarillas en panal) compuestas básicamente por celulosa. Los gránulos naranjas son almidón almacenado. La celulosa y el almidón son hidratos de carbono. La celulosa confiere soporte estructural a esas células. El almidón les proporciona energía química.

Esta unidad se ocupa de los cuatro tipos de macromoléculas principales de las células actuales: proteínas, ácidos nucleicos, hidratos de carbono y lípidos. Conocer la estructura y la función de estas macromoléculas es un requisito básico para explorar el inicio de la vida y la función de los organismos. Los Capítulos 3 y 4 analizaron la composición de las proteínas y los ácidos nucleicos, y cómo actúan. Este capítulo se centra en los hidratos de carbono, mientras que el Capítulo 6 introducirá los lípidos.

El término **hidrato de carbono** comprende los monómeros llamados monosacáridos («un azúcar»), los pequeños polímeros denominados oligosacáridos («unos pocos azúcares») y los grandes polímeros llamados polisacáridos («muchos azúcares»). El término de «hidrato de carbono» es lógico porque la fórmula química de muchas de estas moléculas es $(CH_2O)_n$, donde la n se refiere al número de grupos «carbono-hidrato». El nombre también puede inducir confusión, no obstante, porque los hidratos de carbono no están compuestos de átomos de carbono unidos a moléculas de agua. Por el contrario, son moléculas con un grupo funcional carbonilo ($>C=O$) y varios hidroxilos (–OH), junto con un número variable de enlaces carbono-hidrógeno (C–H).

Comenzaremos por el estudio de la estructura de los monosacáridos y continuaremos analizando cómo estos ladrillos se polimerizan para formar polisacáridos. El capítulo termina con un análisis del papel de los hidratos de carbono en el origen de la vida y una descripción de sus funciones en las células actuales.

5.1 Los azúcares como monómeros

Los azúcares son fundamentales para la vida. Proporcionan energía química en las células y suministran algunos de los ladrillos moleculares necesarios para la síntesis de compuestos más grandes y complejos. Los monosacáridos también fueron importantes en la evolución química, al comienzo de la historia de la Tierra. Por ejemplo, el azúcar llamado ribosa es necesario para la formación de nucleótidos. Las simulaciones de laboratorio han demostrado que en el caldo prebiótico se podría haber formado ribosa y otros muchos monosacáridos. ¿Qué son estos compuestos, y en qué se diferencian unos de otros?

La **Figura 5.1** ilustra la estructura del monómero llamado **monosacárido,** o azúcar simple. El grupo carbonilo, que constituye una de las características distintivas de los monosacáridos, puede estar al final de la molécula, formando un azúcar aldehído (aldosa) o dentro de la cadena carbonada, formando un azúcar cetona (cetosa). La presencia de un grupo carbonilo junto a muchos grupos hidroxilo proporciona un conjunto de grupos funcionales en los azúcares. De acuerdo con estas observaciones, no sorprende que los azúcares participen en un gran número de reacciones químicas.

El número de átomos de carbono presentes también varía en los monosacáridos. Por convención, los carbonos de un monosacárido se numeran consecutivamente, empezando por el extremo más cercano al grupo carbonilo. La Figura 5.1 muestra azúcares de tres carbonos, o **triosas.** La ribosa, que sirve de ladrillo a los nucleótidos, tiene cinco carbonos y se llama **pentosa;** la glucosa que está circulando por tu sangre y que tus células utilizan en este momento es un azúcar de seis carbonos, o **hexosa.**

Además de variar respecto a la localización del grupo carbonilo y el número total de átomos de carbono, los monosacáridos se diferencian en la disposición espacial de sus átomos. Hay, por ejemplo, un amplio abanico de pentosas y hexosas. Cada una se diferencia en la configuración de sus grupos funcionales hidroxilo. La **Figura 5.2** muestra la glucosa y la galactosa, azúcares de seis carbonos que son isómeros ópticos: tienen la misma fórmula química ($C_6H_{12}O_6$) pero no la misma estructura. Aunque ambas son aldosas con seis carbonos, se diferencian en la disposición espacial del grupo hidroxilo en el carbono destacado en la Figura 5.2. Como sus estructuras son diferentes, también lo son sus funciones. En las células, la glucosa se utiliza como una fuente de la energía química que mantiene la vida. Pero para que la galactosa se utilice como fuente de energía, primero tiene que convertirse en glucosa mediante una reacción catalizada por una enzima. Hay un total de ocho hexosas diferentes, debido a los distintos modos de configurar los grupos hidroxilo en el espacio. Además, cada hexosa tiene dos formas, y cada una es la imagen en espejo de la otra. Así pues, son posibles 16 estructuras diferentes con la fórmula estructural $C_6H_{12}O_6$.

No obstante, los azúcares no existen habitualmente en forma de cadenas lineales como las mostradas en la Figura 5.1 y la Figura 5.2. Por el contrario, en solución acuosa tienden a formar estructuras en anillo. Las formas de cadena y anillo existen en equilibrio, aunque cuando los azúcares simples están en solución, casi todos tienen forma de anillo. La glucosa sirve de ejemplo en la **Figura 5.3.** Cuando se forma la estructura circular de la glucosa, el carbono con el número 1 en la cadena lineal forma un enlace con un átomo de oxígeno y con un grupo hidroxilo que puede orientarse de dos maneras distintas. Como muestra la parte derecha de la Figura 5.3, las distintas configuraciones resultan en las moléculas α-glucosa y β-glucosa.

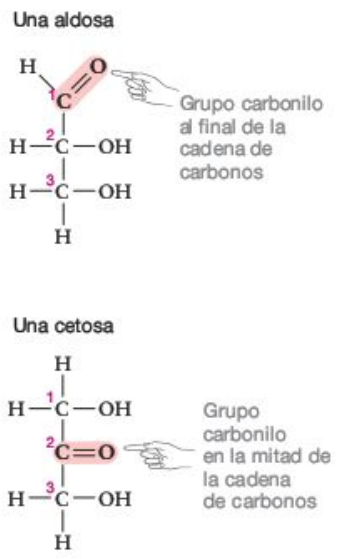


FIGURA 5.1 El grupo carbonilo de un azúcar sucede en una de las dos configuraciones.

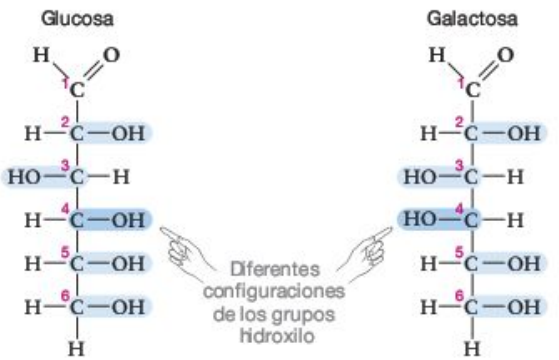


FIGURA 5.2 Los azúcares pueden variar en la configuración de los grupos hidroxilo. Los dos azúcares de seis carbonos mostrados aquí varían solo en la disposición espacial de sus grupos hidroxilo. Estas moléculas son isómeros, pero no son imágenes en espejo.

EJERCICIO La manosa es un azúcar de seis carbonos idéntico a la glucosa excepto en que el grupo hidroxilo (OH) del carbono número 2 está cambiado de orientación. Dibuja la fórmula estructural de la manosa, al lado de estas estructuras.

PREGUNTA ¿Qué tipo de isómeros son la manosa y la glucosa?

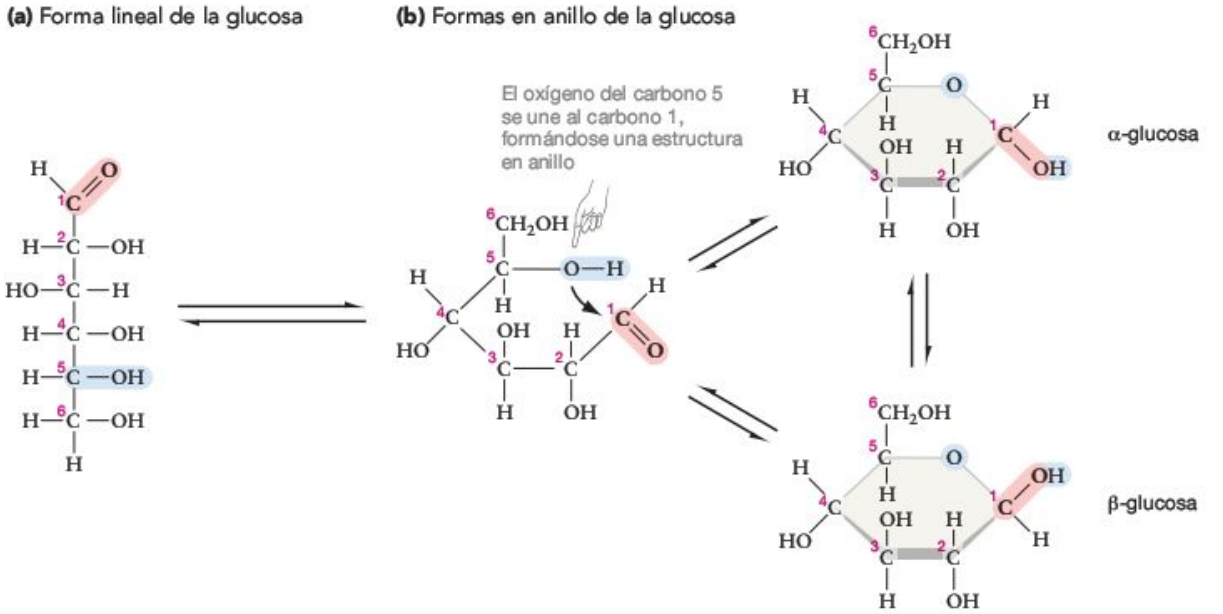


FIGURA 5.3 Los azúcares existen en la forma lineal y en anillo. **(a)** La forma lineal de la glucosa es rara. **(b)** En solución, casi todas las moléculas de glucosa se pliegan espontáneamente en una de las dos estructuras en anillo, llamadas forma α y β de la glucosa. La diferencia entre las dos formas consiste en si el grupo hidroxilo del carbono número 1 está por encima o por debajo del plano del anillo. Las dos formas existen en equilibrio, pero la forma β es más frecuente porque es un poco más estable que la forma α.

En resumen, existen tantos monosacáridos distintos porque muchos aspectos de su estructura son variables: formas alternativas en anillo, isómeros ópticos con distinta disposición espacial de los grupos hidroxilo y diferentes formas de imágenes en espejo, variaciones en el número de carbonos, y colocación del grupo carbonilo como aldosas o cetosas. Cada monosacárido tiene una estructura y función únicas.

Las simulaciones de laboratorio han demostrado que la mayoría de monosacáridos se sintetiza fácilmente en las condiciones que mimetizan el caldo prebiótico. Por ejemplo, cuando se calientan moléculas de formaldehído (H_2CO) en solución, reaccionan entre sí para formar casi todas las pentosas y las hexosas, así como algunos azúcares de siete carbonos. Además, los investigadores han anunciado recientemente el descubrimiento de la cetosa de tres carbonos mostrada en la Figura 5.1, junto con muchos otros compuestos estrechamente relacionados con los azúcares, en el meteorito de Murchison que cayó sobre Australia en 1969. De acuerdo con estas observaciones, los investigadores sospechan que los azúcares se sintetizan en partículas de polvo y otros desechos en el espacio interestelar y que podrían haber llegado a la Tierra cuando se estaba formando el planeta. La mayoría de los investigadores interesados en la evolución química mantiene que existía una gran diversidad de monosacáridos en el caldo prebiótico. Pero sigue siendo un misterio por qué la ribosa podría haber predominado y posibilitado la síntesis de nucleótidos. También parece ser altamente improbable que los monosacáridos fueran capaces de polimerizarse para formar los polisacáridos presentes en las células actuales. A continuación se analiza el porqué.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los azúcares simples se diferencian en tres aspectos:
  (1) localización del grupo carbonilo,
  (2) número de átomos de carbono, y
  (3) disposición espacial de sus átomos, especialmente las posiciones relativas de los grupos hidroxilo (OH).

Deberías ser capaz de...

Dibujar la fórmula estructural de un monosacárido en forma lineal y a continuación dibujar otros azúcares que se diferencien del primero en cada uno de los tres aspectos reseñados.

5.2 Estructura de los polisacáridos

Los **polisacáridos** son polímeros que se forman al unir monosacáridos. También se llaman hidratos de carbono complejos. Los polisacáridos más sencillos consisten en dos azúcares y se llaman **disacáridos.** Los dos monómeros pueden ser idénticos, como las dos moléculas de α-glucosa que se unen para formar la maltosa. O pueden ser distintos, como en la combinación de una molécula de glucosa y otra de galactosa que forma la

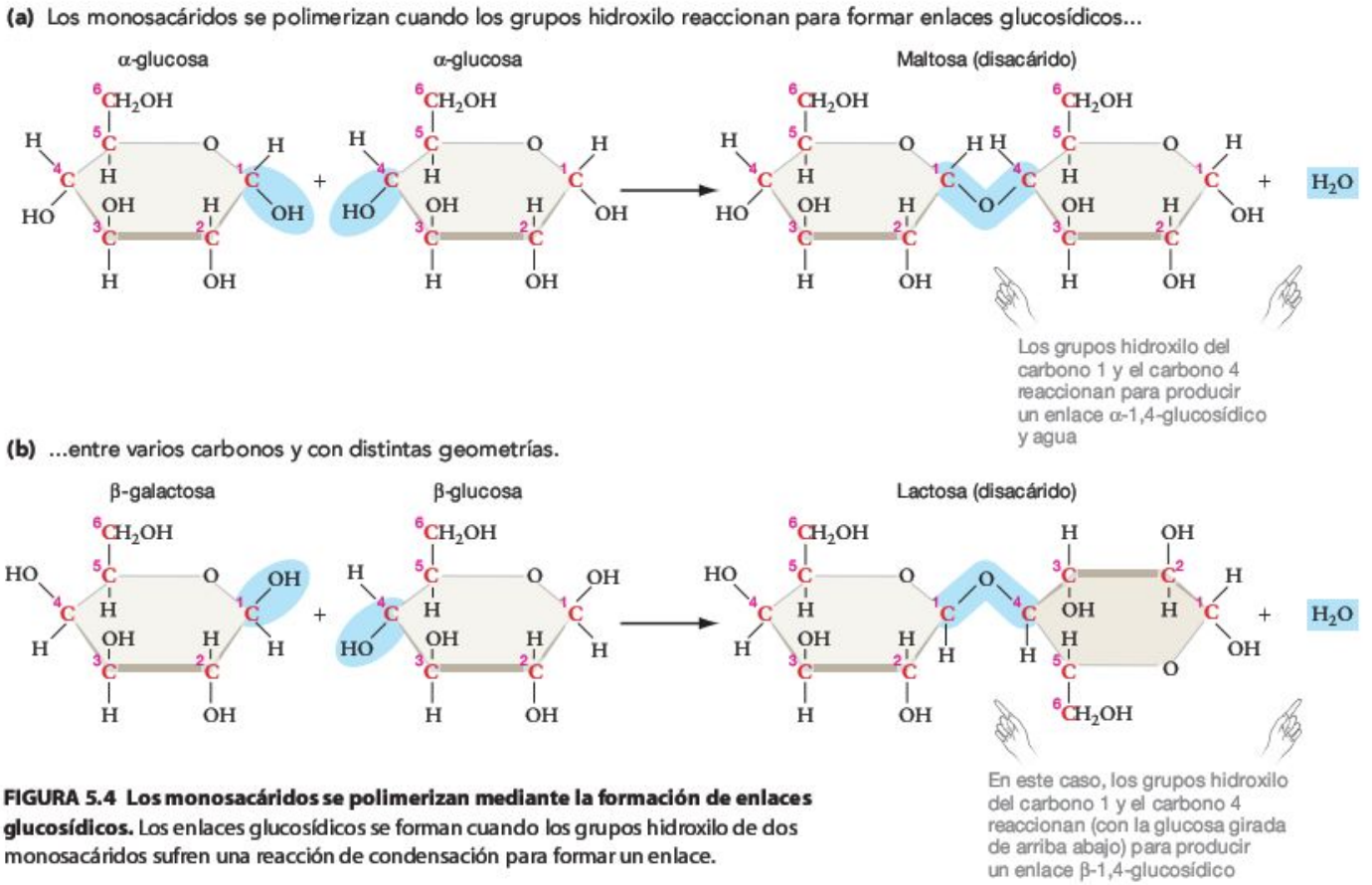


FIGURA 5.4 Los monosacáridos se polimerizan mediante la formación de enlaces glucosídicos. Los enlaces glucosídicos se forman cuando los grupos hidroxilo de dos monosacáridos sufren una reacción de condensación para formar un enlace.

lactosa, el azúcar más importante de la leche. (El **Cuadro 5.1** de la página 88 explica cómo pueden provocar enfermedades en las personas los problemas para metabolizar la lactosa o la galactosa.)

Los azúcares simples se polimerizan mediante una reacción de condensación que tiene lugar entre dos grupos hidroxilo, y resulta en un enlace covalente llamado **enlace glucosídico** (**Figura 5.4a**). Los enlaces glucosídicos son análogos a los enlaces peptídicos que mantienen unidas a las proteínas y a los enlaces fosfodiéster que unen los nucleótidos de los ácidos nucleicos. No obstante, hay una importante diferencia. Los enlaces peptídicos y fosfodiéster siempre se forman en la misma localización de los monómeros. Pero como los enlaces glucosídicos se forman entre grupos hidroxilo, y como cada monosacárido contiene al menos dos grupos hidroxilo, la localización y la geometría de los enlaces glucosídicos pueden ser enormemente variables en los polisacáridos (**Figura 5.4b**). Como ejemplo, se consideran las estructuras de los polisacáridos más comunes de los organismos actuales: almidón, glucógeno, celulosa y quitina, junto con un polisacárido modificado llamado peptidoglucano. Todas estas macromoléculas pueden contener de unos pocos cientos a muchos miles de monómeros (**Figura 5.5**), unidos por enlaces glucosídicos en distintas localizaciones.

Almidón: un polisacárido de depósito en las plantas

En las células de las plantas, los monosacáridos se almacenan para utilizarse posteriormente en forma de almidón. El **almidón** consiste únicamente en monómeros de α-glucosa unidos mediante enlaces glucosídicos. Como muestra el panel supe-

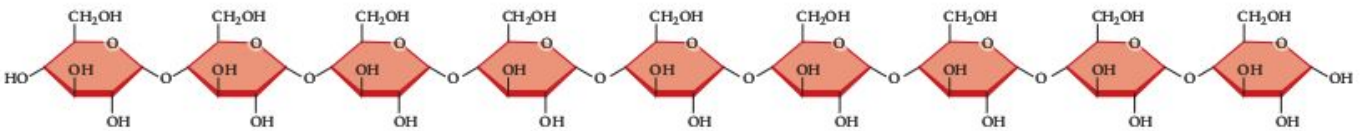


FIGURA 5.5 Los polisacáridos son polímeros de monosacáridos. Observa que los azúcares suelen dibujarse de forma simplificada para lograr mayor claridad.

EJERCICIO Rodea con un círculo los enlaces glucosídicos de este polisacárido.

rior de la **Tabla resumen 5.1**, el ángulo de los enlaces entre los carbonos 1 y 4 hace que la cadena de subunidades de glucosa se enrolle en una hélice. En cualquier caso, el almidón es realmente una mezcla de dos polisacáridos de ese tipo. Uno es una molécula no ramificada llamada amilosa, que contiene únicamente enlaces α-1,4-glucosídicos. El otro es una molécula ramificada llamada amilopectina. La ramificación de la amilopectina tiene lugar cuando se forman enlaces glucosídicos entre el carbono 1 de un monómero de glucosa de una cadena y el carbono 6 de una glucosa de otra cadena. En la amilopectina, las ramas surgen en aproximadamente uno de cada 30 monómeros.

Glucógeno: un polisacárido de depósito muy ramificado en los animales

El **glucógeno** desempeña el mismo papel de depósito en los animales que el almidón realiza en las plantas. En los seres humanos, por ejemplo, el glucógeno se almacena en el hígado y los músculos. Cuando empiezas a hacer ejercicio, las enzimas comienzan a romper el glucógeno en monómeros de glucosa, que a continuación se procesan en las células musculares para aportar energía. El glucógeno es un polímero de α-glucosa y es casi idéntico a la forma ramificada del almidón. Pero en vez de un enlace α-1,6-glucosídico en uno de cada 30 monómeros, surge una rama en cerca de una de cada 10 subunidades de glucosa (Tabla 5.1).

Celulosa: un polisacárido estructural de las plantas

Como señalaba el Capítulo 1, todas las células están contenidas por una membrana. En la mayoría de los organismos unicelulares y pluricelulares vivos, la célula también está rodeada por una capa de un material, llamada pared. La **pared celular** es una lámina protectora fuera de la célula. En las algas, las plantas, las bacterias, los hongos y muchos otros grupos, la pared celular está compuesta básicamente por uno o más polisacáridos.

En las plantas, la celulosa es el componente principal de la pared celular. La **celulosa** es un polímero de monómeros de β-glucosa, unidos por enlaces β-1,4-glucosídicos. Como muestra la Tabla 5.1, la geometría del enlace es tal que cada monómero de glucosa de la cadena está girado respecto al monómero adyacente. Esta disposición aumenta la estabilidad de las cadenas de celulosa, porque el giro hace posible que se formen múltiples enlaces de hidrógeno entre las cadenas adyacentes y paralelas de la celulosa. Como también muestra la Tabla 5.1, la celulosa suele existir en cadenas largas y paralelas unidas por esos enlaces de hidrógeno. Las fibras de celulosa unidas son fuertes y proporcionan soporte estructural a la célula.

Quitina: un polisacárido estructural de los hongos y los animales

La **quitina** es un polisacárido que endurece las paredes celulares de los hongos. También se encuentra en algunas algas y en muchos animales; es, por ejemplo, el componente más importante del esqueleto externo de los insectos y los crustáceos.

La quitina es similar a la celulosa, pero en vez de estar compuesta por monómeros de glucosa, el monosacárido implicado es uno denominado *N*-acetilglucosamina. Estos monómeros se abrevian «NAc». Los NAc están unidos por enlaces β-1,4-glucosídicos (Tabla 5.1). Como en la celulosa, la geometría de estos enlaces provoca que un residuo de cada dos esté girado.

Al igual que los monómeros de glucosa en la celulosa, las subunidades de *N*-acetilglucosamina en la quitina forman enlaces de hidrógeno entre cadenas adyacentes. El resultado es una lámina dura que confiere rigidez y protección.

Peptidoglucano: un polisacárido estructural de las bacterias

Las bacterias, como las plantas, tienen pared celular. Pero al contrario que las plantas, la mayoría de las bacterias carece de la capacidad de producir celulosa. En vez de ésta, un polisacárido llamado **peptidoglucano** hace que las paredes celulares bacterianas sean fuertes y firmes.

El peptidoglucano es el más complejo de los polisacáridos presentados hasta ahora. Tiene un largo esqueleto formado por dos tipos de monosacáridos que se alternan entre sí y están unidos mediante enlaces β-1,4-glucosídicos. Además, una cadena de aminoácidos se une a uno de los dos tipos de azúcar. Cuando se alinean las moléculas de peptidoglucanos, las cadenas de aminoácidos de las hebras adyacentes se unen mediante enlaces peptídicos. El **Cuadro 5.2** de la página 88 describe cómo ciertos antibióticos matan a las bacterias alterando las enzimas que catalizan la formación de las uniones cruzadas de enlaces peptídicos.

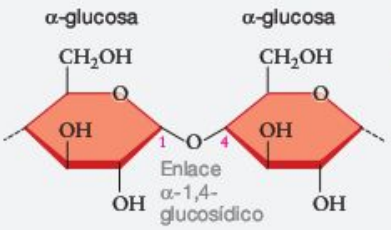
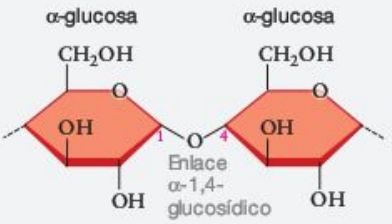
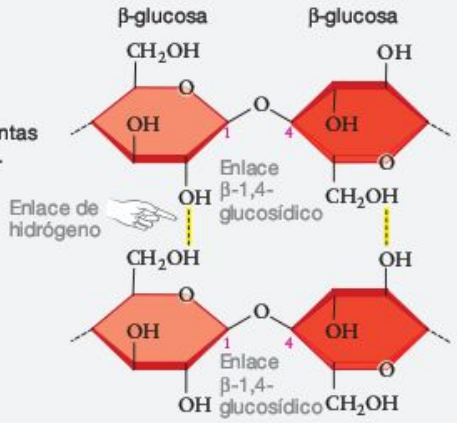
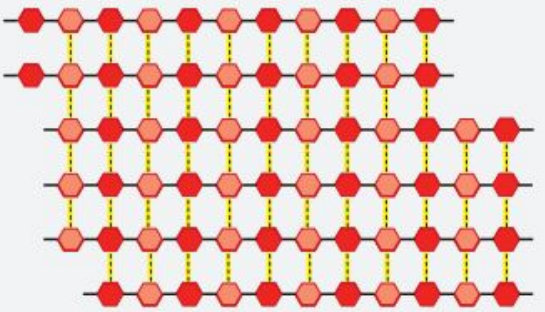
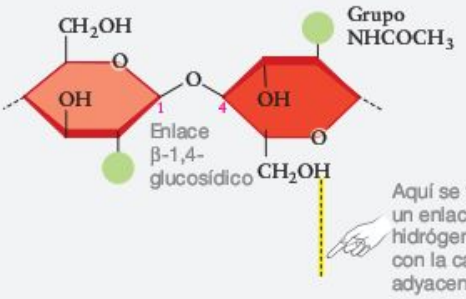
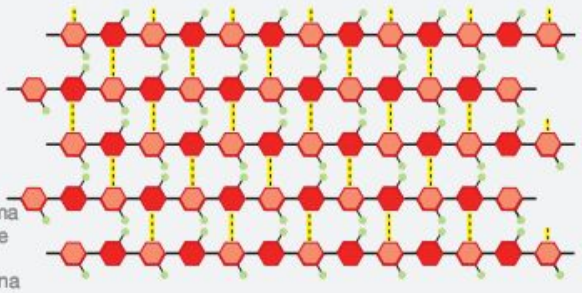
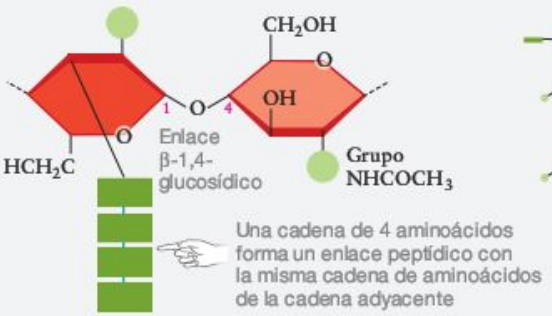
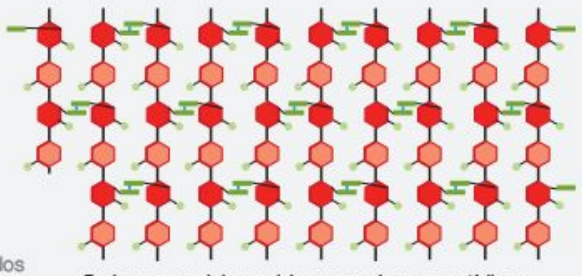
Aunque la presencia de aminoácidos confiere al peptidoglucano una estructura más compleja que la de la celulosa o la quitina, es importante destacar que estos tres polisacáridos tienen una importante característica en común. Los polisacáridos estructurales generalmente existen en forma de largas cadenas paralelas unidas entre sí. Este diseño confiere a los materiales fabricados con estas moléculas la capacidad de resistir a las fuerzas que tiren de ellos o les empujen, lo que un ingeniero llamaría tensión y compresión. De esta forma se correlaciona la estructura con la función de los polisacáridos estructurales.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Carbohydrate Structure and Function

Los polisacáridos y la evolución química

La celulosa es el compuesto orgánico más abundante de la Tierra hoy en día, y la quitina es probablemente la segunda más abundante en peso. Prácticamente todos los organismos producen glucógeno o almidón. Pero a pesar de su importancia actual para los organismos, los polisacáridos probablemente desempeñaron un papel muy pequeño, o ninguno, en el origen de la vida. Esta conclusión se sustenta en las siguientes observaciones:

TABLA RESUMEN **5.1 Los polisacáridos tienen una estructura variable**

Polisacárido	Estructura química	Estructura tridimensional
Almidón Uso: depósito de energía en células de las plantas (como patatas).		
Glucógeno Uso: depósito de energía en células animales (hígado, músculos).		
Celulosa Uso: soporte estructural en las paredes celulares de plantas y muchas algas.		
Quitina Uso: soporte estructural en las paredes celulares de hongos y esqueletos externos de insectos y crustáceos.		
Peptidoglucano Uso: soporte estructural en las paredes celulares bacterianas.		

CUADRO 5.1 Intolerancia a la lactosa y galactosemia

La mayoría de los organismos posee un amplio conjunto de enzimas que catalizan las reacciones de los azúcares. Una enzima distinta procesa cada tipo de reacción. Esto no debería resultar sorprendente, si se considera que los azúcares tienen distintas formas y que la capacidad del lugar activo de una enzima para catalizar una reacción depende de la forma del sustrato. Como se explicó en el Capítulo 3, la especificidad de la acción enzimática es un magnífico ejemplo de cómo la estructura de una molécula se correlaciona con su función.

La enzima humana lactasa, por ejemplo, solo cataliza una reacción, en la que el disacárido lactosa se rompe en sus dos monosacáridos componentes: la glucosa y la galactosa. Otra enzima, llamada 1-fosfato uridil transferasa, interviene en la conversión de la galactosa en glucosa. Si en la dieta están presentes lactosa y galactosa pero estas enzimas no funcionan bien, los dos azúcares se acumulan en el organismo y causan una enfermedad.

El trastorno conocido como intolerancia a la lactosa ocurre en casi todas las personas adultas en algún grado. La lactosa es un azúcar destacado de los productos lácteos; en los individuos con intolerancia a la lactosa, la enzima lactasa solo se produce en la infancia (cuando la fuente principal de alimentos es la leche materna). La producción de lactasa termina cuando estos individuos maduran. Este proceso se ha observado en la mayoría de las culturas en las que las dietas tradicionales no incluían la leche de vaca. Las vacas lecheras eran desconocidas en el pueblo tailandés hasta hace poco, por ejemplo, y el 97 por ciento de las personas de ese pueblo tiene intolerancia a la lactosa de adultas. Este proceso también es lógico, porque sería una pérdida de tiempo y de energía para el organismo producir una enzima que carece de sustrato. Si estos individuos beben leche una vez que finaliza la producción de lactosa, no obstante, la lactosa no procesada provoca distensión abdominal, dolor abdominal y diarrea. Pero en las culturas en las que la leche ha sido una fuente de alimentos importante en los adultos durante muchos siglos, la producción de lactasa se mantiene toda la vida. El 97 por ciento de los daneses, por ejemplo, tolera la lactosa toda su vida.

Para entender la tolerancia e intolerancia a la lactosa, recuerda el concepto de adaptación introducido en el Capítulo 1. Una adaptación es un rasgo que aumenta la eficacia biológica de los individuos en un ambiente determinado. La intolerancia a la lactosa es una adaptación al ambiente en el que la leche no está disponible para los adultos. La tolerancia a la lactosa, por el contrario, es una adaptación a los ambientes en los que la leche es fácil de conseguir para los adultos.

Desgraciadamente, los problemas del metabolismo de la galactosa son completamente no adaptativos, lo que significa que no aumentan la eficacia biológica en ningún ambiente conocido. Si un niño carece de la enzima que convierte la galactosa en glucosa, las concentraciones de galactosa aumentan en la sangre y causan el conjunto de síntomas conocidos como «galactosemia» (galactosa en sangre). Los individuos que sufren galactosemia tienen riesgo de padecer retraso mental o incluso de morir. La única cura es excluir la galactosa de la dieta. En cantidades suficientemente grandes, la leche, el yogurt, el queso y otros productos lácteos son sustancias mortales para estos individuos.

CUADRO 5.2 ¿Cómo matan a las bacterias la penicilina y la cefalosporina?

Las bacterias son organismos unicelulares que viven en prácticamente todos los hábitats conocidos, incluyendo el cuerpo humano. Los **antibióticos** son moléculas que matan a las bacterias. El primer antibiótico que los investigadores descubrieron y utilizaron para curar infecciones en seres humanos se produce naturalmente, por un hongo del suelo llamado *Penicillium chrysogenum*. El suelo está lleno de bacterias y hongos que compiten por el espacio, el agua y los nutrientes. Algunos hongos reducen la competición produciendo y secretando antibióticos que matan a las bacterias que los rodean. El fármaco llamado penicilina es una de esas moléculas, y su nombre deriva de la especie que lo produce.

La penicilina y el fármaco llamado cefalosporina, producido naturalmente por especies de hongos del suelo del género *Cephalosporium*, están relacionadas estrechamente en cuanto a estructura y función. Estas moléculas son eficaces porque se unen fuertemente a las enzimas que catalizan la formación de uniones cruzadas entre las cadenas individuales del peptidoglucano. Sin estas uniones cruzadas, la pared celular bacteriana empieza a debilitarse. Finalmente cede y se desgarra, y la célula se destruye. La penicilina y la cefalosporina causan muy pocos efectos secundarios a las personas, pues la unión entre estos fármacos y la enzima de la pared celular es extremadamente específica. Las células humanas no se afectan por la presencia de penicilina o cefalosporina, ya que nuestras células carecen de las enzimas implicadas en la formación de uniones cruzadas del peptidoglucano.

Sin embargo, como respuesta al uso generalizado de penicilina y cefalosporina, muchas poblaciones bacterianas han desarrollado una enzima que degrada estos fármacos y los convierte en ineficaces (el Capítulo 24 explica en detalle cómo evoluciona la resistencia a los fármacos). Los investigadores han respondido sintetizando moléculas muy relacionadas estructuralmente con la penicilina y la cefalosporina, y con la misma función, pero que no resultan tan afectadas por la enzima bacteriana recién evolucionada. De hecho, pueden resultarte familiares algunas de esas penicilinas y cefalosporinas sintéticas, en tu experiencia personal. Incluyen moléculas ampliamente recetadas, como la meticilina, la oxacilina, la ampicilina y la ceftriaxona.

- No existen mecanismos plausibles para la polimerización de los monosacáridos bajo las condiciones prevalentes al inicio de la historia de la Tierra. En células y en experimentos de laboratorio, los enlaces glucosídicos mostrados en la Figura 5.4 y la Tabla 5.1 solo se forman con la ayuda de enzimas especializadas.
- Es muy probable que la vida empezara como una molécula de RNA. Sin embargo, los investigadores todavía tienen que descubrir una ribozima que pueda unir azúcares simples catalizando la formación de enlaces glucosídicos. Así pues, parece extremadamente improbable que los polisacáridos estuvieran presentes en cantidades significativas durante el mundo de RNA.
- Incluso aunque los monosacáridos contengan grandes cantidades de grupos hidroxilo y carbonilo, carecen de la diversidad de grupos funcionales presentes en los aminoácidos. Los polisacáridos también tienen estructuras secundarias sencillas, consistentes en uniones entre cadenas adyacentes. Así pues, carecen de la complejidad química y estructural que convierte a las proteínas, y en menor grado al RNA, en catalizadores eficientes. Hasta la fecha no se ha descubierto ninguna reacción catalizada por polisacáridos.
- Los monómeros de los polisacáridos no son capaces de realizar el emparejamiento de bases complementarias. Al igual que las proteínas, pero al contrario que el DNA y el RNA, los polisacáridos no pueden proporcionar la información necesaria para copiarse a sí mismos. Hasta donde se sabe, ningún polisacárido almacena información en las células. Así pues, nadie ha propuesto que el primer ente vivo pudiera haber sido un polisacárido.

Aunque los polisacáridos probablemente no desempeñaron un papel significativo en las primeras formas de vida, se hicieron enormemente importantes una vez que evolucionó la vida celular. Más adelante analizaremos con detalle cómo funcionan en las células actuales.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los polisacáridos se forman cuando las enzimas catalizan la formación de enlaces glucosídicos entre monosacáridos en la forma α o β.
- La mayoría de los polisacáridos son moléculas largas y lineales, pero algunos se ramifican extensamente. Entre las formas lineales, es frecuente que las cadenas adyacentes se unan mediante enlaces de hidrógeno y otros tipos de uniones.

Deberías ser capaz de...

1) Bosquejar las estructuras del glucógeno y la celulosa.
2) Marcar los enlaces glucosídicos de cada estructura.
3) Indicar dónde se forman enlaces de hidrógeno entre las cadenas adyacentes de la celulosa.
4) Comprobar el trabajo con la Tabla 5.1.

5.3 ¿Qué hacen los hidratos de carbono?

El Capítulo 4 introdujo una de las cuatro funciones básicas que los hidratos de carbono realizan en los organismos: suministrar los ladrillos de las moléculas imprescindibles para las células. Recuerda que el RNA y el DNA contienen azúcares (los azúcares de cinco carbonos ribosa y desoxirribosa, respectivamente). En los nucleótidos, que están compuestos de un azúcar, un grupo fosfato y una base nitrogenada, el azúcar funciona como una subunidad de la molécula. Pero los azúcares con frecuencia no solo suministran los «esqueletos carbonados» desnudos utilizados en la síntesis de importantes moléculas; tus células están sintetizando en este instante aminoácidos, por ejemplo, utilizando los azúcares como punto de partida.

Aunque los detalles de cómo se utilizan los azúcares para sintetizar aminoácidos y otras moléculas complejas están fuera del alcance de este libro, será productivo detenerse en las otras tres funciones principales de los hidratos de carbono.

Los hidratos de carbono tienen distintas funciones en las células: proporcionan materiales estructurales fibrosos, indican la identidad celular y almacenan energía química.

Los hidratos de carbono como moléculas estructurales

La celulosa y la quitina, junto con el peptidoglucano (polisacárido modificado) son componentes estructurales cruciales. Forman fibras que confieren fuerza y elasticidad a las células y los organismos.

Para apreciar por qué la celulosa, la quitina y el peptidoglucano son eficaces como moléculas estructurales, recuerda que forman largas cadenas y que se pueden formar enlaces entre las cadenas adyacentes. La Tabla 5.1 detalla cómo se forman esos enlaces. En las paredes celulares de las plantas, un conjunto de aproximadamente 80 moléculas de celulosa están unidas entre sí por enlaces de hidrógeno para formar una fibra dura. Estas fibras de celulosa, a su vez, se entrecruzan para formar una lámina dura (**Figura 5.6a**). Grupos de moléculas de quitina también se organizan en fibras unidas por enlaces de hidrógeno. Aunque cada enlace de hidrógeno individual de la celulosa o la quitina es relativamente débil, la combinación de muchos enlaces débiles permite a estos polisacáridos estructurales formar grandes fibras que son fuertes pero flexibles. Las fibras de quitina endurecen las paredes celulares de los hongos, y se superponen en el esqueleto externo de los insectos para formar una lámina densa e impermeable (**Figura 5.6b**). En las paredes celulares de las bacterias, la presencia de residuos de aminoácidos del peptidoglucano permite uniones cruzadas entre fibras adyacentes, mediante enlaces peptídicos, para formar láminas duraderas (**Figura 5.6c**).

Además de ser rígidos y fuertes, los hidratos de carbono estructurales son duraderos. Casi todos los organismos tienen las enzimas necesarias para romper los enlaces glucosídicos α-1,4 y α-1,6 que mantienen unidos al almidón y a las moléculas de glucógeno, pero solo unos pocos organismos tienen enzimas capaces de hidrolizar los enlaces β-1,4-glucosídicos de la celulosa, la quitina y el peptidoglucano.

FIGURA 5.6 La celulosa, la quitina y el peptidoglucano forman fibras o láminas resistentes.

La forma y la orientación de los enlaces β-1,4-glucosídicos hacen que sea difícil romperlos, y pocas enzimas tienen lugares activos con la geometría correcta y los grupos reactivos apropiados para hacerlo. Como resultado, los polisacáridos estructurales son resistentes a la degradación y el deterioro.

Irónicamente, la durabilidad de la celulosa es importante para la digestión, aunque la celulosa que ingieres cuando comes plantas atraviese el intestino sin ser digerida. La celulosa que comes se llama fibra dietética. La celulosa de la fibra dietética, como la celulosa de un pañuelo de papel, absorbe agua. La presencia de fibra añade agua a las heces. Además, la celulosa contribuye a la masa que ayuda al material fecal a moverse más rápido por el tubo digestivo, previniendo el cáncer de colon, el estreñimiento y otros problemas.

El papel de los hidratos de carbono en la identidad celular

Los polisacáridos no almacenan información en las células, pero sí *presentan* información muy importante, concretamente en la superficie externa de la célula. La **Figura 5.7** muestra cómo se produce esta presentación. Ciertas moléculas se proyectan hacia el exterior de la superficie celular, en el medio circundante. Estas moléculas se llaman glucoproteínas. Una **glucoproteína** es una proteína unida de forma covalente a un hidrato de carbono, habitualmente a las cadenas de azúcares relativamente cortos llamados oligosacáridos.

Las glucoproteínas son componentes cruciales en lo que los biólogos llaman reconocimiento de célula a célula y mensajes de célula a célula. Cada célula de tu organismo tiene glucoproteínas en su superficie que la identifican como parte de tu cuerpo. Las células del sistema inmunitario utilizan estas glucoproteínas para distinguir las células corporales de las células ajenas, como las bacterias. Además, cada tipo de células de un organismo multicelular (por ejemplo, las células nerviosas y las células musculares de tu cuerpo) presentan un conjunto diferente de glucoproteínas en la superficie. En las células, las glucoproteínas forman una «cubierta de azúcar» que funciona como la banda magnética de una tarjeta de crédito o el número de identificación personal (PIN) que se utiliza para acceder a una cuenta bancaria: identifica inmediatamente al individuo que lo lleva.

Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar dos células y, a continuación, añadir y marcar (1) las glucoproteínas que las identifican como distintos tipos celulares, y (2) las glucoproteínas que las identifican como parte de tu organismo.

La información de identidad presentada por las glucoproteínas ayuda a las células a reconocerse y comunicarse entre sí. El punto clave es reconocer que el gran número de monosacáridos estructuralmente distintos hace posible que exista un número enorme de oligosacáridos únicos. Como resultado, cada tipo celular y cada especie pueden exhibir una identidad única.

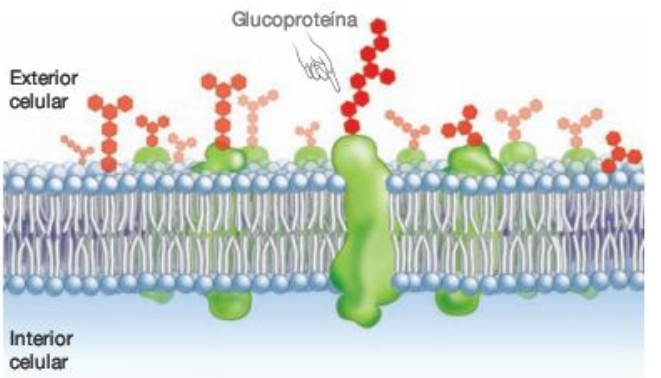


FIGURA 5.7 Los hidratos de carbono son una tarjeta de identificación para las células. Las glucoproteínas contienen grupos de azúcares que se proyectan fuera de la superficie de la membrana plasmática. Estos grupos de azúcares tienen estructuras distintivas que identifican el tipo o especie de la célula.

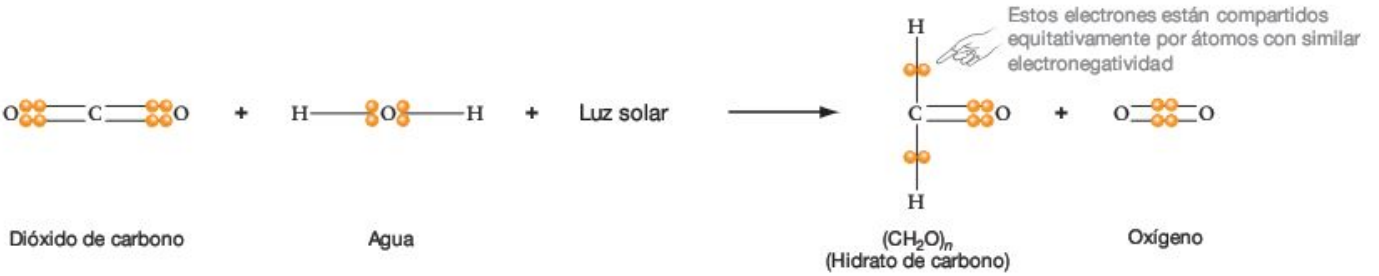


FIGURA 5.8 Los hidratos de carbono tienen mucha energía libre. En estos diagramas, las líneas horizontales representan enlaces covalentes. Los puntos simbolizan las posiciones relativas de los electrones en esos enlaces.

EJERCICIO Rodea con un círculo los enlaces con mayor energía libre de este diagrama.

El papel de los hidratos de carbono en el depósito de energía

Los envoltorios de caramelos prometen un rápido estímulo energético, y los anuncios de las bebidas para deportistas sostienen que sus productos proporcionan los hidratos de carbono necesarios para la máxima actividad. Si preguntas a amigos o familiares qué hacen los hidratos de carbono en el organismo, probablemente dirían algo como que «te dan energía»; y después de señalar que los hidratos de carbono también se utilizan para establecer la identidad celular, como material estructural, y como fuente de esqueletos carbonados para la síntesis de otras moléculas complejas, tendrías que asentir. Los hidratos de carbono almacenan y proporcionan energía química en las células. ¿Qué característica de los hidratos de carbono permite que esto sea posible?

Hidratos de carbono y energía libre Recuerda de capítulos anteriores que la base de la evolución química fue la conversión de la energía cinética de la luz solar y el calor en energía química almacenada en los enlaces de moléculas como el formaldehído (H_2CO) y el cianuro de hidrógeno (HCN). Hoy en día, la energía cinética de la luz solar se convierte en energía química almacenada en los enlaces de los hidratos de carbono, mediante el proceso conocido como **fotosíntesis.** La fotosíntesis de las plantas, las algas y algunas bacterias es un conjunto complejo de reacciones que se pueden resumir como sigue:

$$CO_2 + H_2O + \text{luz solar} \rightarrow (CH_2O)_n + O_2$$

donde $(CH_2O)_n$ representa un hidrato de carbono. La **Figura 5.8** muestra las fórmulas estructurales de las moléculas implicadas y representa las posiciones relativas de sus electrones unidos por enlaces covalentes. La clave para entender esta figura reside en comparar las posiciones de los electrones en los reactantes y los productos, y observar que los electrones unidos covalentemente en los enlaces C–H de los hidratos de carbono se comparten más equitativamente y, por tanto, se atraen con menos fuerza que en los enlaces C–O del dióxido de carbono. Lo mismo sucede con los enlaces carbono-carbono (C–C) de los hidratos de carbono: los electrones se comparten más equitativamente que en los enlaces C–O del dióxido de carbono.

Ahora, recuerda del Capítulo 2 que cuando los electrones son atraídos con fuerza por un átomo muy electronegativo como el oxígeno, tienen baja energía potencial. Pero cuando están unidos a un átomo menos electronegativo, como el carbono o el hidrógeno, están más lejos del núcleo y tienen alta energía potencial. Los enlaces C–C y C–H tienen mucha más energía libre que los enlaces C–O. Como resultado, los hidratos de carbono tienen mucha más energía libre que el dióxido de carbono.

La base de la fotosíntesis, entonces, es que la energía de la luz solar se transforma en energía química almacenada en los enlaces C–H y C–C de los hidratos de carbono. Cuando una célula necesita aprovechar su energía almacenada, los hidratos de carbono participan en reacciones exergónicas que sintetizan una molécula llamada **adenosín trifosfato (ATP).** En concreto, la energía liberada al procesar los azúcares se utiliza para sintetizar ATP a partir de un precursor llamado adenosín difosfato (ADP). La reacción global se escribe así:

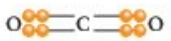
$$CH_2O + O_2 + ADP + P_i \rightarrow CO_2 + H_2O + ATP$$

Es decir, la energía química almacenada en los enlaces C–H y C-C de los hidratos de carbono se transfiere a energía química en forma del tercer grupo fosfato del ATP. La energía libre del ATP consigue reacciones como la polimerización, que serían endergónicas sin él, mueve los músculos y realiza otros trabajos en las células. Los hidratos de carbono son como el agua que se acumula detrás de una presa; el ATP es la electricidad, generada en la presa, que ilumina tu casa. Los hidratos de carbono almacenan energía química; el ATP la «gasta».

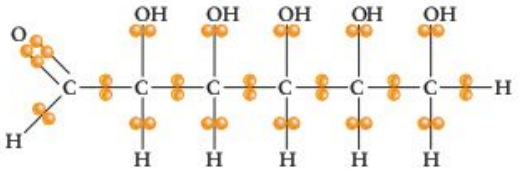
En próximos capítulos analizaremos en detalle cómo se producen los azúcares y otros hidratos de carbono en los organismos, y cómo se degradan esos hidratos de carbono para proporcionar a las células energía química útil en forma de ATP. Ahora, lo importante es darse cuenta de que los hidratos de carbono almacenan y proporcionan energía química a las células porque contienen muchos enlaces C–H y porque los enlaces C–H tienen mucha energía libre.

La **Figura 5.9** resume y amplía estos puntos. Por ejemplo, compara la estructura del dióxido de carbono y el hidrato de carbono mostrados en la Figura 5.9a y 5.9b, y observarás que los átomos de hidrógeno (un electrón más un protón) se han añadido al hidrato de carbono. Como muestra la Figura 5.9c, las subunidades de ácidos grasos presentes en las grasas tienen incluso más energía libre que los hidratos de carbono. Los ácidos grasos están compuestos mayormente por largas cadenas

(a) Dióxido de carbono



(b) Un hidrato de carbono



(c) Un ácido graso (componente de las moléculas de grasa)

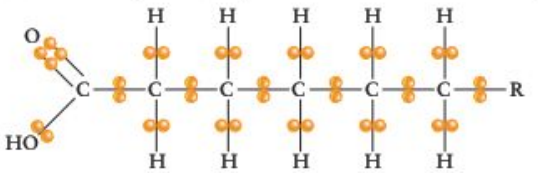


FIGURA 5.9 En los organismos, la energía libre se almacena en enlaces C–H y C–C. (a) En el dióxido de carbono, los electrones implicados en los enlaces covalentes son atraídos fuertemente por el átomo de oxígeno. **(b)** En los hidratos de carbono como el azúcar mostrado aquí, muchos de los electrones del enlace covalente están compartidos débilmente entre los átomos de H y C. **(c)** Los ácidos grasos presentes en las moléculas de grasa tienen más enlaces C–H y menos C–O que los hidratos de carbono.

EJERCICIO Marca la molécula con la mayor cantidad de energía libre, y la molécula con la menor cantidad.

PREGUNTA ¿Qué molécula tiene mayor energía potencial? ¿Y cuál tiene mayor energía química?

de átomos de carbono unidos a átomos de hidrógeno. En comparación con los hidratos de carbono, las grasas contienen más enlaces C–C y C–H y muchos menos enlaces C–O. En esencia, los enlaces C–C y C–H tienen mucha energía libre porque los electrones se comparten por igual por parte de átomos con baja electronegatividad, mientras que los enlaces C–O tienen poca energía libre porque el átomo de oxígeno, muy electronegativo, atrae a los electrones con mucha fuerza. Los hidratos de carbono y las grasas se utilizan como combustible en las células. Las grasas se explican con más detalle en el Capítulo 6.

¿Cómo almacenan energía los hidratos de carbono?

El almidón y el glucógeno son moléculas de depósito de energía muy eficientes porque se polimerizan mediante enlaces α-glucosídicos, en vez de los enlaces β-glucosídicos presentes en los polisacáridos estructurales. Los enlaces α de los polisacáridos de depósito se hidrolizan fácilmente para liberar los azúcares, mientras que los enlaces β de los polisacáridos estructurales resisten a la degradación enzimática. Las subunidades de glucosa que son hidrolizadas del almidón y el glucógeno se procesan después en reacciones que resultan en la producción de ATP. El almidón y el glucógeno son como una barra de caramelo que tiene secciones, de modo que se puede desprender un pedazo siempre que necesites un empujón.

La enzima más importante implicada en catalizar la hidrólisis de los enlaces α-glucosídicos del glucógeno se llama **fosforilasa.** Las enzimas implicadas en romper esos enlaces en el almidón se llaman **amilasas.** La mayoría de tus células contiene fosforilasa, de modo que pueden degradar el glucógeno para obtener glucosa a demanda. Las glándulas salivares y el páncreas también producen amilasas que se secretan a la boca y el intestino delgado, respectivamente. Estas amilasas son las responsables de digerir el almidón que comes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los hidratos de carbono tienen varias funciones importantes en las células, además de proporcionar los ladrillos para la síntesis de compuestos más complejos.
- Los polisacáridos como la celulosa, la quitina y el peptidoglucano forman paredes celulares, que proporcionan resistencia estructural a las células.
- Las glucoproteínas se proyectan fuera de la superficie celular. Proporcionan un PIN molecular que identifica el tipo celular y la especie.
- El almidón y el glucógeno almacenan azúcares para su posterior utilización en reacciones que producen ATP. Los azúcares contienen grandes cantidades de energía química porque tienen átomos de carbono unidos a átomos de hidrógeno o a otros átomos de carbono. Estos enlaces tienen mucha energía libre debido a que los electrones se comparten por igual por parte de átomos con baja electronegatividad.

Deberías ser capaz de...

1) Identificar dos aspectos de las estructuras de la celulosa, la quitina y el peptidoglucano que se correlacionen con su función de moléculas estructurales.
2) Describir cómo los hidratos de carbono que has comido hoy con el desayuno están funcionando ahora mismo en tu organismo.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los azúcares y otros hidratos de carbono poseen una estructura muy variable.

Los hidratos de carbono son compuestos orgánicos con un grupo carbonilo y de unos pocos a muchos grupos hidroxilo. Pueden existir como azúcares simples llamados monosacáridos o en forma de complejos polisacáridos. Hay muchos tipos de monosacáridos, y cada uno se diferencia por una o más de las siguientes características: (1) la localización de su grupo carbonilo, al final de la molécula o dentro de ella; (2) el número de átomos de carbono que contienen, de tres a siete generalmente; y (3) la orientación de su grupo hidroxilo en la cadena lineal y/o la forma en anillo. Además, la mayoría de los monosacáridos tiene isómeros ópticos.

Deberías ser capaz de dibujar dos monosacáridos y explicar al menos dos aspectos de su estructura que sean variables.

Los monosacáridos son monómeros que se polimerizan para formar polímeros llamados polisacáridos, mediante distintos tipos de enlaces glucosídicos.

Los monosacáridos se pueden unir entre sí mediante enlaces covalentes, llamados enlaces glucosídicos, que unen grupos hidroxilo de moléculas adyacentes. Al contrario que los enlaces peptídicos que forman las proteínas y los enlaces fosfodiéster de los ácidos nucleicos, los enlaces glucosídicos pueden formarse en distintos lugares de un monosacárido. Los diferentes disacáridos y polisacáridos se diferencian en el tipo de monómeros implicados y en la localización de los enlaces glucosídicos entre ellos. Los polisacáridos más comunes en los organismos actuales son el almidón, el glucógeno, la celulosa y la quitina; el peptidoglucano es un polisacárido abundante que tiene unidas cadenas cortas de aminoácidos.

Deberías ser capaz de dibujar dos disacáridos y explicar al menos dos aspectos de su estructura que sean variables.

Los hidratos de carbono realizan muchas funciones en las células, desde almacenar energía hasta formar fibras estructurales resistentes.

El almidón y el glucógeno están compuestos de moléculas de glucosa en la forma α en anillo, unidas por enlaces glucosídicos entre los carbonos primero y cuarto. En algunas formas del almidón, las cadenas individuales se unen ocasionalmente a otras cadenas; en el glucógeno estas uniones son tan abundantes como para formar una molécula muy ramificada. El almidón y el glucógeno funcionan como moléculas de depósito de energía. Como los azúcares contienen muchos enlaces C–C y C–H, incluyen una cantidad importante de energía química. Cuando las células necesitan energía, ciertas enzimas hidrolizan los enlaces α-1,4-glucosídicos del almidón o el glucógeno. La reacción libera moléculas de glucosa que a continuación se procesan en reacciones que conducen a la formación de ATP. Las células pueden utilizar fácilmente la energía química en forma de ATP.

La celulosa, la quitina y el peptidoglucano están formados por monosacáridos unidos por enlaces β-1,4-glucosídicos. Cuando las moléculas individuales de estos polisacáridos se alinean, se forman enlaces laterales entre ellas. En la celulosa y la quitina, las moléculas individuales se unen mediante enlaces de hidrógeno; en el peptidoglucano, las uniones intermoleculares consisten en enlaces peptídicos entre las cadenas de aminoácidos que se proyectan del polisacárido. Los enlaces de hidrógeno producen haces de moléculas de celulosa y quitina que forman fibras elásticas y fuertes; cuando se crean enlaces peptídicos entre muchas cadenas de peptidoglucano, el resultado es una dura sustancia fibrosa o laminar. La celulosa, la quitina y el peptidoglucano confieren soporte a las células y los organismos. Además, pocos organismos tienen enzimas que puedan degradar los enlaces β-1,4-glucosídicos, lo que hace que las paredes celulares compuestas por celulosa, quitina y peptidoglucano sean resistentes al ataque. En los hidratos de carbono, como en las proteínas y los ácidos nucleicos, la estructura está relacionada con la función.

Deberías ser capaz de describir dos diferencias clave en la estructura de los polisacáridos que funcionan como depósito de energía frente a los que confieren soporte estructural.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Carbohidrate Structure and Function

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál es la diferencia entre un monosacárido, un disacárido y un polisacárido?
   a. El número de átomos de carbono en la molécula.
   b. El tipo de enlace glucosídico entre los monómeros.
   c. La disposición espacial de los residuos hidroxilo en la molécula.
   d. El número de monómeros en la molécula.
2. ¿Qué tipo de enlace permite la polimerización de los azúcares?
   a. Enlace glucosídico.
   b. Enlace fosfodiéster.
   c. Enlace peptídico.
   d. Enlaces de hidrógeno.
3. ¿Qué mantiene a las moléculas de celulosa unidas en haces lo suficientemente grandes como para formar fibras?
   a. La pared celular.
   b. Enlaces peptídicos.
   c. Enlaces de hidrógeno.
   d. Interacciones hidrófobas entre distintos residuos de la hélice de celulosa.
4. ¿Cuáles son las funciones principales de los hidratos de carbono en las células?
   a. Depósito de energía, identidad celular, estructura y ladrillos para síntesis.
   b. Catálisis, estructura y transporte.
   c. Depósito de información y catálisis.
   d. Recepción de señales, transporte de señales y respuesta a las señales.

5. ¿Por qué es improbable que los hidratos de carbono desempeñaran un papel importante en el origen de la vida?
   a. No pueden producirse en la evolución química.
   b. Tienen isómeros ópticos.
   c. Son posibles más tipos de enlaces glucosídicos de los presentes realmente en los organismos.
   d. No se polimerizan sin la ayuda de enzimas.

6. ¿Cuál es una forma «rápida e informal» de analizar cuánta energía libre tiene una molécula orgánica?
   a. Contar el número de átomos de oxígeno que contiene.
   b. Contar el número de enlaces C–H que contiene.
   c. Contar el número de enlaces C–O que contiene.
   d. Determinar si contiene un grupo carbonilo.

Respuestas: 1. d; 2. a; 3. c; 4. a; 5. d; 6. b

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica por qué la estructura de los hidratos de carbono apoya su función de señalizar la identidad de una célula.
2. Dibuja la estructura en anillo de la glucosa en la forma α. A continuación añade otra molécula de glucosa con un enlace α-1,4-glucosídico, y después una tercera molécula de glucosa con un enlace α-1,6-glucosídico.
3. Compara y contrasta las estructuras y las funciones del almidón y el glucógeno. ¿En qué se parecen estas moléculas? ¿En qué se diferencian?
4. ¿Por qué los enlaces de un hidrato de carbono almacenan una gran cantidad de energía química, en comparación con la energía química depositada en los enlaces del dióxido de carbono?
5. ¿Qué aspectos de la estructura de la celulosa y la quitina soportan su función de proteger y fortalecer células y organismos?
6. El glucógeno y la celulosa consisten en monómeros de glucosa unidos por sus extremos. ¿En qué se diferencian las estructuras de estos polisacáridos? ¿En qué se diferencian sus funciones?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

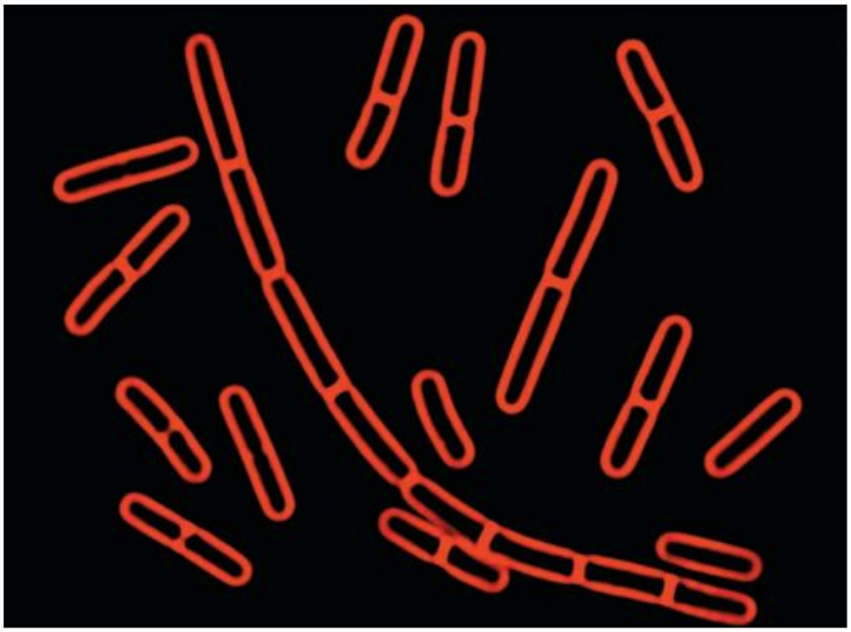
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. En los últimos años se ha popularizado un programa de adelgazamiento que hace hincapié en un mínimo consumo de hidratos de carbono. ¿Cuál es la explicación de esta dieta? (Nota: este programa dietético ha causado controversia y algunos médicos e investigadores no lo recomiendan.)
2. Para tratar la galactosemia, los médicos excluyen la galactosa, un monosacárido, de la dieta. ¿Por qué hay que excluir también el disacárido lactosa?
3. La amilasa, una enzima presente en la saliva humana, cataliza la hidrólisis de los enlaces α-1,4-glucosídicos del almidón. Si tienes en la boca una galleta salada el tiempo suficiente, empezará a saber dulce. ¿Por qué?
4. La lisozima, una enzima presente en la saliva, las lágrimas y otras secreciones, cataliza la hidrólisis de los enlaces β-1,4-glucosídicos del peptidoglucano. ¿Qué efecto tiene sobre las bacterias el contacto con esta enzima?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Lípidos, membranas y primeras células

6



Estas células bacterianas han sido teñidas con un compuesto rojo que se inserta en la membrana plasmática. La membrana plasmática define la célula, la unidad básica de la vida. En organismos unicelulares como los aquí mostrados, la membrana crea una separación física entre la vida del interior y la no vida del exterior.

CONCEPTOS CLAVE

- Los fosfolípidos son moléculas anfipáticas (tienen una región hidrófila y otra región hidrófoba). En solución, forman de manera espontánea bicapas que son selectivamente permeables, lo que significa que solo ciertas sustancias las atraviesan con facilidad.
- Los iones y las moléculas se difunden espontáneamente desde las regiones de alta concentración hacia las regiones de baja concentración. El agua se mueve a través de las bicapas lipídicas desde las regiones de alta concentración hacia las de baja concentración por ósmosis, un tipo especial de difusión.
- En las células, las proteínas de membrana son las responsables del paso de iones, moléculas polares y grandes moléculas que no pueden atravesar la membrana por sí mismas porque no son solubles en lípidos.

Las investigaciones descritas en capítulos anteriores apuntan que la evolución biológica comenzó con una molécula de RNA que podía copiarse a sí misma. A medida que la descendencia de esta molécula se multiplicaba en el caldo prebiótico, la selección natural habría favorecido versiones de esta molécula que fueran especialmente estables y eficaces en la catálisis. Otro gran hito de la historia de la vida fue cuando un descendiente de este replicante se rodeó de una membrana. Este acontecimiento creó la primera célula y, por tanto, el primer organismo.

La **membrana celular,** o **membrana plasmática,** es una capa de moléculas que rodea la célula, separándola del ambiente exterior y regulando selectivamente el paso de moléculas e iones dentro o fuera de la célula. La evolución de la membrana plasmática fue un desarrollo trascendental, ya que separó la vida de la no vida. Antes de que existieran las membranas plasmáticas, las moléculas autorreplicantes probablemente se adherían a minúsculas partículas minerales, fabricando copias de sí mismas a medida que encontraban los nucleótidos adecuados en el caldo prebiótico que las bañaba. Pero la membrana hizo posible un ambiente interno, uno que pudiera tener una composición química distinta de la del ambiente externo. Esto fue importante por dos motivos. En primer lugar, las reacciones químicas necesarias para la vida podrían ocurrir con mucha más eficiencia en un área restringida, porque los reactantes podrían juntarse con más frecuencia. En segundo lugar, la membrana serviría de barrera selectiva; es decir, podría mantener fuera de la célula a compuestos dañinos para el replicante, pero permitiría la entrada de compuestos necesarios para el replicante. La membrana no solo creó la célula, sino que también la convirtió en un recipiente de reacciones eficiente y dinámico.

El objetivo de este capítulo es investigar el comportamiento de las membranas, profundizando en cómo diferencian el ambiente interno del externo. Comenzaremos examinando la estructura y las propiedades de las moléculas más abundantes de las membranas plasmáticas: los compuestos «aceitosos» o «grasos» llamados lípidos. A continuación analizaremos cómo se comportan los lípidos cuando forman membranas. ¿Qué iones y moléculas pueden atravesar una membrana compuesta por lípidos? ¿Cuáles no pueden, y por qué? El capítulo termina explorando cómo pueden las proteínas que se incorporaron a la membrana lipídica controlar el flujo de materiales a través de la membrana.

6.1 Lípidos

Casi todos los bioquímicos están convencidos de que en el caldo prebiótico había ladrillos de las membranas, llamados lípidos. Esta conclusión se basa en la observación de que se han producido varios tipos de lípidos en los experimentos diseñados para reproducir las condiciones químicas y energéticas presentes al inicio de la historia de la Tierra. Por ejemplo, los experimentos de descarga eléctrica revisados en el Capítulo 3 consiguieron producir al menos dos tipos de lípidos.

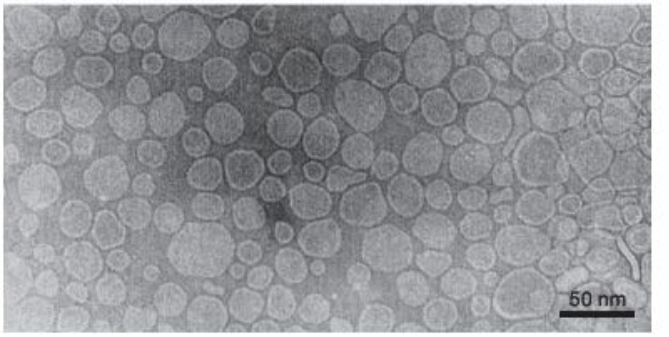
Una observación realizada por A. D. Bangham ilustra por qué es interesante este resultado. A finales de la década de 1950, Bangham realizó experimentos para determinar el comportamiento de los lípidos cuando se sumergen en agua. Pero hasta que no se inventó el microscopio electrónico, no supo cómo eran esas mezclas de lípidos y agua. Una vez que dispuso de **microscopio electrónico de transmisión,** Bangham obtuvo imágenes de sus mezclas de agua y lípidos con muchos aumentos y alta resolución. (En **BioHabilidades 8** hay una introducción a la microscopía electrónica de transmisión.) Las imágenes resultantes, llamadas **micrografías,** eran sorprendentes. Como muestra la **Figura 6.1a,** los lípidos habían formado espontáneamente compartimentos cerrados rellenos de agua. Bangham llamó «vesículas» a estas estructuras rodeadas por membranas y observó que recordaban a las células **(Figura 6.1b).** Bangham no había hecho nada especial a las mezclas de agua y lípidos, simplemente las había batido a mano.

El experimento suscita una serie de preguntas: ¿cómo podían haberse formado esas estructuras? ¿Es posible que existieran vesículas como esas en el caldo prebiótico? Si así fuera, ¿podrían haber rodeado a una molécula autorreplicante, convirtiéndose así en la primera membrana plasmática? Comenzaremos a contestar estas preguntas analizando qué son los lípidos y cómo se comportan.

¿Qué es un lípido?

Los capítulos anteriores analizaron las estructuras de las moléculas orgánicas llamadas aminoácidos, nucleótidos y monosacáridos, y explicaron cómo se polimerizan estos monómeros para formar macromoléculas. Aquí nos centraremos en otro de los tipos principales de moléculas de mediano tamaño presentes en los organismos vivos: los lípidos.

(a) En solución, los lípidos forman vesículas rellenas de agua.



(b) Los glóbulos rojos se parecen a las vesículas.

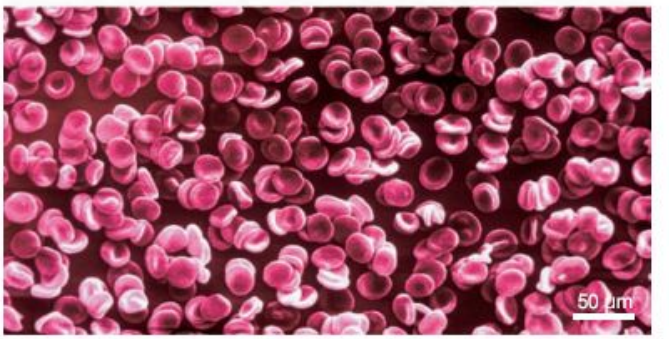


FIGURA 6.1 Los lípidos pueden formar vesículas similares a células cuando están en agua. (a) Microfotografía electrónica de transmisión que muestra una sección transversal de los minúsculos compartimentos abolsados formados cuando un investigador agitó una mezcla de lípidos y agua. **(b)** Microfotografía electrónica de barrido que muestra glóbulos rojos humanos. Ten en cuenta la escala.

Lípido es un término «cajón de sastre» para los compuestos carbonados presentes en los organismos, que son mayormente hidrófobos y no polares, lo que significa que no se disuelven fácilmente en agua. (Recuerda, del Capítulo 2, que el agua es un solvente polar.) No obstante, los lípidos no se disuelven en líquidos consistentes en compuestos orgánicos no polares.

Para entender por qué los lípidos no se disuelven en agua, examina el compuesto de cinco carbonos llamado isopreno que muestra la **Figura 6.2a;** observa que consiste en un grupo de átomos de carbono unidos a átomos de hidrógeno. Las moléculas que contienen solo carbono e hidrógeno, como el isopreno o el octano (véase el Capítulo 2), se llaman **hidrocarburos.** Los hidrocarburos son no polares, porque los electrones se comparten por igual en los enlaces carbono-hidrógeno. Esta propiedad convierte a los hidrocarburos en hidrófobos. Así pues, el motivo por el que los lípidos no se disuelven en agua es que tienen un significativo componente de hidrocarburos. La **Figura 6.2b** muestra un tipo de compuesto llamado **ácido graso,** que consiste en una cadena de hidrocarburo unido a un grupo funcional carboxilo (COOH). El isopreno y los ácidos grasos son los ladrillos clave de los lípidos presentes en los organismos.

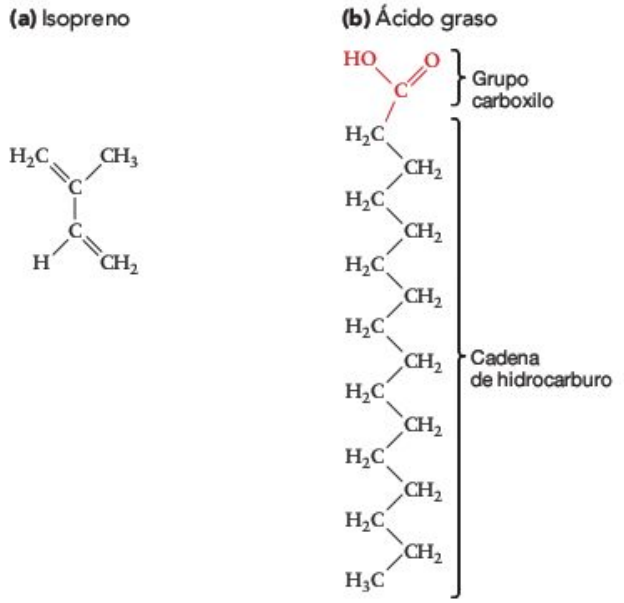


FIGURA 6.2 Los grupos de hidrocarburos hacen que los lípidos sean hidrófobos. (a) Los isoprenos son hidrocarburos. Las subunidades de isopreno se pueden unir por los extremos para formar largas cadenas de hidrocarburos. **(b)** Los ácidos grasos habitualmente contienen 14-20 átomos de carbono, la mayoría en sus largas cadenas de hidrocarburo.

EJERCICIO Rodea la porción hidrófoba del ácido graso.

Descripción de tres tipos de lípidos presentes en las células

Al contrario que los aminoácidos, los hidratos de carbono y los nucleótidos, los lípidos se definen por una propiedad física (su solubilidad) en vez de por su estructura química. Como resultado, la estructura de los lípidos es muy variable. Para aclarar este punto, consideraremos la estructura de los tipos de lípidos más importantes de las células: grasas, esteroides y fosfolípidos.

- Las **grasas** están compuestas de tres ácidos grasos unidos a una molécula de tres carbonos llamada **glicerol.** Por esta estructura, a las grasas también se les llama triacilgliceroles o triglicéridos. Como muestra la **Figura 6.3a,** las grasas se forman por una reacción de deshidratación entre un grupo hidroxilo del glicerol y el grupo carboxilo de un ácido graso. Las moléculas del glicerol y el ácido graso se unen mediante un **enlace éster,** análogo a los enlaces peptídicos, fosfodiéster y glucosídicos de las proteínas, ácidos nucleicos e hidratos de carbono, respectivamente. No obstante, las grasas no son polímeros, y los ácidos grasos no son monómeros. Como muestra la **Figura 6.3b,** los ácidos grasos no están unidos entre sí para formar una macromolécula del mismo modo que los aminoácidos, los nucleótidos y los monosacáridos. Después de estudiar la estructura de la Figura 6.3b, deberías ser capaz de explicar por qué las grasas almacenan una gran cantidad de energía química, y por qué son hidrófobas.

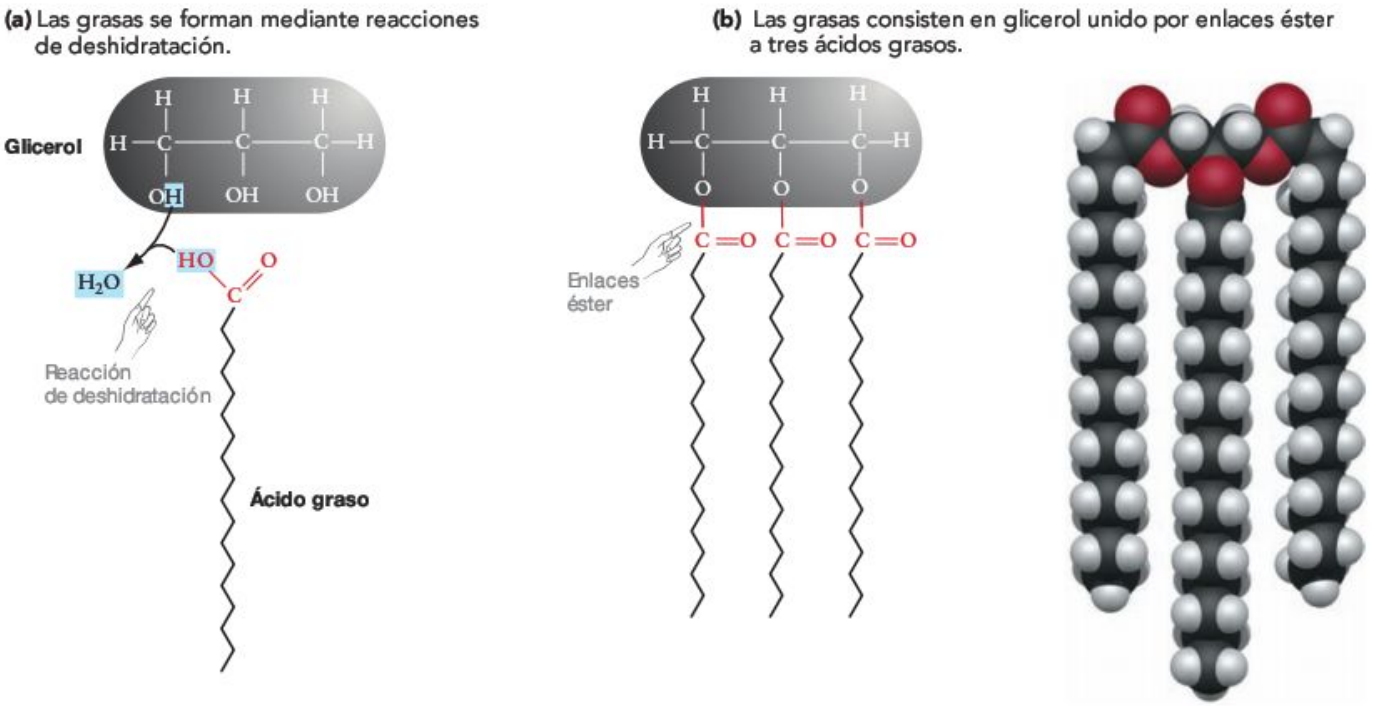


FIGURA 6.3 Las grasas son uno de los tipos de lípidos presentes en las células. (a) Cuando un ácido graso reacciona con el glicerol, se escinde una molécula de agua. **(b)** El enlace covalente resultante de esta reacción se denomina enlace éster. La grasa mostrada aquí como fórmula estructural y modelo volumétrico es la triestearina, el tipo más frecuente de grasa en la ternera.

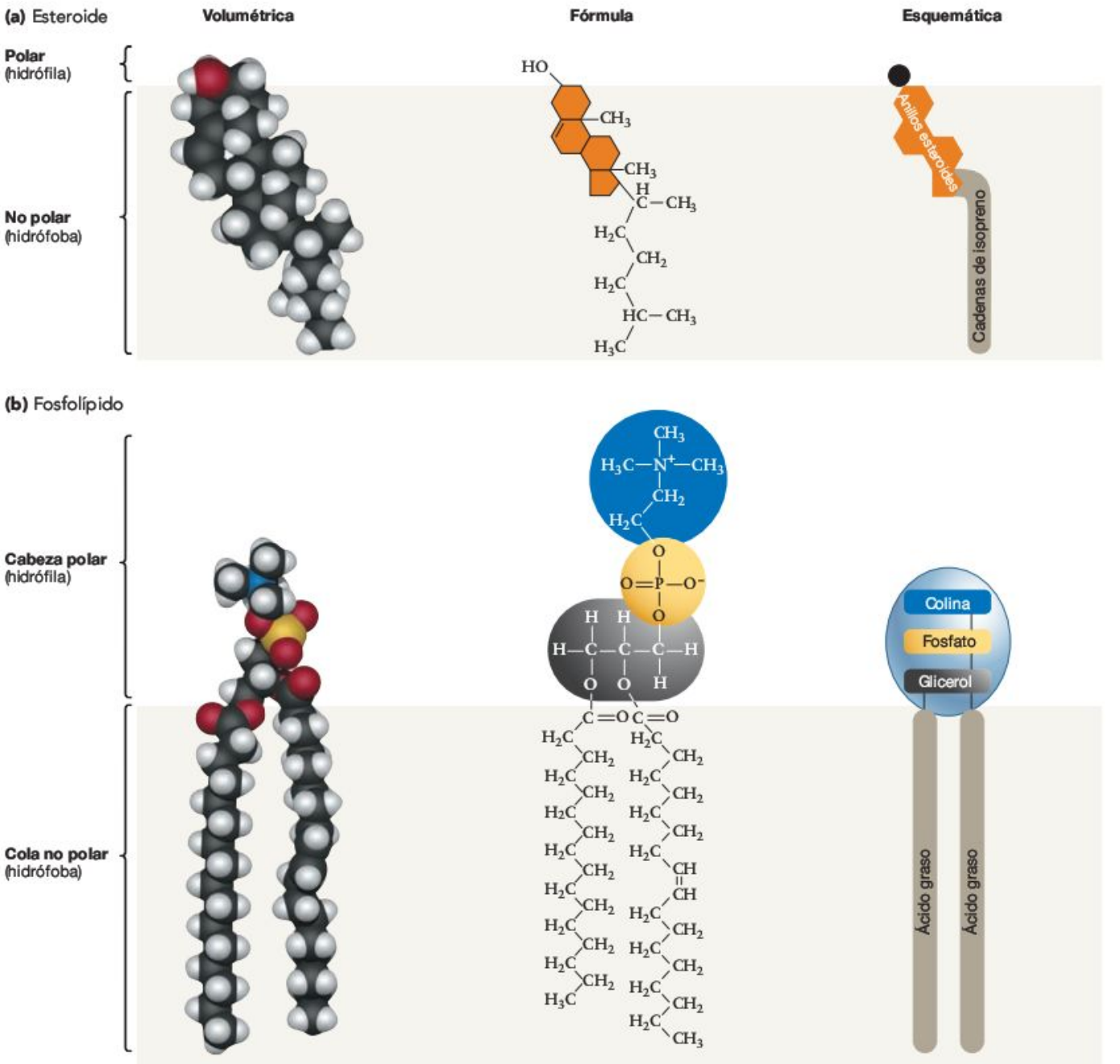


FIGURA 6.3 Los lípidos anfipáticos contienen elementos hidrófilos e hidrófobos. **(a)** Todos los esteroides tienen una estructura característica de cuatro anillos. **(b)** Todos los fosfolípidos consisten en un glicerol unido a un grupo fosfato y a dos cadenas de isopreno o a dos ácidos grasos.

PREGUNTA ¿Qué diferencia al colesterol, el esteroide mostrado en la parte (a), de otros esteroides?

PREGUNTA Si estas moléculas estuvieran en solución, ¿dónde interaccionarían las moléculas de agua con ellas?

- Los **esteroides** son una familia de lípidos caracterizada por la estructura de cuatro anillos mostrada en naranja oscuro en la **Figura 6.4a.** Los distintos esteroides se diferencian por los grupos funcionales o grupos laterales unidos a esos anillos. La molécula mostrada en la Figura 6.4a es el colesterol, que se diferencia por una «cola» de hidrocarburo formada por subunidades de isopreno. El colesterol es un importante componente de las membranas plasmáticas de muchos organismos. En los mamíferos, también se emplea como punto de partida para la síntesis de varias de las moléculas señalizadoras llamadas hormonas. Los estrógenos, la progesterona y la testosterona son ejemplos de hormonas derivadas del colesterol. Estas moléculas son las responsables de regular el desarrollo y la actividad sexual humana.
- Los **fosfolípidos** consisten en un glicerol unido a un grupo fosfato (PO_4^{2-}) y a dos cadenas de isopreno o a dos ácidos grasos. En algunos casos, el grupo fosfato se une a otra pequeña molécula orgánica, como la colina mostrada en el fosfolípido de la **Figura 6.4b.** Los fosfolípidos con colas de isopreno están presentes en el dominio *Archaea* introducido en el Capítulo 1; los fosfolípidos compuestos de ácidos grasos se encuentran en los dominios Bacteria y Eukarya. En los tres dominios de la vida, los fosfolípidos son importantes componentes de las membranas plasmáticas.

En resumen, los lípidos presentes en los organismos tienen muchas estructuras y funciones. Además de almacenar energía química y servir como señales entre las células, los lípidos actúan como pigmentos que capturan o responden a la luz solar, forman cubiertas impermeables en hojas y piel, y funcionan como vitaminas en un gran conjunto de procesos celulares. No obstante, la función más importante de los lípidos es su papel en la membrana plasmática. A continuación estudiaremos con más detalle los tipos específicos de lípidos presentes en las membranas.

Estructura de los lípidos de membrana

No todos los lípidos pueden formar las membranas artificiales observadas por Bangham y sus colaboradores. De hecho, en las membranas plasmáticas solo se encuentran habitualmente dos tipos de lípidos. Los lípidos que forman la membrana tienen una región hidrófila, polar, además de la región hidrófoba y no polar común a todos los lípidos. Para entender mejor esta estructura, echa un vistazo al fosfolípido de la Figura 6.4b. Observa que la molécula tiene una «cabeza» con enlaces covalentes muy polares, así como cargas positivas y negativas. Las cargas y los enlaces polares de la cabeza interaccionan con las moléculas de agua cuando el fosfolípido está en solución. Por el contrario, las largas colas de isopreno o ácidos grasos de un fosfolípido son no polares. Las moléculas de agua no pueden formar enlaces de hidrógeno con la cola de hidrocarburo, de modo que no interaccionan con esta parte de la molécula.

Los compuestos que contienen elementos hidrófilos e hidrófobos se llaman **anfipáticos** («empatía dual»). Los fosfolípidos son anfipáticos. Como muestra la Figura 6.4a, el colesterol también es anfipático. Tiene una región hidrófila y otra hidrófoba.

El carácter anfipático de los fosfolípidos es, con mucho, su propiedad biológica más importante. Es la responsable de su presencia en las membranas plasmáticas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las grasas, los esteroides y los fosfolípidos se diferencian en cuanto a su estructura y función: las grasas almacenan energía química; los esteroides anfipáticos son importantes componentes de las membranas celulares; los fosfolípidos son anfipáticos y generalmente son el componente más abundante de las membranas celulares.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar una versión genérica de una grasa, un esteroide y un fosfolípido.
2) Utilizar estos diagramas para explicar por qué el colesterol y los fosfolípidos son anfipáticos.
3) Explicar cómo se correlaciona la estructura de una grasa con su función en la célula.

6.2 Bicapas de fosfolípidos

Los fosfolípidos no se disuelven cuando se ponen en agua. Las moléculas de agua interaccionan con las cabezas hidrófilas de los fosfolípidos, pero no con las colas hidrófobas. En vez de disolverse en agua, los fosfolípidos pueden formar dos tipos de estructuras: micelas o bicapas lipídicas.

Las micelas (**Figura 6.5a**) son minúsculas gotas formadas cuando las cabezas hidrófilas de los fosfolípidos se orientan hacia el agua y las colas hidrófobas quedan juntas, lejos del agua. Las bicapas de fosfolípidos, o simplemente, **bicapas lipídicas,** se crean cuando se alinean dos láminas de moléculas de fosfolípidos. Como muestra la **Figura 6.5b,** las cabezas hidrófilas de cada capa se orientan hacia la solución circundante, mientras que las colas hidrófobas quedan enfrentadas dentro de la bicapa. De este modo, las cabezas hidrófilas interaccionan con el agua mientras que las colas hidrófobas interaccionan entre sí. Los fosfolípidos con colas relativamente delgadas tienden a formar micelas; los fosfolípidos con colas más voluminosas tienden a formar bicapas.

Una vez conocida la estructura de micelas y bicapas de fosfolípidos, el punto más importante es que se forman espontáneamente. No se requiere un aporte de energía. Puede ser difícil captar este concepto, porque la formación de estas estructuras disminuye claramente la entropía. Las micelas y las bicapas lipídicas están mucho más organizadas que los fosfolípidos que flotan libremente en una solución. La clave es reconocer que las micelas y las bicapas lipídicas son mucho más estables energéticamente que las moléculas independientes en solución.

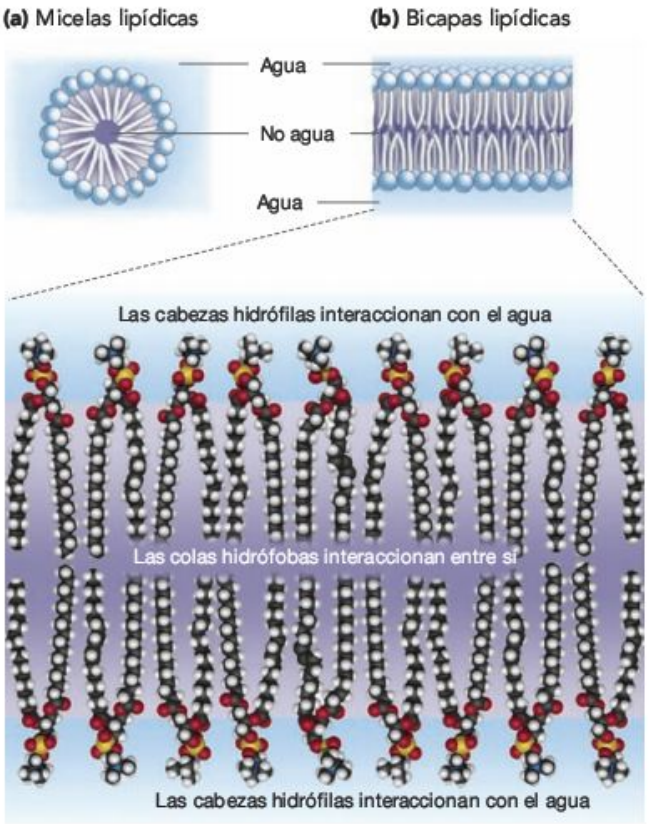


FIGURA 6.5 En solución, los fosfolípidos forman bicapas. En **(a)** una micela o **(b)** una bicapa lipídica, las cabezas hidrófilas de los lípidos están dispuestas hacia fuera, en contacto con el agua; las colas hidrófobas están hacia dentro, lejos del agua. Las membranas plasmáticas consisten en parte en bicapas lipídicas.

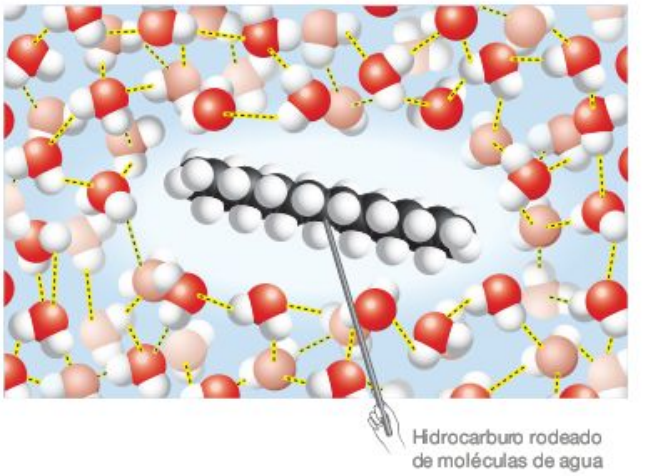


FIGURA 6.6 Los hidrocarburos alteran los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua.

EJERCICIO Marca la zona donde no hay enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua.

PREGUNTA Los enlaces de hidrógeno hacen que las moléculas de agua se acerquen unas a otras. ¿De qué manera se acercan las moléculas de agua en esta figura, respecto al hidrocarburo?

Dicho de otro modo, las micelas y las bicapas lipídicas tienen mucha menos energía potencial que los fosfolípidos independientes en solución. Los fosfolípidos independientes son inestables en agua porque sus colas hidrófobas alteran los enlaces de hidrógeno que se podrían formar entre las moléculas de agua (**Figura 6.6;** véase también la Figura 2.13b). Como resultado, las moléculas anfipáticas son mucho más estables en soluciones acuosas cuando sus colas hidrófobas evitan el agua y participan en las interacciones hidrófobas (Van der Waals) descritas en el Capítulo 3. En este caso, la pérdida de energía potencial sobrepasa la reducción de la entropía. Globalmente, disminuye la energía libre del sistema. La formación de bicapas lipídicas es exergónica y espontánea.

Si entiendes este razonamiento, deberías ser capaz de añadir moléculas de agua que formen enlaces de hidrógeno a cada cabeza hidrófila de la Figura 6.5, y razonar el dibujo.

Membranas artificiales como un sistema experimental

Cuando se agitan las bicapas lipídicas removiéndolas, las capas se rompen y se forman de nuevo como pequeñas estructuras esféricas. Esto es lo que sucedió en el experimento de Bangham. Las vesículas resultantes tenían agua en el interior, así como en el exterior, porque las cabezas hidrófilas de los lípidos quedaban situadas en la parte externa de cada lado de la bicapa.

Los investigadores han producido estos tipos de vesículas con docenas de fosfolípidos diferentes. Las vesículas artificiales rodeadas por una membrana como esta se llaman liposomas. La capacidad de crearlos apoya una importante conclusión: si las moléculas de fosfolípidos se acumularon durante la evolución química al inicio de la historia de la Tierra, casi con total certeza formaron vesículas rellenas de agua.

Para entender mejor las propiedades de las vesículas y las membranas plasmáticas, los investigadores empezaron creando y experimentando con liposomas y otros tipos de bicapas artificiales. Algunas de las primeras preguntas planteadas concernían a la permeabilidad de las bicapas lipídicas. La **permeabilidad** de una estructura es su tendencia a permitir el paso de una sustancia determinada a su través. Una vez que una membrana forma una vesícula rellena de agua, ¿pueden entrar o salir otras moléculas o iones? Si así fuera, ¿es esta permeabilidad de algún modo selectiva?

La permeabilidad de las membranas es un aspecto crítico, porque si ciertas moléculas o iones atraviesan una bicapa lipídica más fácilmente que otros, el ambiente interno de una vesícula puede hacerse diferente del externo. Esta diferencia entre los ambientes interno y externo es una característica crucial de las células.

La **Figura 6.7** muestra los dos tipos de membranas artificiales utilizadas para estudiar la permeabilidad de las bicapas lipídicas. La Figura 6.7a muestra los liposomas, vesículas prácticamente esféricas. La Figura 6.7b representa bicapas planas, que son bicapas lipídicas construidas a través de un agujero en una pared de vidrio o plástico que separa dos soluciones acuosas (de agua).

Con liposomas y bicapas planas, los investigadores pueden estudiar lo que sucede cuando una molécula o un ion conocido se añade a un lado de la bicapa lipídica (Figura 6.7c). ¿Atraviesa el ion o la molécula la membrana y aparece en el otro lado? Si es así, ¿qué velocidad alcanza este movimiento? ¿Qué sucede cuando se emplea un tipo distinto de fosfolípido para producir la membrana artificial? ¿Cambia la permeabilidad de la membrana cuando forman parte de ella proteínas u otros tipos de moléculas?

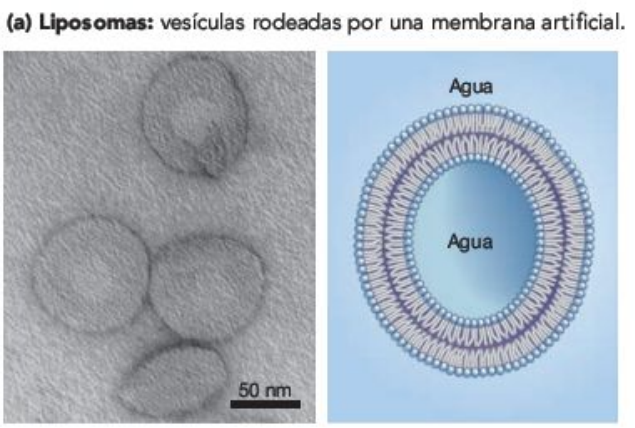


FIGURA 6.7 Los liposomas y las bicapas planas son importantes sistemas experimentales. **(a)** Microfotografía electrónica de liposomas en un corte transversal (izquierda) y diagrama transversal de la bicapa lipídica de un liposoma. **(b)** Construcción de bicapas planas a través de un orificio en una pared de cristal que separa dos compartimentos llenos de agua (izquierda) y un dibujo de la bicapa. **(c)** Con los liposomas y las bicapas planas se pueden realizar muchos experimentos; aquí se indican algunos.

Los biólogos describen este tipo de sistema experimental como elegante y potente porque les permite un control preciso de los factores que cambian de un tratamiento experimental a otro. El control, a su vez, es la razón por la que los experimentos son un modo tan efectivo de explorar asuntos científicos. Quizá recuerdes del Capítulo 1 que un buen diseño experimental permite a los investigadores alterar un factor cada vez y determinar qué efecto, si lo hay, tiene cada uno sobre el proceso en estudio.

De igual importancia para fines experimentales, los liposomas y las bicapas planas proporcionan un modo inteligible de determinar si un cambio determinado de las condiciones produce algún efecto. Mediante la toma de muestras de las soluciones de ambos lados de la membrana antes y después del tratamiento, y el análisis posterior de la concentración de iones y moléculas de las muestras, los investigadores tienen una vía eficaz de determinar si el tratamiento tuvo alguna consecuencia.

Con el uso de estos sistemas, ¿qué han aprendido los biólogos acerca de la permeabilidad de las membranas?

Permeabilidad selectiva de las bicapas lipídicas

Cuando los investigadores ponen moléculas o iones a un lado de un liposoma o bicapa plana y miden la velocidad a la que llega la molécula al otro lado, emerge un claro patrón: las bicapas lipídicas son *altamente* selectivas. **Permeabilidad selectiva** significa que algunas sustancias cruzan una membrana más fácilmente que otras. Las moléculas pequeñas y no polares atraviesan las bicapas rápidamente. Por el contrario, las moléculas grandes y las sustancias con carga cruzan la membrana lentamente, o no la atraviesan. De acuerdo con los datos de la **Figura 6.8,** las pequeñas moléculas no polares como el oxígeno (O_2) atraviesan selectivamente las membranas permeables más de un billón de veces más rápido que los iones cloruro (Cl^-). Moléculas muy pequeñas sin carga, como el agua (H_2O), también pueden cruzar las membranas relativamente rápido, incluso aunque sean polares. Las moléculas pequeñas y polares, como el glicerol y la urea, tienen una permeabilidad intermedia.

La hipótesis prevalente para explicar este patrón es que los compuestos cargados y las moléculas grandes y polares no pueden atravesar las colas hidrófobas y no polares de una bicapa lipídica. Por su carga eléctrica, los iones son más estables en solución, en la que forman enlaces de hidrógeno con el agua, que en el interior de las membranas, que es eléctricamente neutro. Si entiendes esta hipótesis, deberías ser capaz de predecir si los aminoácidos y los nucleótidos atravesarán fácilmente una membrana. Para poner a prueba la hipótesis, los investigadores han manipulado el tamaño y la estructura de las colas en liposomas y bicapas planas.

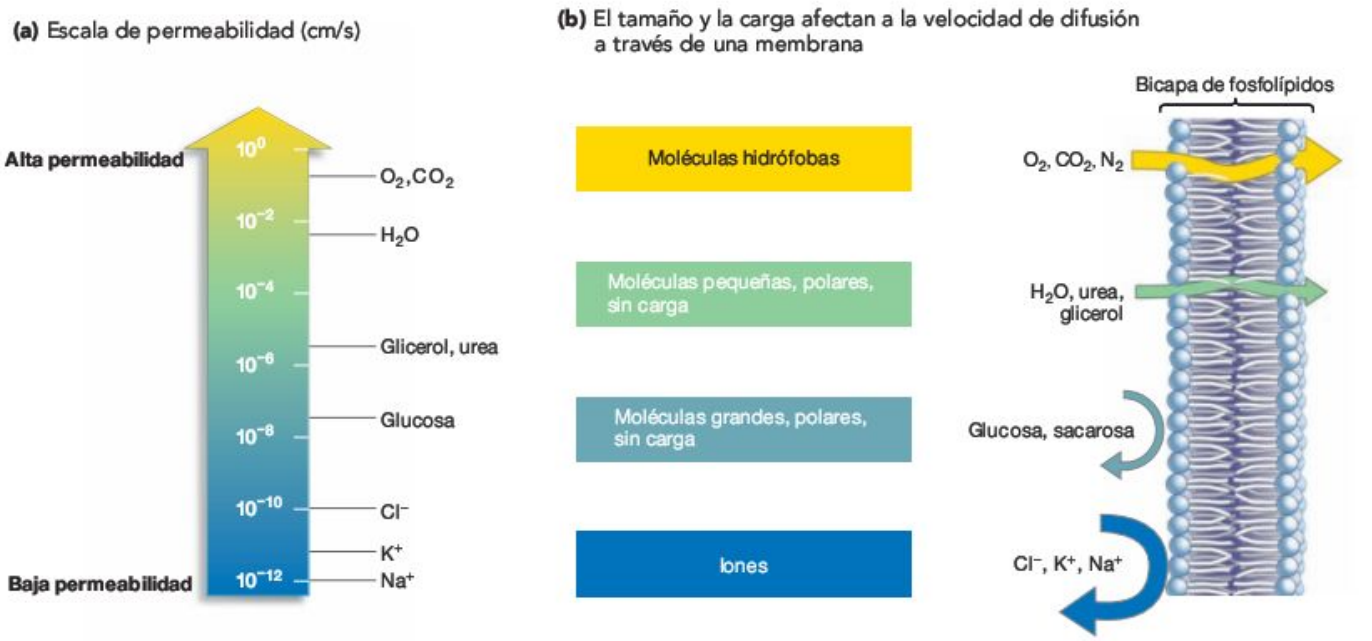


FIGURA 6.8 Permeabilidad selectiva de las bicapas lipídicas. (a) Los números representan «coeficientes de permeabilidad», o la velocidad (cm/s) a la que una molécula o un ion atraviesa una bicapa lipídica. **(b)** Permeabilidad relativa de distintos iones y moléculas, basada en datos como los presentados en la parte (a).

● **PREGUNTA** ¿Con cuánta rapidez cruza el agua las bicapas lipídicas?

¿Afecta el tipo de lípido de una membrana a su permeabilidad?

Teóricamente, dos aspectos de una cadena de hidrocarburo podrían afectar al modo en que la cadena se comporta en una bicapa lipídica: (1) el número de dobles enlaces que contiene, y (2) su longitud. Recuerda del Capítulo 2 que, cuando los átomos de carbono forman un doble enlace, los átomos unidos están en un plano en vez de en un tetraedro (tridimensional). Los átomos de carbono implicados también están fijos. No pueden rotar libremente, como hacen en los enlaces simples carbono-carbono. Como resultado, un doble enlace entre átomos de carbono produce un «giro» en una cadena de hidrocarburo recta excepto en ese punto (**Figura 6.9**).

Cuando hay un doble enlace entre dos átomos de carbono en una cadena de hidrocarburo, se dice que la cadena es **insaturada.** Por el contrario, a las cadenas de hidrocarburo sin dobles enlaces se las llama **saturadas.** Estos términos son lógicos, porque si una cadena de hidrocarburo no contiene un doble enlace, está saturada con el número máximo de átomos de hidrógeno que pueden unirse al esqueleto de carbonos. Si está insaturada, entonces se unen menos que el número máximo de átomos de hidrógeno. Como contienen más enlaces C–H, que tienen mucha más energía libre que los enlaces C═C, las grasas saturadas tienen mucha más energía química que las grasas insaturadas.

A las personas que hacen dieta habitualmente se les recomienda comer menos grasas saturadas. Los alimentos que

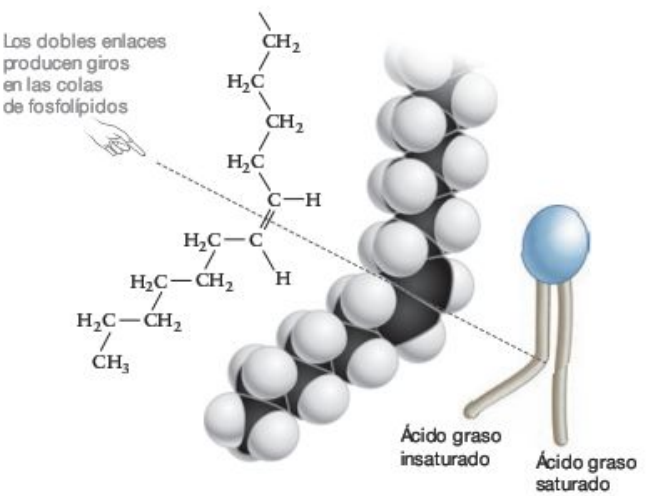


FIGURA 6.9 Los hidrocarburos insaturados contienen dobles enlaces carbono-carbono. Un doble enlace en una cadena de hidrocarburo produce un «giro». La imagen de la derecha indica que una de las colas de hidrocarburo de un fosfolípido es insaturada y, por lo tanto, está «doblada».

● **EJERCICIO** Dibuja la fórmula estructural y un diagrama esquemático de un ácido graso insaturado que contenga dos dobles enlaces.

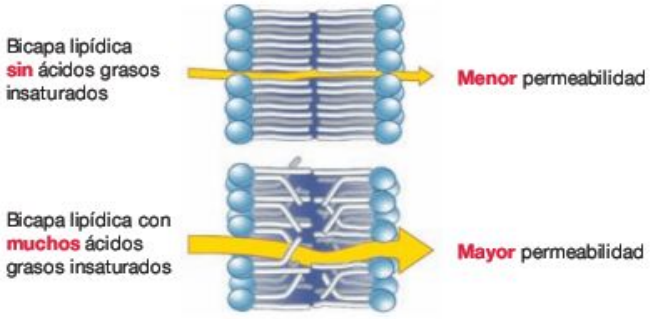


FIGURA 6.10 La estructura de los ácidos grasos cambia la permeabilidad de las membranas. Las bicapas lipídicas que contienen muchos ácidos grasos insaturados tienen más hendiduras y deberían ser más permeables que las bicapas con pocos ácidos grasos insaturados.

contienen lípidos con muchos dobles enlaces se llaman poliinsaturados y se anuncian como más sanos que los alimentos con más grasas saturadas.

¿Por qué afectan los dobles enlaces a la permeabilidad de las membranas? Cuando las colas hidrófobas se empaquetan en una bicapa lipídica, los ángulos creados por los dobles enlaces provocan espacios entre las colas densamente empaquetadas. Estos espacios reducen la fuerza de las interacciones hidrófobas entre las colas. Como el interior de la membrana está «pegado» con menos densidad, la estructura debería hacerse más fluida y más permeable (**Figura 6.10**).

Las interacciones hidrófobas también se hacen más fuertes a medida que aumentan de longitud las colas de hidrocarburos. Las membranas dominadas por fosfolípidos con largas colas de hidrocarburos saturados deberían ser más rígidas y menos permeables porque las interacciones entre las colas son más fuertes. Un biólogo predeciría, entonces, que las bicapas compuestas por lípidos con largas colas rectas de ácidos grasos saturados deberían ser mucho menos permeables que las membranas compuestas por lípidos con cortas colas «rizadas» de ácidos grasos insaturados. Los experimentos con liposomas han demostrado exactamente este patrón. Los fosfolípidos con colas largas y saturadas forman membranas mucho menos permeables que aquellas compuestas por fosfolípidos con colas insaturadas y más cortas.

El punto central es que el grado de interacciones hidrófobas condiciona el comportamiento de estas moléculas. Este es otro ejemplo de cómo la estructura de una molécula (concretamente, el número de dobles enlaces de la cadena de hidrocarburo y su longitud global) se correlaciona con sus propiedades y su función.

Estos datos también son consistentes con la observación básica de que las grasas muy saturadas son sólidas a temperatura ambiente (**Figura 6.11a**). Los lípidos que contienen colas de hidrocarburo extremadamente largas, como las **ceras,** forman sólidos rígidos a temperatura ambiente por las masivas interacciones hidrófobas que se producen (**Figura 6.11b**). Las aves, las nutrias marinas y muchos otros organismos sintetizan cera y la extienden por su superficie externa para aislarse del agua; las células de las plantas segregan una capa cérea que cubre la superficie de hojas y tallos e impide la evaporación del agua. Por el contrario, las grasas muy insaturadas son líquidas a temperatura ambiente (**Figura 6.11c**). A los triacilgliceroles líquidos se les llama **aceites.**

Además de explorar la influencia de la longitud de la cadena y el grado de saturación de los hidrocarburos en la permeabilidad de la membrana, los biólogos han investigado el efecto que tiene añadir moléculas de colesterol. Como los anillos esteroideos del colesterol son voluminosos, la adición de colesterol a una membrana debería aumentar la densidad de la sección hidrófoba.

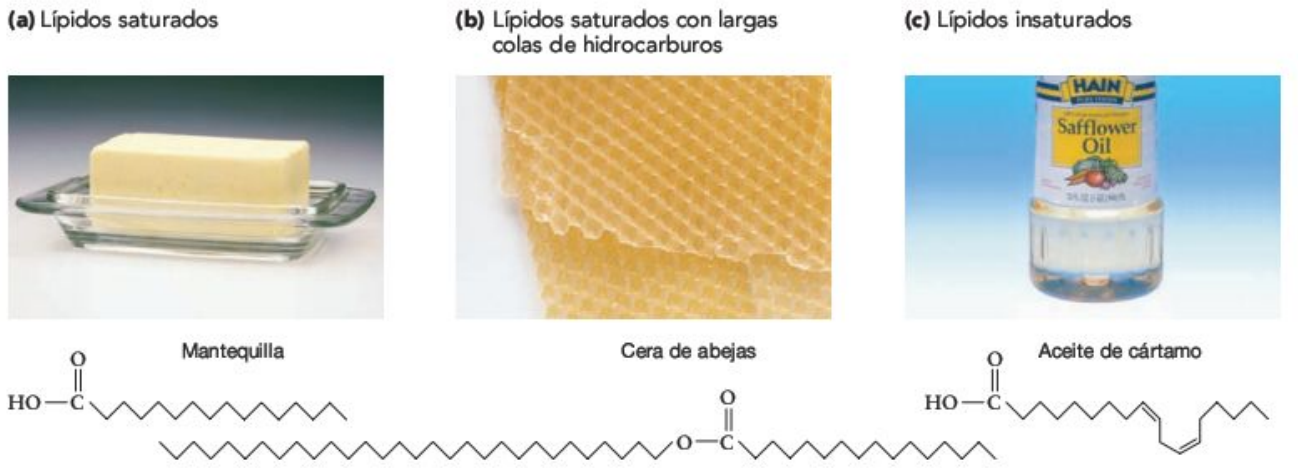


FIGURA 6.11 La fluidez de los lípidos depende de las características de sus cadenas de hidrocarburos. La fluidez de un lípido depende de la longitud y la saturación de su cadena de hidrocarburo. **(a)** La mantequilla está compuesta básicamente por lípidos saturados. **(b)** Las ceras son lípidos con cadenas de hidrocarburos extraordinariamente largas. **(c)** Los aceites están dominados por los «poliinsaturados», lípidos con cadenas de hidrocarburos que contienen múltiples dobles enlaces.

PREGUNTA ¿Por qué son tan eficaces las ceras para impermeabilizar el suelo?

Como se preveía, los investigadores descubrieron que añadir moléculas de colesterol a los liposomas reducía enormemente la permeabilidad de los liposomas. Los datos que apoyan esta frase se muestran en la **Figura 6.12.** El gráfico de esta figura señala otro punto importante, no obstante: la temperatura influye en gran medida sobre el comportamiento de las bicapas lipídicas.

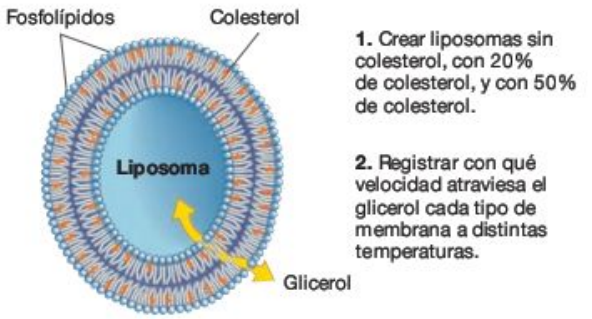
Experimento

Pregunta: ¿Afecta a la permeabilidad de la membrana la adición de colesterol?

Hipótesis: El colesterol reduce la permeabilidad porque rellena espacios en las bicapas de fosfolípidos.

Hipótesis nula: El colesterol no afecta a la permeabilidad.

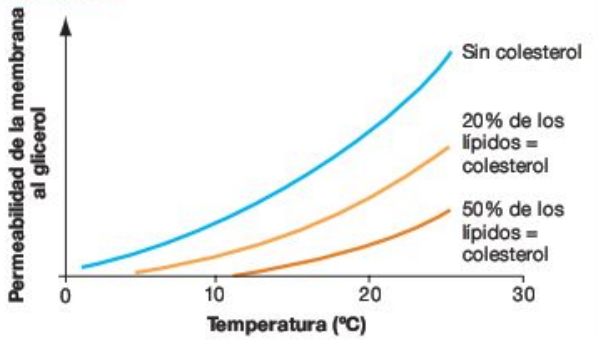
Diseño drl experimento:



Predicción: Los liposomas con mayor concentración de colesterol serán menos permeables.

Predicción de la hipótesis nula: Todos los liposomas tendrán la misma permeabilidad.

Resultados:



Conclusión: La adición de colesterol a las membranas disminuye su permeabilidad al glicerol. La permeabilidad de todas las membranas analizadas en este experimento aumenta al incrementarse la temperatura.

FIGURA 6.12 La permeabilidad de una membrana depende de su composición.

¿Por qué afecta la temperatura a la fluidez y la permeabilidad de las membranas?

A unos 25 °C (o «temperatura ambiente») los fosfolípidos presentes en las membranas plasmáticas son líquidos, y las bicapas tienen la consistencia del aceite de oliva. Esta fluidez, así como la permeabilidad de la membrana, disminuye cuando baja la temperatura. A medida que desciende la temperatura, las moléculas individuales de la bicapa se mueven más despacio. Como resultado, las colas hidrófobas del interior de las membranas se empaquetan más densamente. A temperaturas muy bajas, las bicapas lipídicas empiezan a solidificarse. Como indica el gráfico de la Figura 6.12, las bajas temperaturas pueden transformar a las moléculas en impermeables a las sustancias que normalmente las atraviesan sin problemas.

La naturaleza fluida de las membranas también permite a las moléculas individuales de lípidos moverse lateralmente dentro de cada membrana, algo así como una persona moviéndose a través de una densa multitud (**Figura 6.13**). Marcando fosfolípidos individuales y siguiendo su movimiento, los investigadores han obtenido una velocidad media de 2 micrómetros (μm)/segundo a temperatura ambiente. A esa velocidad, los fosfolípidos podrían recorrer la longitud de una célula bacteriana pequeña en un segundo.

Estos experimentos con el movimiento de iones y lípidos demuestran que las membranas son dinámicas. Las moléculas de fosfolípidos viajan a toda velocidad por cada capa mientras que el agua y las pequeñas moléculas no polares entran y salen de la membrana. A qué velocidad se mueven las moléculas por la membrana y a su través depende de la temperatura y la estructura de las colas de hidrocarburos de la bicapa.

Una vez conocidos estos aspectos de la permeabilidad y la fluidez de las bicapas lipídicas, queda una pregunta importante: *¿por qué* ciertas moléculas atraviesan las membranas espontáneamente?

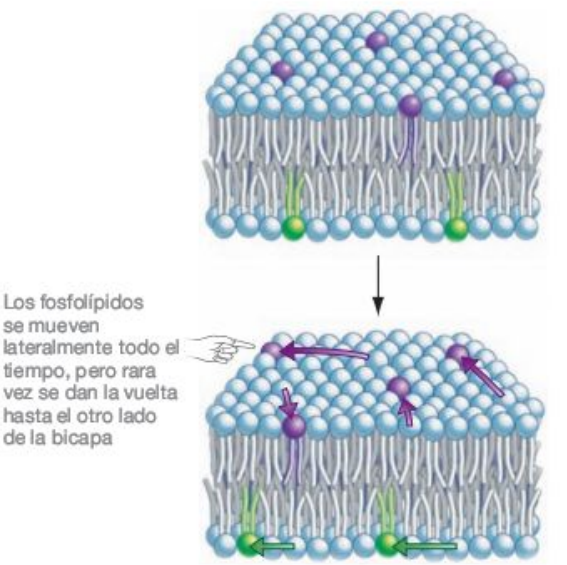


FIGURA 6.13 Los fosfolípidos se mueven dentro de las membranas, que son dinámicas, en parte porque las moléculas de fosfolípidos se mueven dentro de cada capa de la estructura.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En solución, los fosfolípidos forman membranas que son selectivamente permeables, lo que significa que algunas sustancias las atraviesan mucho más fácilmente que otras.
- La permeabilidad depende de la temperatura, la cantidad de colesterol en la membrana, y la longitud y el grado de saturación de las colas de hidrocarburos en los fosfolípidos de la membrana.

Deberías ser capaz de...

Rellenar una tabla con filas llamadas «temperatura», «colesterol», «longitud de las colas de hidrocarburos», y «saturación de las colas de hidrocarburos», y columnas denominadas «factor», «efecto sobre la permeabilidad», y «explicación».

6.3 Por qué atraviesan las moléculas las bicapas lipídicas: difusión y ósmosis

Un experimento imaginado puede ayudar a explicar por qué las moléculas y los iones son capaces de atravesar espontáneamente las membranas. Imagina que colocas un grupo de bolas de billar azules en una mesa de billar que contiene muchas bolas blancas y, a continuación, haces vibrar la mesa. Por la vibración, las bolas se moverán al azar. También chocarán unas contra otras. Después de esos choques, algunas bolas azules se moverán hacia fuera, lejos de su posición original. De hecho, el movimiento global (o neto) de las bolas azules será hacia fuera. Esto es así porque el movimiento aleatorio de las bolas azules altera su posición inicial, no aleatoria: como se mueven aleatoriamente, es mucho más probable que se alejen unas de otras a que sigan juntas. Finalmente, las bolas de billar azules se distribuirán al azar por la mesa. La entropía de las bolas de billar azules ha aumentado. Recuerda del Capítulo 2 que la entropía es una medida del azar o desorden en un sistema. La segunda ley de la termodinámica dice que, en un sistema cerrado, la entropía siempre aumenta.

Este ejemplo hipotético ilustra por qué las moléculas o iones situados a un lado de una bicapa lipídica se trasladan al otro lado espontáneamente. Las moléculas o iones disueltos, o **solutos,** tienen energía térmica y están en constante movimiento aleatorio. El movimiento de moléculas y de iones que resulta de su energía cinética se conoce como **difusión.** Como los solutos cambian de posición aleatoriamente por la difusión, tienden a pasar de una zona de alta concentración a una zona de baja concentración. La diferencia en las concentraciones de solutos crea un **gradiente de concentración.** Las moléculas y los iones siguen moviéndose aleatoriamente en todas las direcciones cuando hay un gradiente de concentración, pero hay un movimiento neto desde las zonas de alta concentración hacia las zonas de baja concentración. La difusión con gradiente de concentración es un proceso espontáneo porque resulta en un aumento de la entropía.

Una vez que las moléculas o iones están distribuidos aleatoriamente por una solución, se establece un equilibrio. Por ejemplo, imagina dos soluciones acuosas separadas por una bicapa lipídica. La **Figura 6.14** muestra cómo las moléculas que atraviesan la bicapa se difunden al otro lado. En equilibrio, las moléculas continúan moviéndose a través de la membrana, pero a velocidades iguales, simplemente porque es igualmente probable que cada molécula o ion se mueva en una dirección. Esto significa que ya no hay un movimiento neto de moléculas a través de la membrana.

¿Qué sucede con el agua? Como muestran los datos de la Figura 6.8, el agua atraviesa las bicapas lipídicas relativamente rápido.

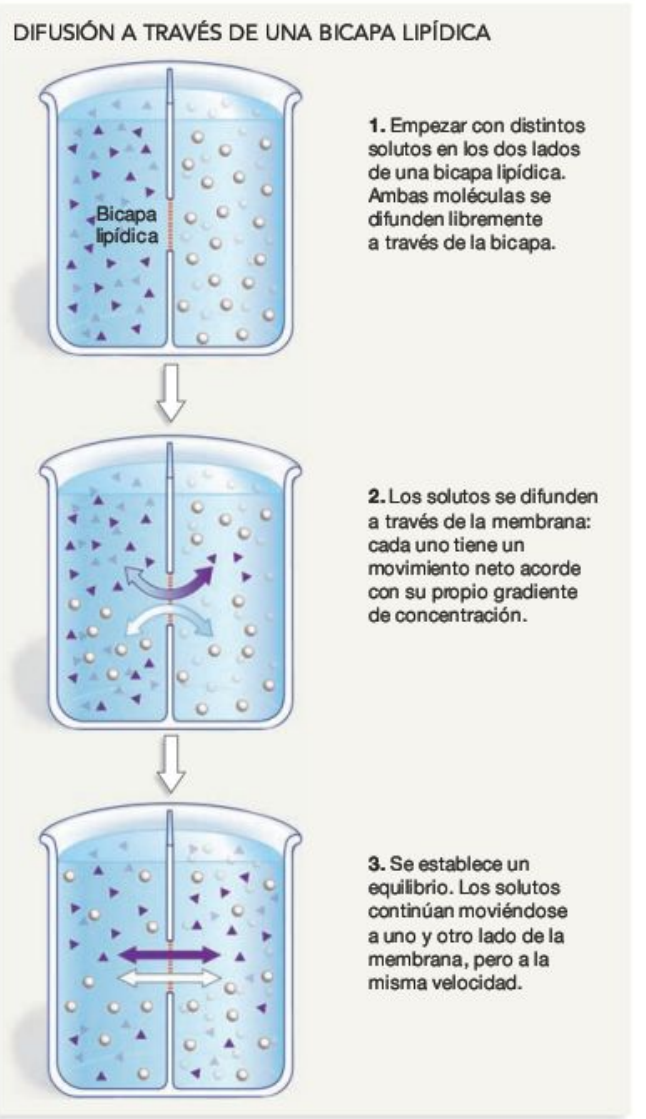


FIGURA 6.14 Difusión a través de una membrana selectivamente permeable.

EJERCICIO Escribe una ecuación para la velocidad de difusión a través de una membrana, si la velocidad de difusión de un soluto aumenta linealmente con su diferencia de concentración a ambos lados de la membrana.

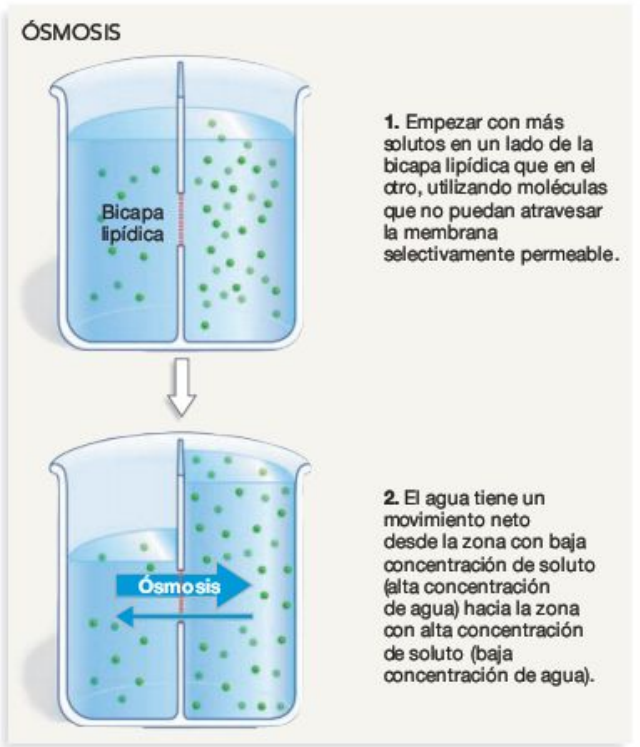


FIGURA 6.15 Ósmosis.

PREGUNTA Imagina que se dobla el número de moléculas al lado derecho de la membrana (al inicio). En equilibrio, ¿el nivel del agua en el lado derecho sería más alto o más bajo de lo que se muestra en la figura?

Como otras sustancias que se difunden, el agua se mueve según su gradiente de concentración (de más alta a más baja concentración). El movimiento del agua es un caso especial de difusión que recibe un nombre propio: **ósmosis.** La ósmosis ocurre únicamente cuando las soluciones están separadas por una membrana que es permeable a algunas moléculas pero no a otras, es decir, una membrana selectivamente permeable.

El mejor modo de plantearse cómo se mueve el agua en respuesta a un gradiente de concentración, es centrarse en la concentración de solutos en la solución. Supongamos que la concentración de un soluto determinado es mayor en un lado de una membrana selectivamente permeable que en el otro lado (**Figura 6.15,** paso 1). Además, imagina que este soluto no puede difundirse a través de la membrana para establecer un equilibrio. ¿Qué sucede? El agua se moverá desde el lado con menor concentración de soluto hasta la parte con mayor concentración de soluto (paso 2). Diluye la concentración alta e iguala las concentraciones a ambos lados de la membrana. Este movimiento es espontáneo. Está provocado por el aumento de entropía conseguido cuando las concentraciones de solutos son iguales a ambos lados de la membrana.

Otra manera de considerar la ósmosis es darse cuenta de que el agua está a más concentración en el lado izquierdo del recipiente de la Figura 6.15 que en el lado derecho. Como el agua se difunde, entonces, habrá un movimiento neto de moléculas de agua del lado izquierdo al derecho: desde una región de alta concentración a otra de baja concentración.

El movimiento del agua por ósmosis es importante porque puede hacer que una vesícula rodeada por una membrana

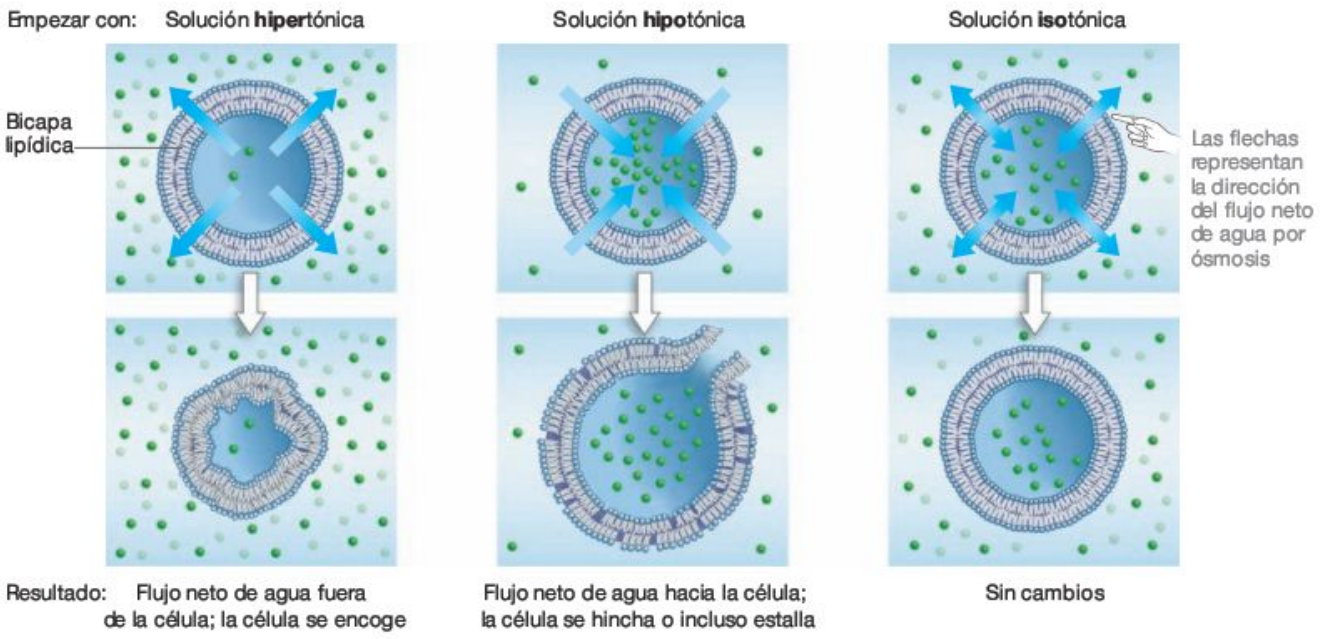


FIGURA 6.16 La ósmosis del agua puede reducir el tamaño o hacer estallar vesículas rodeadas de una membrana.

PREGUNTA Algunas especies de bacterias pueden vivir en ambientes extremadamente salados, como los estanques de evaporación de agua salada. Este hábitat, ¿es hipertónico, hipotónico o isotónico respecto del interior de las células?

aumente o disminuya de tamaño. Considera los liposomas mostrados en la **Figura 6.16.**

Si la solución del exterior de la membrana tiene una concentración de solutos más alta que la del interior, y los solutos no pueden atravesar la bicapa lipídica, entonces el agua saldrá de la vesícula hacia la solución exterior. Como resultado, la vesícula encogerá y la membrana se arrugará. A esta solución se la llama **hipertónica** («exceso de tono»), respecto al interior de la vesícula. La raíz léxica *híper-* hace referencia a que la solución exterior contiene más solutos que la solución al otro lado de la membrana. En cambio, si la solución en el exterior de la membrana tiene una concentración de solutos menor que el interior, el agua entrará en la vesícula por ósmosis. El agua entrante hará que la vesícula aumente de tamaño o que, incluso, estalle. A esa solución se la denomina **hipotónica** («bajo tono»), respecto al interior de la vesícula. Aquí la raíz *hipo-* hace referencia a que la solución exterior contiene menos solutos que la que está en el interior de la vesícula. Si las concentraciones de soluto son iguales a ambos lados de la membrana, el liposoma tendrá el mismo tamaño. Cuando la solución exterior no afecta a la membrana, a esa solución se la denomina **isotónica** («igual tono»).

Observa que los términos hipertónico, hipotónico e isotónico son relativos: solo se pueden utilizar para expresar la relación entre una solución determinada y otra solución. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar liposomas en la Figura 6.16 que cambien la «tonicidad» relativa de la solución circundante. En concreto, dibuja (1) un liposoma a la izquierda de tal modo que la solución circundante sea hipotónica respecto a la solución del interior del liposoma, y (2) un liposoma en el centro donde la solución circundante sea hipertónica respecto a la solución del interior del liposoma.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Diffusion and Osmosis

En resumen, la difusión y la ósmosis mueven solutos y agua a través de las bicapas lipídicas. ¿Qué tiene todo esto que ver con las primeras membranas que flotaban en el caldo prebiótico? La ósmosis y la difusión tienden a *reducir* las diferencias de la composición química entre el interior y el exterior de las estructuras rodeadas por una membrana. Si en el caldo prebiótico estuvieron presentes estructuras semejantes a los liposomas, es improbable que en su interior hubiera un ambiente radicalmente distinto de la solución circundante. Con toda probabilidad, la importancia primaria de las primeras bicapas lipídicas fue simplemente proporcionar un recipiente a las moléculas autorreplicantes. Los experimentos han demostrado que los ribonucleótidos pueden difundirse a través de las bicapas lipídicas. Además, está claro que las vesículas similares a células crecen cuando se añaden más lípidos y se dividen si se las cizalla mediante la acción de olas y burbujas, o bien agitándolas. De acuerdo con estas observaciones, es razonable plantear la hipótesis de que, una vez que una ribozima hubiera quedado rodeada de una bicapa lipídica, esta forma de vida simple y sus descendientes continuarían ocupando estructuras similares a células que crecieron y se dividieron.

A continuación investigaremos el siguiente gran acontecimiento en la evolución de la vida: la formación de una verdadera célula. ¿Cómo pueden las bicapas lipídicas convertirse en una barrera capaz de crear y mantener un ambiente interno especializado que conduzca a la vida? ¿Cómo podría evolucionar en la primera célula una membrana plasmática efectiva (una que admita los iones y las moléculas necesarios por el replicante y que excluya aquellos iones y moléculas que pudieran ser nocivos)?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La difusión es el movimiento de iones o moléculas en una solución, desde la zona con más concentración hacia la zona con menos concentración.
- La ósmosis es el movimiento del agua a través de una membrana selectivamente permeable, desde la zona con baja concentración de solutos hacia la zona con alta concentración de solutos.

Deberías ser capaz de...

Hacer un mapa conceptual (véase **BioHabilidades 6**) que incluya los conceptos de movimiento del agua, movimiento de los solutos, solución, ósmosis, difusión, membrana semipermeable, hipertónico, hipotónico e isotónico.

6.4 Proteínas de la membrana

¿Qué clase de molécula podría quedar incorporada a una bicapa lipídica y afectar a la permeabilidad de la bicapa? El título de esta sección revela la respuesta. Las proteínas anfipáticas pueden insertarse en las bicapas lipídicas.

Las proteínas pueden ser anfipáticas porque están compuestas por aminoácidos y porque los aminoácidos tienen cadenas laterales, o grupos R, que oscilan entre altamente no polares hasta altamente polares (algunos incluso tienen carga; véase la Figura 3.3 y la Tabla 3.2). Es posible, entonces, que una proteína pudiera tener una serie de aminoácidos no polares en el centro de su estructura primera, más aminoácidos polares o cargados a ambos extremos de su estructura primaria, como muestra la **Figura 6.17a.** Los aminoácidos no polares serían estables en el interior de una bicapa lipídica, mientras que los aminoácidos polares y cargados serían estables junto a las cabezas polares y el agua circundante (**Figura 6.17b**). Además, como las estructuras secundarias y terciarias de las proteínas son casi infinitas en variedad y complejidad, es posible que las proteínas formen tubos y funcionen entonces como un tipo de canal o poro a través de una bicapa lipídica.

De acuerdo con estas observaciones, no es sorprendente que cuando los investigadores empezaron a analizar la composición química de las membranas plasmáticas de eucariotas, encontraran que las proteínas eran tan abundantes como los

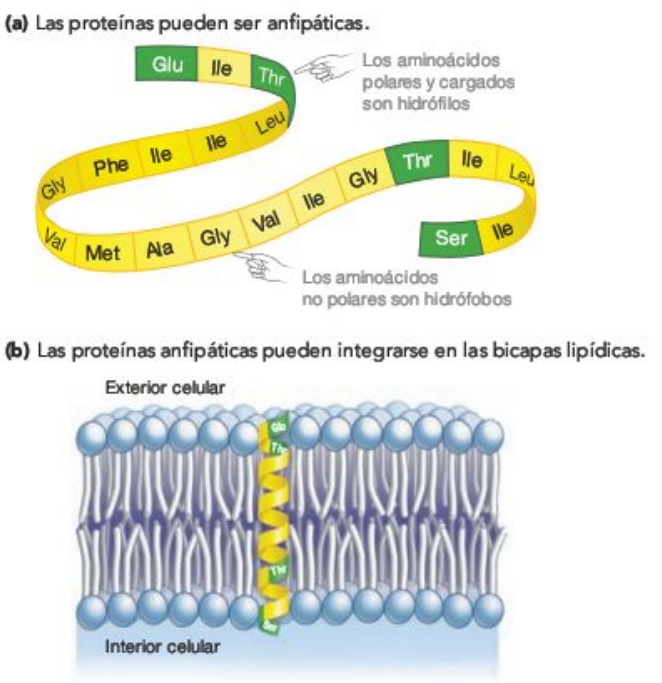


FIGURA 6.17 Las proteínas pueden ser anfipáticas.

PREGUNTA Los investigadores pueden analizar la estructura primaria de una proteína de membrana y predecir qué porciones están incluidas dentro de la membrana y cuáles están expuestas al interior o exterior celular. ¿Cómo es esto posible?

PREGUNTA ¿Qué tipo de estructura secundaria se muestra en la parte (b)?

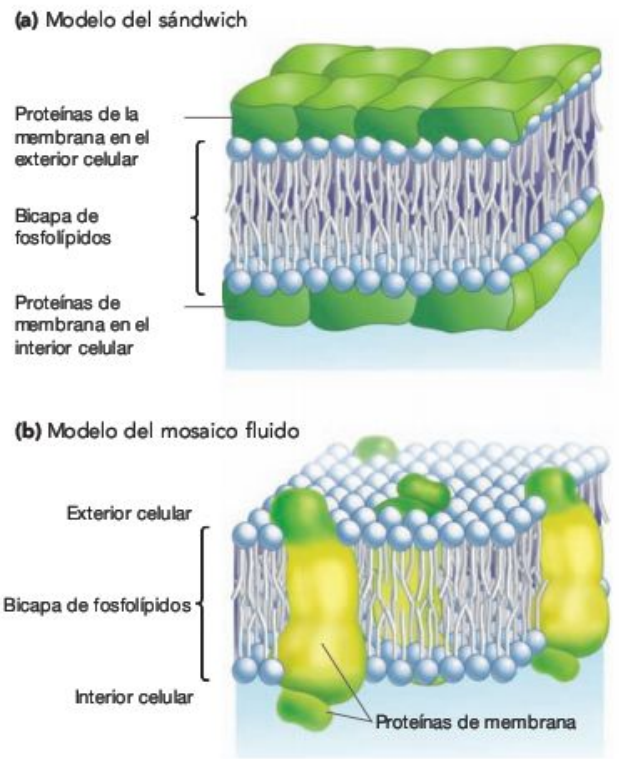


FIGURA 6.18 Modelos antiguos y actuales de la estructura de la membrana. (a) El modelo de sándwich proteína-lípido-lípido-proteína fue la primera hipótesis de la disposición de lípidos y proteínas en las membranas plasmáticas. **(b)** El modelo del mosaico fluido supuso un cambio radical respecto a la hipótesis del sándwich.

fosfolípidos, en lo que respecta a la masa. ¿Cómo están dispuestas estos dos tipos de moléculas?

En 1935, Hugh Davson y James Danielli propusieron que las membranas plasmáticas estaban estructuradas como un sándwich, con proteínas hidrófilas recubriendo ambos lados de una bicapa lipídica pura (**Figura 6.18a**). Las primeras microfotografías electrónicas de las membranas plasmáticas parecían consistentes con el modelo del sándwich, y durante décadas fue ampliamente aceptado.

No obstante, la observación de que las proteínas de la membrana podían ser anfipáticas hizo que S. Jon Singer y Garth Nicolson plantearan una hipótesis alternativa. En 1972, propusieron que al menos algunas proteínas atravesaban la membrana en vez de encontrarse únicamente en el exterior de la bicapa lipídica. Esta hipótesis se denominó el **modelo del mosaico fluido.** Como muestra la **Figura 6.18b,** Singer y Nicolson plantearon que las membranas son un mosaico de fosfolípidos y distintos tipos de proteínas. Propusieron que la estructura global era dinámica y fluida.

La controversia acerca de la naturaleza de la membrana plasmática se resolvió al inicio de la década de 1970 con la aparición de una innovadora técnica para visualizar la superficie de las membranas plasmáticas. El método se llama microscopía electrónica de congelación-fractura, porque los procedimientos implican congelar y fracturar la membrana antes de estudiarla con un **microscopio electrónico de barrido,** que produce imágenes de la superficie de un objeto (véase **BioHabilidades 8**).

Como muestra la **Figura 6.19,** la técnica permite a los investigadores dividir las membranas plasmáticas y ver el interior de la estructura. Las microfotografías de barrido resultantes muestran elevaciones y hoyos en la superficie interna de la membrana lipídica. Los investigadores interpretan estas estructuras como las localizaciones de las proteínas de membrana. Como muestra el paso 4 de la Figura 6.19, se cree que las elevaciones y los hoyos representan proteínas que atraviesan la bicapa lipídica.

Estas observaciones ponían en entredicho el modelo de sándwich, pero eran consistentes con el modelo del mosaico fluido. De acuerdo con estas y otras observaciones, ahora el modelo del mosaico fluido es ampliamente aceptado.

La **Figura 6.20** resume la hipótesis actual respecto a dónde están las proteínas y los lípidos de la membrana plasmática. Observa que algunas proteínas atraviesan la membrana y tienen segmentos en la superficie interna y en la externa. Este tipo de proteínas se llaman **proteínas integrales de mem-**

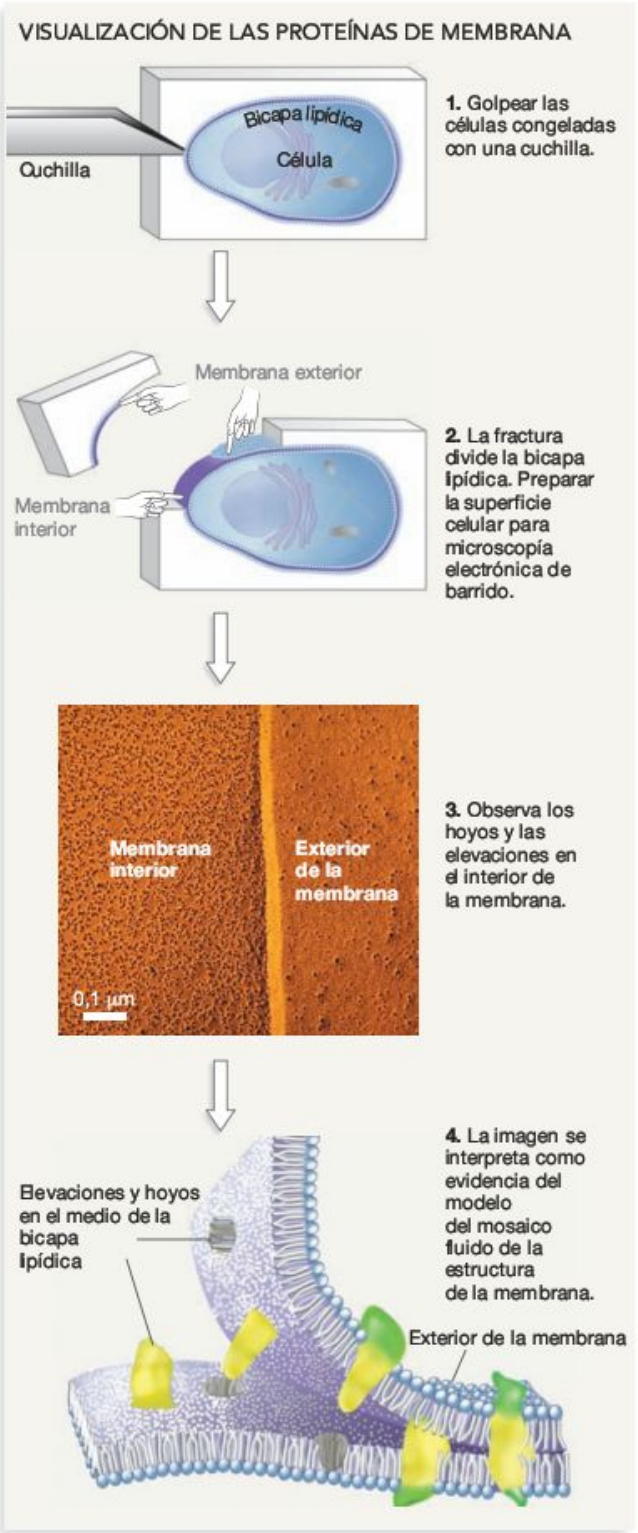


FIGURA 6.19 Las preparaciones por congelación-fractura permiten a los biólogos visualizar las proteínas de membrana.

PREGUNTA Dibuja cómo sería la microfotografía del paso 3 si el modelo del sándwich de la membrana fuera correcto.

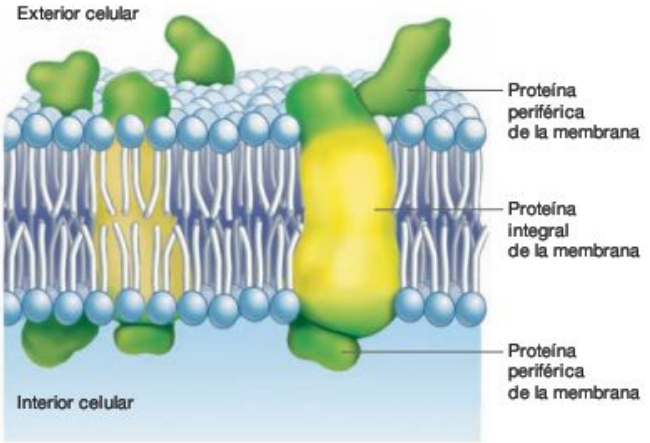


FIGURA 6.20 Proteínas de membrana integrales y periféricas. Las proteínas integrales de membrana también se llaman proteínas transmembranales porque atraviesan la membrana. Las proteínas periféricas de membrana suelen estar unidas a proteínas integrales de la membrana.

PREGUNTA Las caras interna y externa de la membrana, ¿son iguales o diferentes? Razona tu respuesta.

brana, o **proteínas transmembranales.** Otras proteínas, llamadas **proteínas periféricas de membrana,** solo están presentes en un lado de la membrana. A menudo, hay proteínas periféricas de membrana unidas a una proteína integral de membrana. En la mayoría de los casos, las proteínas periféricas concretas solo están en el interior de la membrana plasmática y, por tanto, dentro de la célula, mientras que otras solo se encuentran en el exterior de la membrana plasmática y, así, están asomadas al ambiente circundante. La localización de las proteínas periféricas es una de las razones por las que la superficie externa de la membrana plasmática es muy distinta de la superficie interna. También es importante tener en cuenta que la posición de estas proteínas no es estática. Al igual que los fosfolípidos de la bicapa, las proteínas de membrana están en constante movimiento, difundiéndose a través de la película aceitosa.

¿Qué hacen todas estas proteínas? En los próximos capítulos analizaremos cómo ciertas proteínas de membrana actúan de enzimas o están implicadas en las señales de célula a célula o en establecer conexiones físicas entre células. Aquí vamos a centrarnos en cómo participan las proteínas integrales de la membrana en el transporte de iones y moléculas escogidos a través de la membrana plasmática.

Sistemas para el estudio de las proteínas de membrana

El descubrimiento de las proteínas integrales de la membrana era consistente con la hipótesis de que las proteínas afectan a la permeabilidad de la membrana. Las pruebas no se consideraban concluyentes, no obstante, porque también era posible decir que las proteínas integrales de la membrana fueran componentes estructurales que afectaran a la fortaleza o la flexibi-

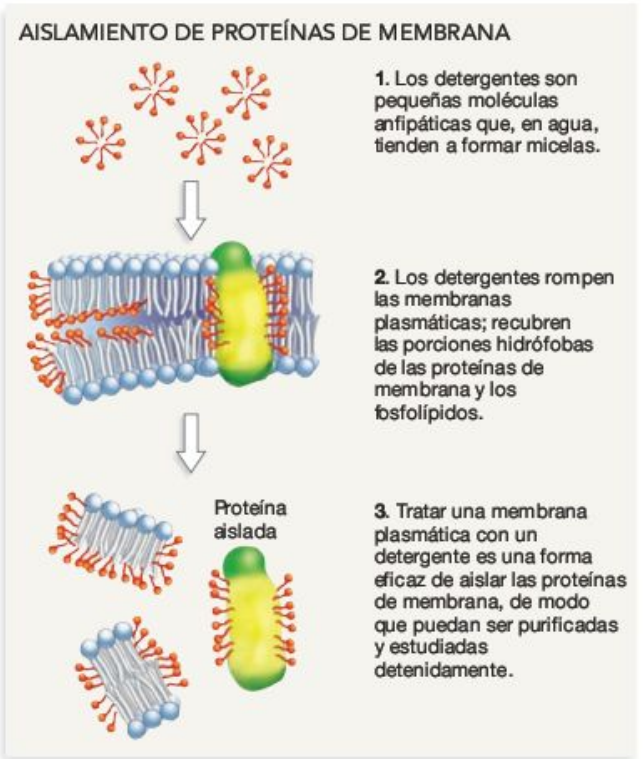


FIGURA 6.21 Los detergentes pueden usarse para aislar las proteínas de membrana en una solución.

lidad de la membrana. Para poner a prueba si las proteínas afectan realmente a la permeabilidad de la membrana, los investigadores necesitaban encontrar alguna manera de aislar y purificar las proteínas de membrana.

La **Figura 6.21** bosqueja un método desarrollado por los investigadores para separar las proteínas de las membranas. La dave de la técnica es el uso de detergentes. Un detergente es una molécula pequeña y anfipática. Como muestra el paso 1 de la Figura 6.21, las colas hidrófobas de los detergentes se agrupan en solución, formando micelas. Cuando se añaden detergentes a una solución con bicapas lipídicas, las colas hidrófobas de la molécula de detergente interaccionan con las colas hidrófobas de los lípidos. Al hacer esto, el detergente tiende a alterar la membrana y romperla (paso 2). Si la membrana contiene proteínas, las colas hidrófobas de las moléculas de detergente también interaccionan con las partes hidrófobas de las proteínas de membrana. Las moléculas de detergente desplazan los fosfolípidos de la membrana y terminan formando complejos detergente-proteína solubles en agua (paso 3).

Para aislar y purificar estas proteínas de membrana una vez están en solución, los investigadores utilizan la técnica denominada electroforesis en gel, presentada en **BioHabilidades 6.** Cuando los complejos detergente-proteína se cargan en un gel y se aplica voltaje, los complejos proteicos grandes migran más despacio que las proteínas más pequeñas. El resultado es que se separan las distintas proteínas aisladas de una membrana plasmática. Para obtener una muestra pura de una proteína concreta, se corta la banda adecuada del gel. A continuación, el material del gel se disuelve para liberar a las proteínas. Una vez que esta proteína se inserta en una bicapa plana o en un liposoma, son posibles docenas de experimentos diferentes.

¿Cómo afectan las proteínas de la membrana a los iones y las moléculas?

En los *55* años transcurridos desde que empezaron los experimentos intensivos con proteínas de membrana, los investigadores han identificado tres grandes clases de **proteínas de transporte:** canales, transportadores y bombas, que afectan a la permeabilidad de la membrana. ¿Qué hacen estas moléculas? ¿Pueden crear las membranas plasmáticas que contienen estas proteínas un ambiente interior más proclive a la vida que el ambiente exterior?

Difusión facilitada mediante proteínas canal Uno de los primeros péptidos de membrana investigado más en profundidad se llama gramicidina. La gramicidina es producida por una bacteria llamada *Bacillus brevis* y se utiliza como arma: las células de *B. brevis* segregan la proteína justo antes de que se forme una cubierta resistente alrededor de su pared celular y membrana. La gramicidina destruye a los competidores, dejando más espacio para que crezcan las células de *B. brevis* cuando salgan de su fase resistente. La gramicidina también se utiliza en medicina como antibiótico para las personas.

Tras observar que las células experimentales tratadas con gramicidina parecían perder gran cantidad de iones, a los investigadores les interesó conocer cómo funciona la molécula. ¿Podría alterar esta proteína el flujo de iones a través de las membranas plasmáticas?

Los biólogos respondieron a esta pregunta insertando gramicidina purificada en bicapas planas. El experimento que realizaron se basaba en un importante aspecto del movimiento iónico a través de membranas: los iones no solo se mueven desde las zonas con más concentración hacia las regiones con menor concentración por difusión, sino que también fluyen desde las áreas con cargas iguales hacia las áreas con distinta carga. En la **Figura 6.22,** por ejemplo, un gran gradiente de concentración favorece el movimiento de iones de sodio desde el exterior de la célula al interior. Pero, además, el interior de esta célula tiene una carga neta negativa, mientras que el exterior tiene una carga neta positiva. Como resultado, también hay un gradiente de carga que favorece el movimiento de iones de sodio del exterior al interior de la célula. Según este ejemplo, debería estar claro que los iones se mueven en respuesta a una combinación del gradiente eléctrico y de concentración, o lo que los biólogos denominan **gradiente electroquímico.** Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de añadir una flecha a la Figura 6.22, indicando el gradiente electroquímico para los iones cloruro, suponiendo que las concentraciones son iguales a ambos lados de la membrana.

Para determinar si la gramicidina afectaba a la permeabilidad de la membrana para los iones, los investigadores midieron el flujo de corriente eléctrica a través de la membrana. Como los iones llevan carga, el movimiento de iones produce una corriente eléctrica.

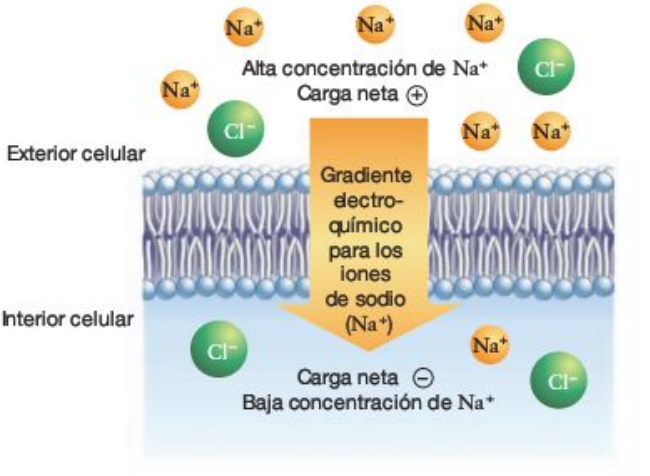


FIGURA 6.22 Gradientes electroquímicos. Cuando los iones se acumulan a un lado de una membrana, establecen un gradiente combinado, de concentración y eléctrico-

EJERCICIO Añadiendo iones de sodio a esta figura, ilustra una situación en la que no haya gradiente electroquímico que favorezca el movimiento de Na^+ o de Cl^-.

Esta propiedad proporciona una prueba precisa y elegante para valorar la permeabilidad de la bicapa a los iones (más sencillo y sensible que tomar muestras de ambos lados de la membrana y medir las concentraciones de solutos). Si la gramicidina facilita el movimiento de los iones, entonces un investigador debería detectar una corriente eléctrica a través de bicapas planas que contengan gramicidina.

¿El resultado? El gráfico de la **Figura 6.23** muestra que, en ausencia de gramicidina, no pasaba corriente eléctrica a través de la membrana. Pero cuando se insertó gramicidina en la membrana, la corriente eléctrica empezó a fluir. De acuerdo con esta observación, los biólogos propusieron que la gramicidina es un **canal iónico.** Un canal iónico es un péptido o proteína que hace que las bicapas lipídicas sean permeables a los iones. (Recuerda del Capítulo 3 que los péptidos son proteínas con menos de 50 aminoácidos.) Los trabajos de seguimiento corroboraron que la gramicidina es selectiva. Solo permite el paso de los iones cargados positivamente, o cationes. La gramicidina no permite atravesar la membrana a los iones cargados negativamente, o aniones. También se estableció que la gramicidina presenta la máxima permeabilidad a los iones de hidrógeno (o protones, H^+), y es algo menos permeable para otros cationes, como el potasio (K^+) y el sodio (Na^+).

Los investigadores conocieron mejor el funcionamiento de la gramicidina cuando determinaron su secuencia de aminoácidos (es decir, su estructura primaria) y estructura terciaria. La **Figura 6.24** proporciona una visión desde el exterior de una célula hasta el interior a través de la gramicidina. La observación clave es que la molécula forma un agujero. Las porciones de aminoácidos que recubren este agujero son hidrófilas, mientras que las regiones del exterior (en contacto con los fosfolípidos de membrana) son hidrófobas. La estructura de la molécula se correlaciona con su función.

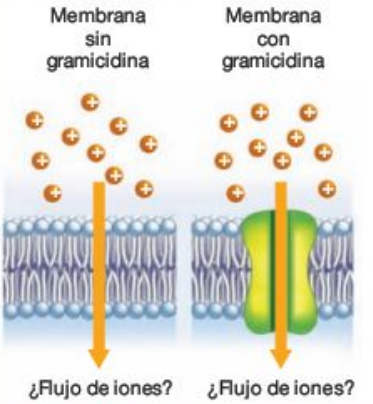
Experimento

Pregunta: ¿Afecta la gramicidina al flujo de iones a través de una membrana?

Hipótesis: La gramicidina aumenta el flujo de cationes a través de una membrana.

Hipótesis nula: La gramicidina no tiene ningún efecto sobre la permeabilidad de la membrana.

Diseño del experimento:



1. Crear bicapas planas con y sin gramicidina.
2. Añadir cationes a un lado de la bicapa plana para crear un gradiente electroquímico.
3. Registrar las corrientes eléctricas para medir el flujo de iones a través de las bicapas planas.

Predicción: El flujo de iones será mayor en la membrana con gramacidina.

Predicción de la hipótesis nula: El flujo de iones será igual en ambas membranas.

Resultados:

Conclusión: La gramicidina facilita la difusión de cationes a favor de un gradiente electroquímico. La gramicidina es un canal iónico.

FIGURA 6.23 Medición del flujo de iones a través del canal gramicidina. Experimento para poner a prueba la hipótesis de que la gramicidina es un canal iónico.

PREGUNTA ¿Por qué se aplana la curva de la sección de Resultados?

Investigaciones posteriores han demostrado que las células tienen muchos tipos diferentes de **proteínas canal** en sus membranas, cada una con una estructura que la permite admitir un tipo concreto de ion o molécula. Por ejemplo, Peter Agre y sus colaboradores descubrieron recientemente unos canales llamados **acuaporinas** («poros de agua») que permiten

(a) Vista superior de la gramicidina.

(b) Vista lateral de la gramicidina.

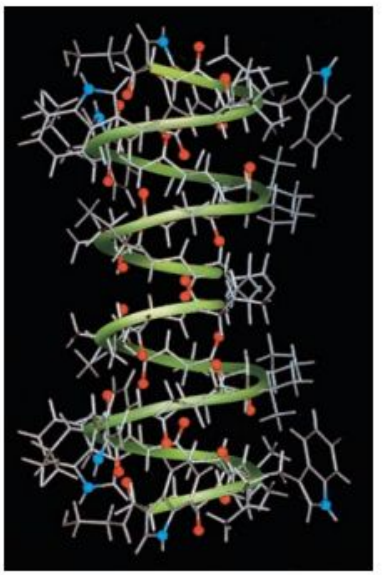
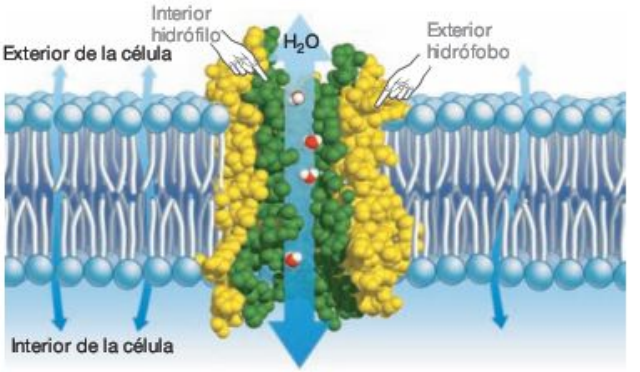


FIGURA 6.24 Estructura de una proteína canal. La gramicidina es una hélice α compuesta únicamente por 15 aminoácidos. **(a)** En una vista superior, la molécula forma un agujero o poro. **(b)** En una vista lateral, una hélice verde marca el esqueleto peptídico del polipéptido. Los grupos R cuelgan del esqueleto hacia el exterior. El interior del canal es hidrófilo; el exterior es hidrófobo: combinado, de concentración y eléctrico.

EJERCICIO En (a) y (b) añade símbolos que indiquen la localización de los fosfolípidos respecto a la gramicidina en una membrana plasmática.

que el agua atraviese la membrana unas diez veces más rápido de lo que lo hace en ausencia de acuaporinas. La **Figura 6.25a** muestra un corte transversal de una acuaporina, indicando cómo encaja en una membrana plasmática. Al igual que la gramicidina, el canal tiene un poro recubierto de regiones polares de aminoácidos, en este caso, de grupos funcionales que interaccionan con el agua. Grupos hidrófobos forman el exterior de la estructura e interaccionan con la bicapa lipídica. Al contrario que la gramicidina, las acuaporinas son extremadamente selectivas. Admiten agua pero no otras moléculas pequeñas ni iones.

(a) Los poros del agua sólo permiten que pase el agua.



(b) Los canales de potasio sólo permiten el paso a los iones potasio.

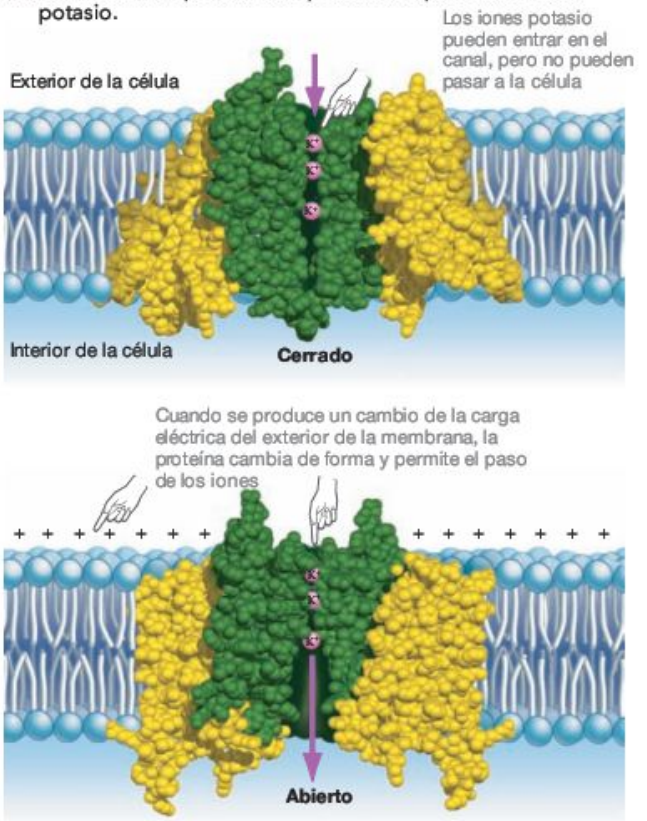


FIGURA 6.25 La mayoría de los canales de membrana son muy selectivos y están muy regulados. **(a)** Corte transversal con una vista lateral de una acuaporina, un canal de membrana que solo deja pasar el agua. El agua se mueve por su poro mediante ósmosis más de diez veces más rápido de lo que se puede difundir por la bicapa lipídica. **(b)** Un modelo de un canal de K^+ en la configuración abierta y la cerrada.

La selectividad es una característica prominente de la mayoría de las proteínas canal. La inmensa mayoría de estas proteínas solo admite un único tipo de ion. En muchos casos, los investigadores son capaces de identificar exactamente qué aminoácidos son los responsables de la selectividad del poro.

Investigaciones recientes también han demostrado que las acuaporinas y los canales iónicos son **canales regulados,** lo que significa que se abren o se cierran cuando se une una molécula determinada o cambia la carga eléctrica en el exterior de la membrana. Por ejemplo, la **Figura 6.25b** muestra un canal de potasio en la configuración abierta y la cerrada. Cuando la carga eléctrica de la membrana se hace positiva en el exterior respecto al interior, la estructura de la proteína cambia de tal modo que abre el canal y permite que pasen los iones potasio. El punto importante es que en casi todos los casos, el flujo de iones y pequeñas moléculas a través de los canales de la membrana está cuidadosamente controlado.

En todos los casos, el movimiento de las sustancias a través de los canales es pasivo, lo que significa que no requiere un gasto de energía. El **transporte pasivo** se realiza por difusión según un gradiente electroquímico. Las proteínas canal permiten que los iones o las moléculas polares atraviesen eficientemente las bicapas lipídicas. Si entiendes la naturaleza de los canales de membrana, deberías ser capaz de (1) dibujar la estructura de un canal que admite iones de calcio (Ca^{2+}) cuando se le une una molécula señalizadora; (2) marcar las porciones hidrófila e hidrófoba del canal; (3) añadir iones al exterior y al interior de la membrana que contiene el canal para explicar por qué un gradiente electroquímico favorece la entrada de Ca^{2+}; (4) hacer un esbozo del canal en la configuración abierta y en la cerrada, y (5) aventurar una hipótesis que explique por qué podría ser importante que el canal fuera selectivo.

En resumen, las proteínas de membrana como la gramicidina, las acuaporinas y los canales de potasio sortean la impermeabilidad de la bicapa lipídica a los pequeños compuestos cargados. Son las responsables de la **difusión facilitada:** el transporte activo de sustancias que, sin ellas, no atravesarían fácilmente las membranas. La presencia de canales *reduce* las diferencias entre el interior y el exterior. No obstante, las moléculas de agua y los iones no son las únicas sustancias que atraviesan las membranas mediante proteínas de membrana. También pueden hacerlo otras moléculas más grandes.

Difusión facilitada mediante proteínas transportadoras Aunque la difusión facilitada no requiere un gasto de energía, está facilitada (ayudada) por la presencia de proteínas de membrana especializadas. La difusión facilitada puede producirse a través de canales o a través de **proteínas transportadoras,** que cambian de forma durante el proceso. El transportador quizá más estudiado está especializado en introducir glucosa en las células.

Aparte de la ribosa, el azúcar de seis carbonos más importante en los organismos es la glucosa. Prácticamente todas las células vivas actuales utilizan la glucosa como ladrillo de importantes macromoléculas, y como fuente de energía química almacenada. Pero como mostraba la Figura 6.8, las bicapas lipídicas solo son moderadamente permeables a la glucosa. Es razonable esperar, entonces, que las membranas plasmáticas tengan algún mecanismo para aumentar la permeabilidad a este azúcar.

Esta predicción quedó corroborada cuando los investigadores compararon la permeabilidad de la glucosa en bicapas planas con la permeabilidad en membranas de células. Las membranas celulares de este estudio provenían de glóbulos rojos humanos, que son una de las células más sencillas que se conocen. Un glóbulo rojo maduro consiste en una membrana, unos 300 millones de moléculas de hemoglobina, y poco más (**Figura 6.26,** paso 1). Cuando estas células se ponen en una solución hipotónica (paso 2), el agua entra rápidamente en ellas por ósmosis. A medida que pasa agua, las células se hinchan. Finalmente estallan, liberando las moléculas de hemoglobina y otros contenidos celulares. Esto proporciona a los investigadores preparaciones puras de membranas plasmáticas llamadas «fantasmas» de glóbulos rojos (paso 3). Los experimentos han demostrado que estas membranas son mucho más permeables a la glucosa que las bicapas lipídicas puras. ¿Por qué?

Una vez aisladas y analizadas muchas proteínas de los fantasmas de glóbulos rojos, los investigadores encontraron varias proteínas que aumentan específicamente la permeabilidad de la membrana a la glucosa. Cuando se añadió esta proteína

FIGURA 6.26 «Fantasmas» de glóbulos rojos. Los fantasmas de glóbulos rojos son membranas simples que pueden ser purificadas y estudiadas en detalle.

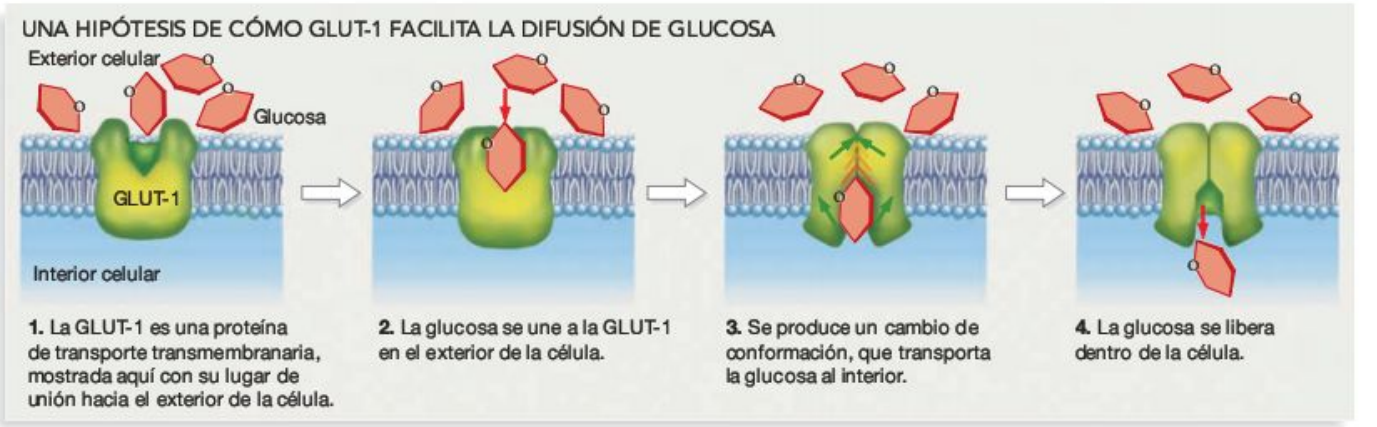


FIGURA 6.27 Una hipótesis para explicar el funcionamiento de las proteínas de transporte de la membrana. Este modelo sugiere que el transportador GLUT-1 funciona como una enzima. Se le une un sustrato (en este caso, una molécula de glucosa), sufre un cambio de conformación, y libera el sustrato.

PREGUNTA El lugar de unión del GLUT-1 tiene la misma afinidad por la glucosa en sus dos conformaciones. Explica cómo permite esta característica a la glucosa difundir a favor de su gradiente de concentración.

purificada a liposomas, la membrana artificial transportaba la glucosa a la misma velocidad que la membrana de una célula viva. Este experimento convenció a los biólogos de que una proteína de membrana era ciertamente la responsable de transportar glucosa a través de la membrana plasmática. Trabajos de seguimiento demostraron que esta proteína transportadora de glucosa, en la actualidad llamada GLUT-1, facilita el transporte del isómero óptico «derecho» de la glucosa pero no de la forma izquierda. Las células solo utilizan la forma derecha, y el lugar de unión de la GLUT-1 es específico para la forma derecha. Para aclarar estas observaciones, los biólogos proponen que las proteínas GLUT con lugares de unión que interaccionan con la forma derecha de la glucosa resultaron favorecidas por la selección natural. O dicho de otro modo, las células con proteínas como la GLUT-1 prosperaron mucho mejor que las células sin una proteína para el transporte de glucosa o con proteínas que transportaban la forma izquierda.

Se sigue investigando cómo funciona exactamente la GLUT-1. Los biólogos que están trabajando en el problema han propuesto que, como el transporte de glucosa que realiza la GLUT-1 es tan específico, es lógico predecir que el mecanismo recuerda a la acción enzimática. Una hipótesis se muestra en la **Figura 6.27.** La idea es que la glucosa se une a la GLUT-1 en el exterior de la membrana, y que esta unión induce un cambio conformacional en la proteína que transporta glucosa al interior de la célula. Recuerda del Capítulo 3 que las enzimas frecuentemente cambian de forma cuando se unen a los sustratos, y que esos cambios conformacionales suelen ser un paso crítico en la catálisis de reacciones químicas.

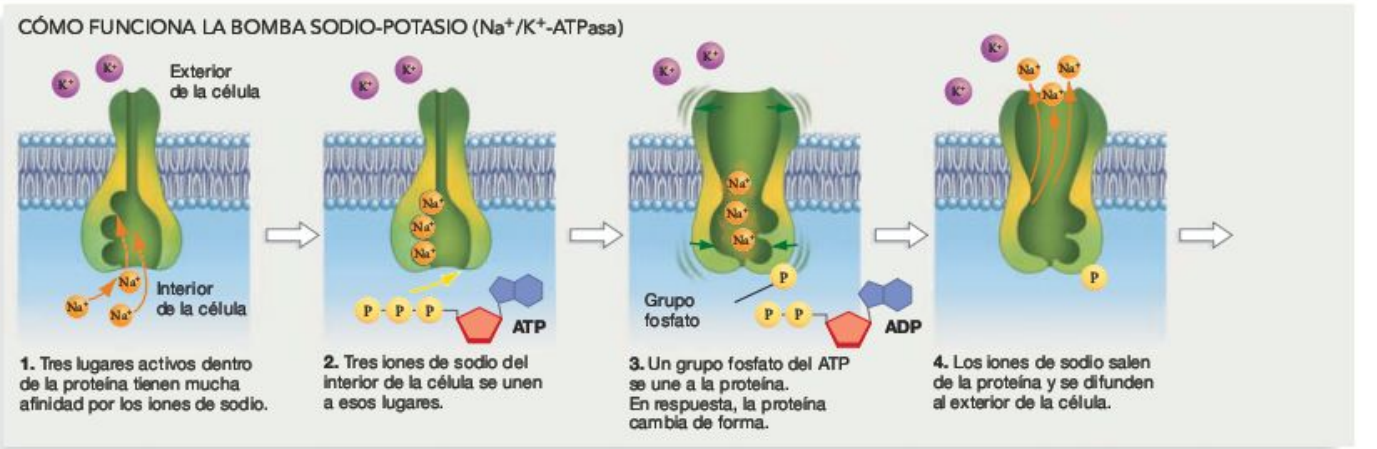


FIGURA 6.28 El transporte activo necesita un aporte de energía química.

EJERCICIO Rodea los dos pasos en los que la adición o sustracción de un grupo fosfato hace que la proteína cambie de conformación. Márcalos como «cambio de forma».

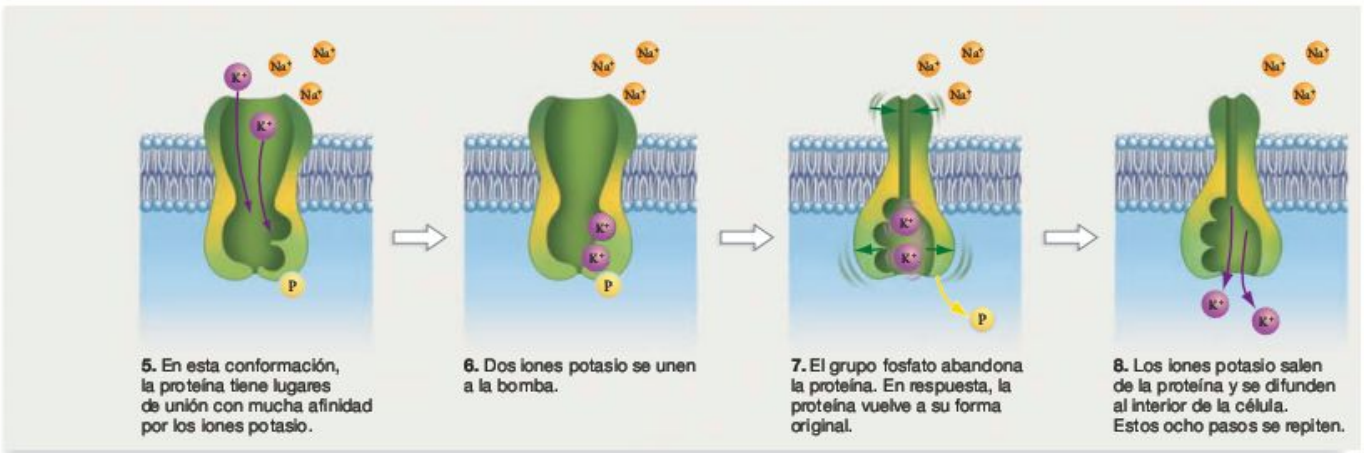
No obstante, el paso de moléculas al interior de las células mediante proteínas transportadoras sigue realizándose por difusión. Cuando la glucosa entra en una célula mediante la GLUT-1, lo hace porque sigue a su gradiente de concentración. Si la concentración de glucosa es la misma a ambos lados de la membrana plasmática, entonces no se produce un movimiento neto de glucosa, incluso aunque la membrana contenga GLUT-1. Muchas moléculas atraviesan las membranas plasmáticas por difusión facilitada mediante proteínas transportadoras específicas.

Transporte activo por bombas Facilitada por proteínas canal o por proteínas transportadoras, la difusión es un proceso pasivo que hace más parecidos el interior y el exterior de las células. Pero también es posible para las células actuales importar iones o moléculas en contra de su gradiente electroquímico. Sin embargo, realizar esta actividad requiere energía, porque la célula debe contrarrestar la pérdida de entropía que ocurre cuando las moléculas o los iones se concentran. Tiene sentido, entonces, que el transporte en contra de un gradiente electroquímico se llame **transporte activo.**

En las células, la energía necesaria para transportar sustancias en contra de su gradiente electroquímico es aportada habitualmente por un grupo fosfato (HPO_4^{2-}) del adenosín trifosfato, o ATP. El ATP contiene tres grupos fosfato. Cuando uno de estos grupos abandona el ATP y se une a una proteína, dos cargas negativas se añaden a la proteína. Estas cargas repelen a otras cargas en los aminoácidos de la proteína. La energía potencial de la proteína aumenta en respuesta, y su conformación (forma) suele cambiar. Como se detallará en el Capítulo 9, las proteínas generalmente se mueven cuando un grupo fosfato se une a ellas o cuando pierden un grupo fosfato. Cuando el ATP pierde un grupo fosfato, la molécula resultante es el adenosín difosfato (ADP), que tiene dos grupos fosfato.

La **Figura 6.28** muestra cómo los iones o moléculas pueden moverse en contra de un gradiente electroquímico cuando las proteínas de membrana llamadas **bombas** cambian de forma. La figura destaca la primera bomba descubierta y caracterizada: una proteína llamada **bomba sodio-potasio** o, más formalmente, Na^+/K^+-ATPasa. El Na^+/K^+ del nombre se refiere a los iones transportados; ATP indica que se utiliza adenosín trifosfato; y el sufijo –asa implica que la molécula funciona como una enzima. A diferencia de la situación de la GLUT-1, el mecanismo de acción de la Na^+/K^+-ATPasa se conoce bien actualmente. Cuando la proteína está en la conformación mostrada en el paso 1 de la Figura 6.28, se hacen patentes los lugares de unión con alta afinidad para los iones de sodio. Como muestra el paso 2, tres iones de sodio del interior de la célula se unen a esos lugares. A continuación se une a la bomba un grupo fosfato del ATP (paso 3). Cuando se liga el grupo fosfato, la forma de la bomba cambia de manera que reduce su afinidad por los iones de sodio. Como resultado, los iones abandonan la proteína y se difunden al exterior de la célula (paso 4). En esta conformación, sin embargo, la proteína tiene lugares de unión con una gran afinidad para los iones potasio (paso 5). Como muestra el paso 6, dos iones potasio del exterior de la célula se unen a la bomba. Cuando lo hacen, el grupo fosfato abandona la proteína y la forma de esta cambia en respuesta, de vuelta a la forma original (paso 7). En esta conformación, la bomba tiene baja afinidad por los iones potasio. Como muestra el paso 8, los iones potasio abandonan la proteína y se difunden al interior de la célula. Entonces el ciclo se repite.

Este movimiento de iones se realiza incluso con un gradiente electroquímico que favorece la salida de potasio y la entrada de sodio. Al intercambiar tres iones de sodio por dos de potasio, el exterior de la célula resulta con una carga positiva respecto al interior. De este modo, la bomba sodio-potasio



5. En esta conformación, la proteína tiene lugares de unión con mucha afinidad por los iones potasio.

6. Dos iones potasio se unen a la bomba.

7. El grupo fosfato abandona la proteína. En respuesta, la proteína vuelve a su forma original.

8. Los iones potasio salen de la proteína y se difunden al interior de la célula. Estos ocho pasos se repiten.

crea un gradiente eléctrico, así como un gradiente químico, a través de la membrana.

Bombas similares están especializadas en transportar protones (H^+), iones de calcio (Ca^{2+}) y otros iones o moléculas. De esta forma, las células pueden concentrar ciertas sustancias o crear gradientes electroquímicos. Es difícil sobreestimar la importancia de estos gradientes. Por ejemplo, los gradientes electroquímicos producidos por bombas de protones permiten a las plantas extraer nutrientes del suelo; los gradientes establecidos por la Na^+/K^+-ATPasa y la bomba de calcio permiten a las neuronas transmitir señales eléctricas por todo tu cuerpo. Encontrarás transporte activo, bombas de membrana y gradientes electroquímicos por todo este texto.

Web Animation en www.masteringbio.com
Diffusion and Osmosis

En conjunto, la bicapa lipídica y las proteínas implicadas en el transporte activo y pasivo permiten a las células crear un ambiente interno que es muy diferente del ambiente externo. Las proteínas de membrana permiten a los iones y las moléculas cruzar la membrana plasmática, incluso aunque no sean liposolubles (**Figura 6.29**). Cuando evolucionaron las proteínas de membrana, entonces las células primitivas adquirieron la capacidad de crear un ambiente interno que resultó proclive a la vida, lo que significa que ese ambiente contenía las sustancias necesarias para producir ATP y copiar ribozimas. Las células con proteínas de membrana especialmente eficientes y selectivas resultarían favorecidas por la selección natural y podrían llegar a dominar la población. La vida celular había empezado.

Unos 3.500 millones de años después, las células siguen evolucionando. ¿Cómo son las células actuales, y cómo producen y almacenan la energía química que hace posible la vida? ¿Cómo utilizan el ATP para hacer funcionar a bombas y canales y otras moléculas y maquinaria cuando las necesitan? La Unidad 2 se ocupa de contestar estas preguntas y otras relacionadas.

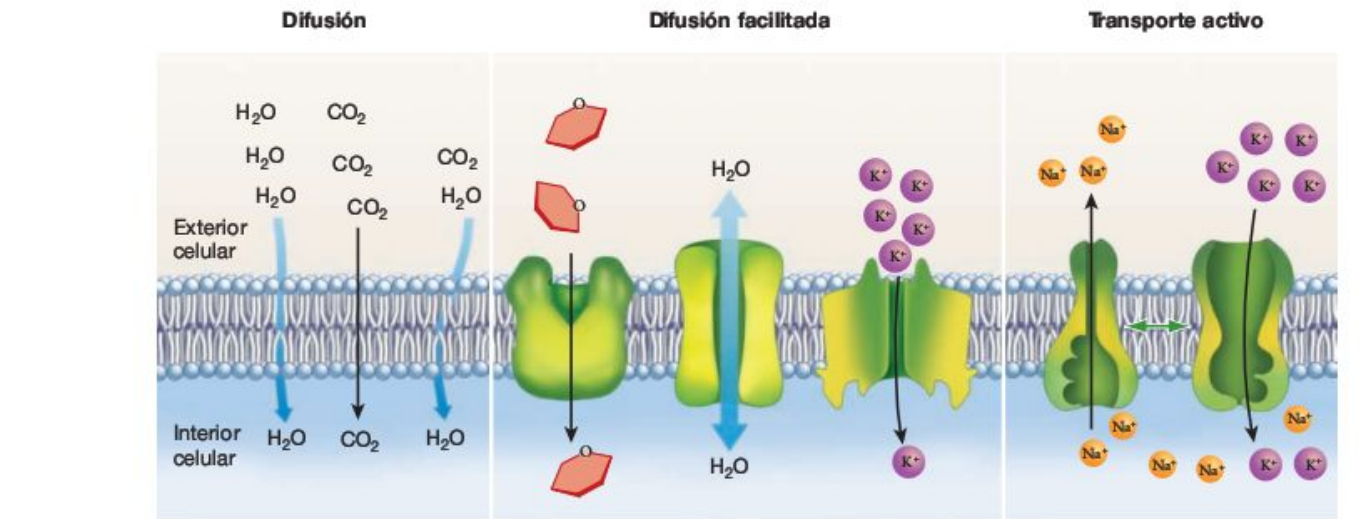
Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las proteínas de membrana permiten entrar y salir de la célula a iones y moléculas que habitualmente no atraviesan con facilidad las bicapas lipídicas.
- Las sustancias pueden moverse por un gradiente electroquímico mediante difusión facilitada a través de proteínas canal o transportadoras, o pueden moverse en contra de un gradiente electroquímico por el trabajo realizado por las bombas.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un bosquejo de una bicapa de fosfolípidos.
2) Indicar cómo la atraviesan los iones y las moléculas mediante cada tipo principal de proteína de transporte de la membrana.



	Difusión	Difusión facilitada	Transporte activo
Descripción:	Movimiento pasivo de pequeñas moléculas no cargadas a favor de un gradiente electroquímico, a través de una membrana.	Movimiento pasivo de...	Movimiento activo de...
Proteína(s) implicadas:			

FIGURA 6.29 Mecanismos de transporte de la membrana: resumen.

EJERCICIO Completa la tabla.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los fosfolípidos son moléculas anfipáticas: tienen una región hidrófila y una región hidrófoba. En solución, forman espontáneamente bicapas permeables de forma selectiva, lo que significa que solo ciertas sustancias las cruzan con facilidad.

La membrana plasmática es una estructura que forma una barrera física entre la vida y la no vida. La estructura básica de las membranas plasmáticas está formada por una bicapa de fosfolípidos. Los fosfolípidos tienen una cabeza polar y una cola no polar. La cola no polar consiste en un lípido, habitualmente un ácido graso o un isopreno. Los lípidos no se disuelven en agua.

Las pequeñas moléculas no polares tienden a atravesar fácilmente las membranas; los iones y otros compuestos cargados casi nunca pueden hacerlo. La permeabilidad y la fluidez de las bicapas lipídicas dependen de la temperatura y de los tipos de fosfolípidos presentes. Por ejemplo, como los fosfolípidos que contienen ácidos grasos largos y saturados forman una membrana interior densa y muy hidrófoba, tienden a ser menos permeables que los fosfolípidos que contienen ácidos grasos insaturados y más cortos.

Deberías ser capaz de dibujar bicapas de fosfolípidos muy permeables y fluidas y bicapas muy impermeables y sin fluidez.

Los iones y las moléculas se difunden espontáneamente desde las zonas con alta concentración hacia las zonas con baja concentración. El agua atraviesa las bicapas lipídicas desde las zonas de alta concentración hacia las zonas de baja concentración mediante ósmosis, un tipo especial de difusión.

La difusión es el movimiento de iones y moléculas debido a su energía cinética. Los solutos se mueven por difusión de una zona con alta concentración a otra zona con baja concentración. Este proceso es espontáneo por un aumento de la entropía. El agua también atraviesa las membranas espontáneamente si una molécula o ion que no puede atravesar la membrana se encuentra en distinta concentración en los dos lados. En la ósmosis, el agua se mueve desde la zona con menor concentración de solutos a la zona con mayor concentración de solutos. La ósmosis es un proceso pasivo realizado por un aumento de la entropía.

Deberías ser capaz de dibujar un recipiente con soluciones separadas por una membrana plasmática, y a continuación predecir lo que sucedería al añadir un soluto a un lado de la membrana si el soluto (1) atravesara fácilmente la membrana, y (2) si fuera incapaz de atravesar la membrana.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Diffusion and Osmosis

En las células, las proteínas de membrana son las responsables del paso de iones, moléculas polares y grandes moléculas que no pueden atravesar la membrana por sí mismas porque no son solubles en lípidos.

La permeabilidad de las bicapas lipídicas puede alterarse significativamente por las proteínas de transporte de la membrana, que están diseminadas por toda la membrana plasmática. Las proteínas canal, por ejemplo, son moléculas que crean orificios en la membrana y facilitan la difusión de iones concretos al exterior o al interior de la célula. Las proteínas transportadoras son proteínas similares a enzimas que permiten que moléculas concretas se difundan a la célula. Además de estas formas de facilitar la difusión, las proteínas de membrana que funcionan como bombas demandantes de energía mueven de forma activa iones o moléculas en contra de su gradiente electroquímico. En conjunto, la permeabilidad selectiva de las bicapas de fosfolípidos y la especificidad de las proteínas transportadoras posibilitan la creación de un ambiente en el interior celular que es radicalmente distinto del exterior.

Deberías ser capaz de dibujar y marcar la membrana de una célula que bombea iones de hidrógeno al exterior, tiene canales que admiten los iones de calcio a favor de un gradiente electroquímico y posee transportadores que admiten las moléculas de lactosa (un azúcar) por un gradiente de concentración. Tu dibujo debería incluir flechas y etiquetas que indiquen la dirección del movimiento de los solutos y la dirección de los gradientes electroquímicos apropiados.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Membrane Transport Proteins

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué significa el término *hidrófilo* si se traduce literalmente?
   a. «Amante del aceite».
   b. «Amante del agua».
   c. «Temeroso del aceite».
   d. «Temeroso del agua».

2. Si una solución que rodea una célula es hipotónica respecto al interior de la célula, ¿hacia dónde se moverá el agua?
   a. Entrará en la célula por ósmosis.
   b. Saldrá de la célula por ósmosis.
   c. No se moverá porque hay un equilibrio.
   d. Se evaporará más rápidamente de la superficie celular.

3. Si una solución que rodea una célula es hipertónica respecto al interior de la célula, ¿hacia dónde se moverá el agua?
   a. Entrará en la célula por ósmosis.
   b. Saldrá de la célula por ósmosis.
   c. No se moverá porque hay un equilibrio.
   d. Se evaporará más rápidamente de la superficie celular.

4. ¿Cuándo hay un gradiente de concentración?
   a. Cuando se rompen las membranas.
   b. Cuando las concentraciones de soluto son altas.
   c. Cuando las concentraciones de soluto son bajas.
   d. Cuando las concentraciones de soluto son diferentes en los dos lados de una membrana.

5. ¿Cuál de los siguientes enunciados debe ser cierto para que suceda la ósmosis?
   a. El agua debe estar, como mínimo, a temperatura ambiente.
   b. Las soluciones con la misma concentración de solutos deben estar separadas por una membrana selectivamente permeable.
   c. Las soluciones con distintas concentraciones de solutos deben estar separadas por una membrana selectivamente permeable.
   d. El agua debe estar a presión.

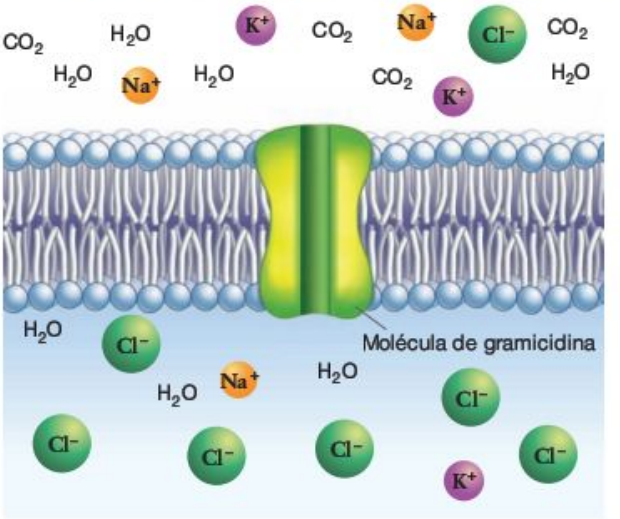
6. ¿Por qué se dice que las bicapas lipídicas celulares son «selectivamente permeables»?
   a. No son permeables en absoluto.
   b. Su permeabilidad cambia con su composición molecular.
   c. Su permeabilidad depende de la temperatura.
   d. Son permeables a algunas sustancias pero no a otras.

Respuestas: 1. b; 2. a; 3. b; 4. d; 5. c; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El aceite de cocina está compuesto por lípidos formados por largas cadenas de hidrocarburos. ¿Sería de esperar que estos lípidos formaran membranas espontáneamente? ¿Por qué o por qué no? Describe, a nivel molecular, cómo esperarías que estos líquidos interaccionaran con el agua.
2. Explica por qué los fosfolípidos forman bicapas en solución.
3. El etanol, el componente activo de las bebidas alcohólicas, es una pequeña molécula polar sin carga. Cómo crees que esta molécula atraviesa las membranas plasmáticas: rápidamente o lentamente? Razona tu respuesta.
4. ¿Por qué la ósmosis solo puede producirse cuando las soluciones están separadas por una membrana selectivamente permeable? ¿Qué sucede en las soluciones que no están separadas por una membrana selectivamente permeable?
5. El texto asegura que la porción de las proteínas de membrana que atraviesa las colas hidrófobas de los fosfolípidos es también hidrófoba (véase la Figura 6.17b). ¿Por qué resulta esto lógico? Vuelve a consultar la Figura 3.3 y la Tabla 3.2 y haz una lista de los aminoácidos que esperarías encontrar en estas regiones de las proteínas transmembranales.
6. Observa la membrana de la figura de la derecha. Marca las moléculas y los iones que atravesarán la membrana por ósmosis, difusión y difusión facilitada. Dibuja flechas para indicar dónde viajarán cada una de las moléculas e iones.



Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

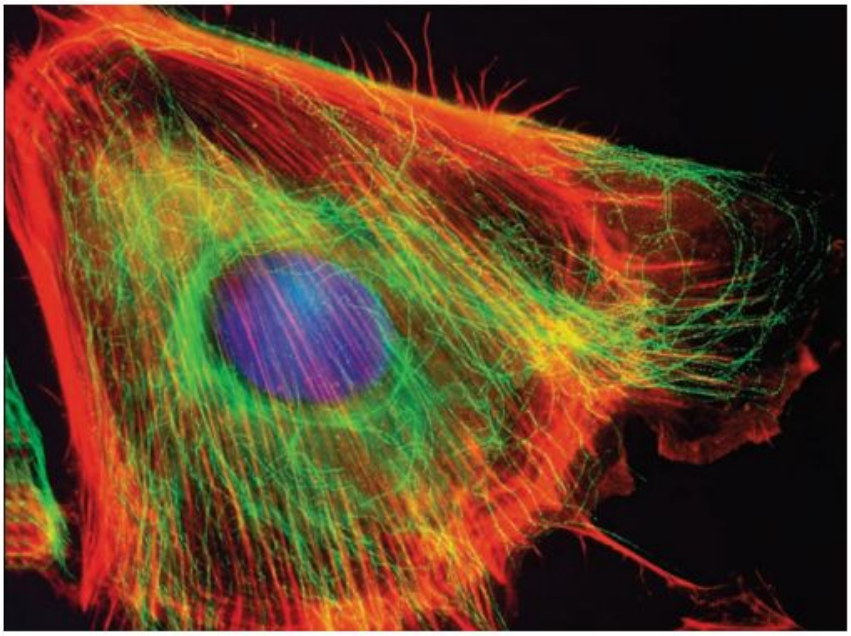
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Cuando los fosfolípidos se disponen en una bicapa, es teóricamente posible que las moléculas individuales de la bicapa «cambien de chaqueta». Es decir, un fosfolípido podría girar 180° y formar parte de la otra superficie de la membrana. Dibuja este proceso. Por lo que sabes acerca del comportamiento de las cabezas polares y las colas no polares, predice si estas vueltas son frecuentes o raras. A continuación diseña un experimento, utilizando una bicapa plana compuesta parcialmente por ácidos grasos que contienen una molécula coloreada en su cabeza hidrófila, para comprobar tu predicción.
2. Los organismos unicelulares que viven en hábitats extremadamente fríos tienen una proporción de ácidos grasos insaturados inusualmente alta en sus membranas plasmáticas. Algunas de estas membranas contienen incluso ácidos grasos poliinsaturados, que tienen más de un doble enlace en cada cadena de hidrocarburo. Haz un dibujo de este tipo de membranas y argumenta la hipótesis de que las membranas con colas de ácidos grasos insaturados funcionan mejor en temperaturas frías que las membranas con colas de ácidos grasos saturados. Predice la estructura de los ácidos grasos presentes en organismos que viven en ambientes extraordinariamente cálidos.
3. Cuando los investigadores biomédicos diseñan fármacos que deben penetrar en las células para ser eficaces, a veces les añaden grupos metilo (CH_3) para facilitar que las moléculas del fármaco atraviesen las membranas plasmáticas. En cambio, cuando los investigadores diseñan fármacos que actúan en el exterior de las membranas plasmáticas, a veces añaden un grupo cargado para reducir la probabilidad de que los fármacos atraviesen las membranas y entren en las células. Explica por qué son eficaces estas estrategias.
4. Los anuncios a menudo sostienen que los detergentes de la ropa y los platos «cortan la grasa». Lo que quiere decir el publicista es que los detergentes rodean las gotitas de grasa de la ropa o los platos, transformando las gotitas en hidrosolubles. Cuando esto sucede, las gotitas de grasa pueden eliminarse con el lavado. Explica cómo sucede esto a nivel molecular.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Interior celular

7



Esta célula ha sido tratada con moléculas fluorescentes que se unen a su esqueleto fibroso. Los microtúbulos (largas fibras proteicas) son verdes; los microfilamentos (fibras más pequeñas) son rojos. El núcleo de la célula se ha teñido de azul.

CONCEPTOS CLAVE

- La estructura de los componentes celulares está estrechamente relacionada con su función.
- Dentro de las células, los materiales se transportan a su destino con la ayuda de «códigos postales» moleculares.
- Las células son dinámicas. Cada segundo tienen lugar miles de reacciones químicas dentro de las células; hay moléculas entrando y saliendo continuamente por la membrana plasmática; los productos celulares se transportan a lo largo de fibras proteicas, y los elementos del esqueleto interno celular aumentan y disminuyen de tamaño.

En el Capítulo 1 se introdujo la teoría celular, que dicta que todos los organismos están compuestos por células y que todas las células nacen de otras células previas. Desde que esta teoría se desarrolló y comprobó en las décadas de 1850 y 1860, un enorme cuerpo de conocimiento ha confirmado que la célula es la unidad fundamental de la vida, tanto estructural como funcionalmente. La vida en la Tierra es celular.

En un sentido muy real, entonces, conocer cómo funciona un organismo es conocer cómo están estructuradas y cómo funcionan sus células. Para aclarar este punto, recuerda del Capítulo 1 que muchos organismos eucariotas y prácticamente todas las bacterias y arqueas son unicelulares. En número, los organismos unicelulares dominan la vida en la Tierra. Para los investigadores que estudian estas especies unicelulares, conocer la célula es sinónimo de conocer todo el organismo. Incluso en las plantas, los animales y otros eucariotas pluricelulares, el comportamiento complejo se origina en la célula. Por ejemplo, tu capacidad de leer esta página empieza con cambios en las moléculas sensibles a la luz localizadas en células de la parte posterior de los ojos. Cuando estas moléculas cambian de forma, provocan modificaciones en las membranas de las células nerviosas que unen los ojos con el cerebro. Por tanto, para comprender procesos complejos como la visión, los investigadores suelen empezar estudiando la estructura y la función de las células implicadas (las partes que componen el todo).

El Capítulo 6 introdujo una parte esencial de la célula: la **membrana plasmática.** Gracias a la permeabilidad selectiva de las bicapas de fosfolípidos y la actividad de las proteínas de transporte de la membrana, esta estructura crea un ambiente

interno distinto de las condiciones presentes en el exterior de la célula. A continuación, la tarea consiste en explorar las estructuras presentes dentro de la membrana y analizar lo que hacen. Este capítulo se centra en varias estructuras y procesos especialmente dinámicos; además, introduce algunos de los métodos experimentales que emplean los biólogos para conocerlos. Se comenzará mencionando las estructuras que componen una célula, y después se analizarán tres de los sistemas celulares más importantes: el núcleo, el complejo de producción y transporte de proteínas llamado sistema endomembranoso, y la red de fibras proteicas denominada citoesqueleto.

7.1 ¿Qué hay dentro de una célula?

En el Capítulo 1 pudiste leer acerca de los tipos básicos de células presentes en la naturaleza: eucariotas y procariotas. Las células eucariotas tienen un compartimento rodeado por una membrana llamado núcleo, mientras que las células procariotas carecen de él. De acuerdo con su **morfología** («forma»), entonces, las especies se dividen en dos grandes categorías: (1) procariotas y (2) eucariotas. Pero según su **filogenia** («tribu-origen»), o historia evolutiva, los organismos se dividen en los tres grandes grupos denominados (1) Bacteria, (2) Archaea y (3) Eukarya. Los miembros de Bacteria y Archaea son procariotas; los de Eukarya (algas, hongos, plantas y animales) son eucariotas.

A finales del siglo XVII, los biólogos empezaron a utilizar microscopios para estudiar la estructura celular. Con el tiempo, los avances de la óptica y las técnicas de preparaciones celulares permitieron a los investigadores catalogar las estructuras resumidas en esta sección. Cuando se extendió el uso de los microscopios electrónicos en la década de 1950, los investigadores describieron la anatomía interna de estas estructuras con más detalle. Avances más recientes en microscopia han permitido a los investigadores filmar ciertos procesos celulares en células vivas (véase **BioHabilidades 8**).

¿Qué han revelado los estudios anatómicos con microscopios? Primero se verá la anatomía general de las células procariotas y eucariotas, y después se considerará cómo participan las estructuras identificadas en la función de las células.

Células procariotas

La **Figura 7.1** muestra la estructura general de una célula procariota. En la mayoría de las especies de los dominios Bacteria y Archaea, la membrana plasmática rodea un único compartimento, lo que significa que la célula tiene pocas subestructuras (o ninguna) separadas del resto de la célula por membranas internas. Sin embargo, un examen más profundo revela un conjunto de importantes estructuras internas. Veamos una célula procariota típica, empezando por el exterior y avanzando hacia el interior.

Como se explicó en el Capítulo 6, la membrana celular, o membrana plasmática, consiste en una bicapa de fosfolípidos y proteínas que, o bien atraviesan la bicapa, o bien se unen a uno de los lados. Dentro de la membrana, los contenidos de una célula se llaman conjuntamente **citoplasma** («célula-formado»). Como el citoplasma contiene una alta concentración de solutos, en la mayoría de los hábitats es hipertónico respecto al ambiente circundante. Cuando así sucede, el agua entra en la célula por ósmosis y expande el volumen celular. Prácticamente todas las bacterias y arqueas resisten esta presión mediante una **pared celular** rígida. Las paredes celulares bacterianas y arqueanas son una capa dura y fibrosa que rodea la membrana plasmática (**Figura 7.2**). La presión de la membrana plasmática contra la pared celular es aproximadamente la misma que la presión de la rueda de un coche. La pared celular protege el organismo y le confiere forma y rigidez. Además, muchas bacterias tienen otra capa protectora fuera de la pared celular, capa compuesta por lípidos con polisacáridos unidos. Los lípidos que contienen grupos de hidratos de carbono se llaman **glucolípidos.**

En el citoplasma de una célula procariota, la estructura más sobresaliente es el **cromosoma.** La mayoría de las especies procariotas tienen un cromosoma circular único compuesto por una gran molécula de DNA asociada a un pequeño número de proteínas. La molécula de DNA contiene información, mientras que las proteínas proporcionan soporte estructural al DNA. Recuerda del Capítulo 4 que la información en el DNA está codificada en forma de secuencia de bases nitro-

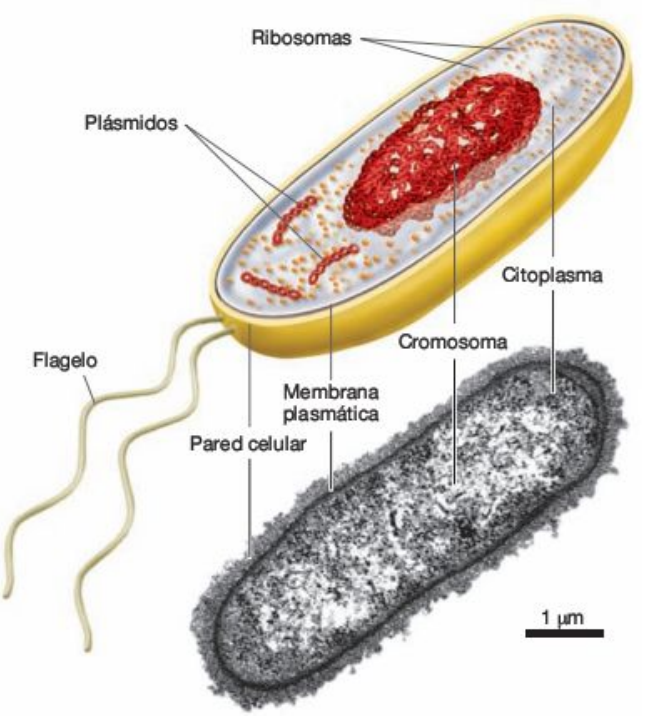


FIGURA 7.1 Célula procariota. Las células procariotas se identifican por un rasgo negativo: ausencia de núcleo rodeado por membrana. Aunque hay una gran variación de tamaños y formas en las células bacterianas y arqueanas, todas contienen una membrana plasmática, un cromosoma y ribosomas productores de proteínas; casi todas tienen una pared celular rígida. Algunos procariotas tienen flagelos que les permiten nadar y membranas internas donde tiene lugar la fotosíntesis.

EJERCICIO Marca el nucleoide en el dibujo.

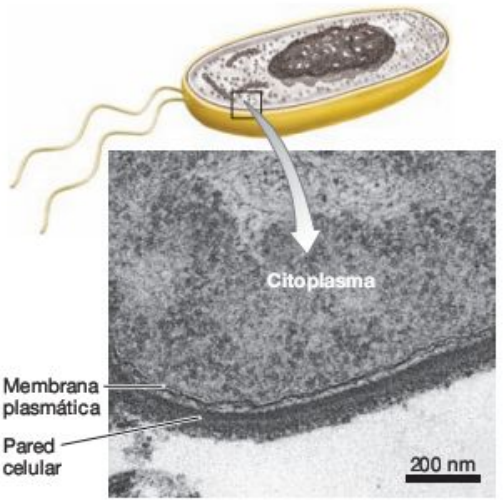


FIGURA 7.2 La pared celular bacteriana. En bacterias y arqueas, la pared celular consiste en peptidoglucano o polímeros similares que se disponen en duras láminas, con uniones cruzadas. El interior de la pared celular contacta con la membrana plasmática, que presiona contra la pared. El exterior de la pared celular está en contacto directo con el ambiente circundante, casi siempre lleno de competidores y depredadores.

genadas. En concreto, la estructura del DNA contiene las instrucciones para fabricar las proteínas, los RNA y otras moléculas necesarias para la célula.

Un segmento de DNA que contiene la información para fabricar una molécula de RNA o un polipéptido se llama **gen.** En resumen, los cromosomas contienen DNA, que a su vez contiene genes.

Los cromosomas procariotas se encuentran en un área localizada de la célula llamada **nucleoide.** El nucleoide suele estar en el centro de la célula y habitualmente representa cerca del 20 por ciento del volumen total de la célula. Es importante destacar, no obstante, que el material genético del nucleoide no está separado del resto del citoplasma por una membrana. En la *Escherichia coli,* una bacteria muy estudiada, el cromosoma circular tendría una longitud superior a 1 mm si fuera lineal, 50 veces más largo que la misma célula. Esta situación es característica de los procariotas. Para caber en la célula, la doble hélice se enrolla en sí misma con la ayuda de enzimas para formar una estructura «muy enrollada», muy compacta, mostrada en la **Figura 7.3.** Las regiones tan enrolladas del DNA se asemejan a una cuerda fijada en uno de los extremos y después retorcida hasta que se gira sobre sí misma.

Según la especie y la población de que se trate, las células procariotas también pueden contener de una a cien pequeñas moléculas, habitualmente circulares, de DNA muy enrollado, llamadas **plásmidos.** Los plásmidos contienen genes pero son físicamente independientes del cromosoma celular principal. En la mayoría de los casos los genes de los plásmidos no son necesarios en condiciones normales. En cambio, ayudan a las células a adaptarse a circunstancias infrecuentes, como a la presencia súbita de un veneno en el ambiente. Como resultado, los plásmidos se pueden considerar elementos genéticos auxiliares.

Otras dos estructuras celulares sobresalientes en procariotas son los **ribosomas,** que fabrican proteínas, y los **flagelos,** que rotan para permitir la natación en las especies acuáticas. Los ribosomas están presentes en todas las células procariotas, diseminados por el citoplasma. Los ribosomas bacterianos son estructuras complejas compuestas por un total de tres moléculas distintas de RNA y más de 50 proteínas diferentes. Estos componentes moleculares están organizados en dos elementos estructurales principales llamados subunidad grande y subunidad pequeña (**Figura 7.4**). No es raro que una sola célula tenga

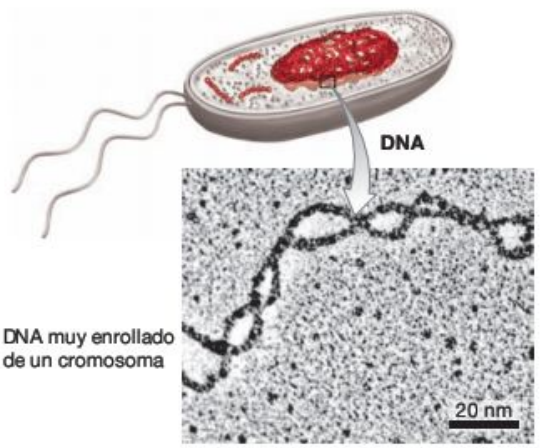


FIGURA 7.3 El DNA bacteriano está muy enrollado. El cromosoma circular de bacterias y arqueas debe enrollarse mucho, en «superhélices», para caber en la célula.

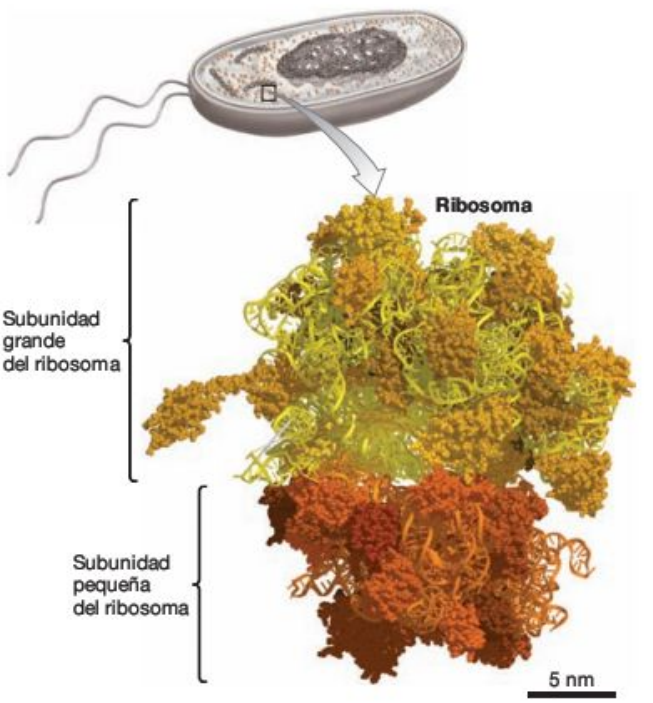


FIGURA 7.4 El ribosoma bacteriano. Los ribosomas bacterianos están compuestos de moléculas de RNA y proteínas organizadas en una subunidad grande y otra pequeña.

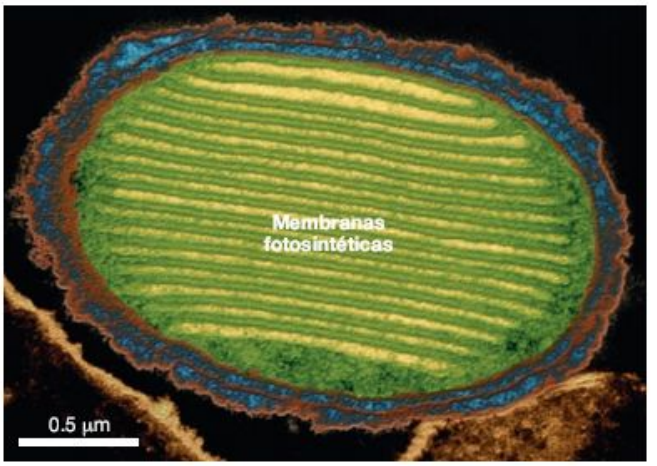


FIGURA 7.5 Membranas fotosintéticas de bacterias. Las rayas verdes de esta bacteria fotosintética son invaginaciones de la membrana plasmática. Son verdes porque contienen los pigmentos y las enzimas necesarias para la fotosíntesis.

10.000 ribosomas. Los flagelos procariotas y los ribosomas carecen de membrana. Sin embargo, no todas las especies bacterianas tienen flagelos. Cuando existen suelen ser pocos y estar localizados en la superficie celular. En la fabricación y el control de los flagelos bacterianos están implicadas más de 40 proteínas distintas. A la máxima velocidad, los movimientos flagelares pueden conducir a una célula bacteriana por el agua a 60 longitudes celulares por segundo. En cambio, el guepardo, el animal terrestre más veloz, solo alcanza 25 longitudes de su cuerpo por segundo.

Los procariotas carecen de núcleo, pero no es correcto decir que carecen de estructuras internas rodeadas de membrana. Muchas especies tienen contenedores de almacenamiento rodeados por una membrana, y en las bacterias y arqueas que realizan la fotosíntesis hay muchas membranas internas. La fotosíntesis es el conjunto de reacciones químicas responsables de la conversión de la energía solar en la energía química almacenada en los azúcares. Las membranas fotosintéticas presentes en procariotas contienen las enzimas y las moléculas de pigmento necesarias para realizar esas operaciones, y se desarrollan como invaginaciones de la membrana plasmática. En algunos casos, algunas vesículas se cierran al invaginarse la membrana plasmática. En otros, se forman sacos aplanados de membranas fotosintéticas, como los mostrados en la **Figura 7.5,** a partir de las invaginaciones de la membrana plasmática.

Además, investigaciones recientes indican que varias especies bacterianas tienen compartimentos internos que merecen el nombre de organelas («pequeños órganos»). Una **organela** es un compartimento rodeado por una membrana en el citoplasma, que contiene enzimas o estructuras especializadas en una función concreta. Un tipo de organela bacteriana está especializada en almacenar iones de calcio; otra contiene cristales de magnetita, un mineral. Los cristales de magnetita funcionan como la aguja de una brújula para ayudar a las células a orientarse en un campo magnético y nadar de una forma dirigida.

Investigaciones recientes también han demostrado que bacterias y arqueas contienen unas fibras delgadas y largas que desempeñan un papel estructural dentro de la célula. Todas las especies bacterianas, por ejemplo, contienen fibras proteicas. Estos filamentos son esenciales para que suceda la división celular. Algunas especies también tienen filamentos proteicos que ayudan a mantener la forma celular. Filamentos proteicos como estos forman la base del **citoesqueleto** («esqueleto de la célula»).

Aunque las membranas internas y algunos componentes del citoesqueleto están presentes en todas las células procariotas estudiadas hasta la fecha, su cantidad palidece cuando se las compara con los de las eucariotas. Si se pone una típica célula procariota al lado de una eucariota, destacan cuatro diferencias principales: (1) los cromosomas eucariotas están dentro de un compartimento rodeado por una membrana, llamado núcleo; (2) las células eucariotas suelen ser mucho más grandes; (3) contienen grandes cantidades de membranas internas; y (4) exhiben un citoesqueleto diverso y dinámico (**Tabla Resumen 7.1**).

Células eucariotas

El linaje llamado Eukarya incluye múltiples formas, desde especies unicelulares hasta secuoyas de 100 metros. Las algas marrones, las algas rojas, los hongos, las amebas y los hongos mucilaginosos son todos eucariotas, como las plantas verdes y los animales. La primera característica de las eucariotas que llama la atención de los biólogos es lo grandes que son, de media, comparadas con las bacterias y las arqueas (**Figura 7.6**). La mayoría de las células eucariotas varían entre 5 y 100 µm de diámetro, mientras que las procariotas tienen un diámetro de 1 a 10 µm. Una microfotografía de una célula eucariota promedio, en la misma escala que la célula bacteriana de la Figura 7.5, ocuparía toda esta página. Esta diferencia de tamaño inspiró la hipótesis de que cuando evolucionaron por primera vez los eucariotas, sobrevivieron ingiriendo células

TABLA RESUMEN 7.1 **Diferencias en la estructura de células eucariotas y procariotas**

	Localización del DNA	Membranas internas y organelas	Citoesqueleto	Tamaño global
Bacterias y arqueas	En el nucleoide (no rodeado de membrana); plásmidos frecuentes.	Membranas internas abundantes solo en especies fotosintéticas; tipos y números de organelas limitados.	De extensión limitada, comparado con el de eucariotas.	Habitualmente pequeño respecto al de las eucariotas.
Eucariotas	Dentro del núcleo (rodeado de membrana); plásmidos muy raros.	Grandes números de organelas, de muchos tipos.	Extenso, normalmente presente por todo el volumen celular.	La mayoría son más grandes que las procariotas.

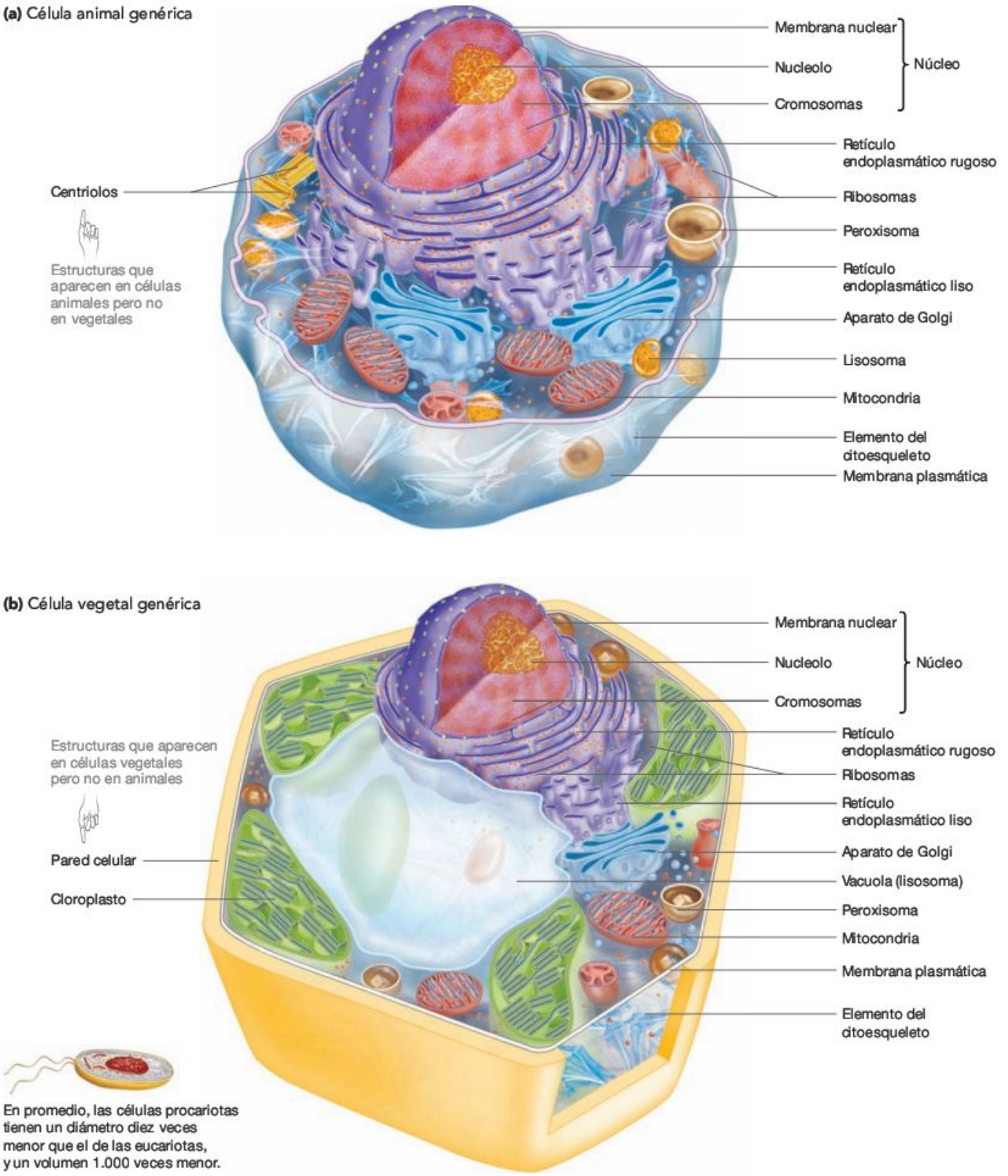


FIGURA 7.6 Células animales y vegetales. Célula genérica, o «típica» **(a)** animal y **(b)** vegetal. (Compara con la célula procariota, mostrada con el verdadero tamaño relativo en la esquina inferior izquierda).

bacterianas y arqueas completas. O, dicho de otro modo, se cree que la evolución a un gran tamaño celular hizo posible que las células eucariotas se comportaran como depredadores (organismos que matan y consumen otros organismos). Miles de especies de eucariotas unicelulares sobreviven hoy en día rodeando e ingiriendo bacterias y arqueas enteras.

No obstante, la evolución a células grandes tiene una desventaja. Los iones y las pequeñas moléculas, como el adenosín trifosfato (ATP), los aminoácidos y los nucleótidos, no se pueden difundir rápidamente por un volumen grande. Si el ATP que aporta energía química se utiliza en un lado de una célula grande, el ATP del otro extremo de la célula tardaría mucho tiempo en difundirse hasta ese lugar. Las células procariotas son lo suficientemente pequeñas como para que los iones y las pequeñas moléculas lleguen donde sean necesarios por difusión. De hecho, el tamaño de las células procariotas está limitado probablemente por la distancia que las moléculas deben recorrer por difusión o transporte dentro de la célula.

¿Cómo resuelven las células eucariotas los problemas generados por el tamaño? La respuesta está en las numerosas organelas presentes en las células eucariotas. De hecho, el gran volumen interno de una célula eucariota está compartimentado en un gran número de partes del tamaño de una bacteria. Como las células eucariotas se subdividen, las moléculas necesarias para una reacción química concreta suelen estar situadas dentro de una organela o compartimento determinado. La compartimentación ofrece dos ventajas fundamentales:

- Las reacciones químicas incompatibles pueden separarse. Por ejemplo, en una organela se pueden sintetizar nuevos ácidos grasos, mientras que en otra organela distinta se degradan y reciclan ácidos grasos en exceso o deteriorados.
- La eficiencia de las reacciones químicas aumenta. En primer lugar, los sustratos necesarios para reacciones concretas pueden localizarse y mantenerse en altas concentraciones dentro de las organelas. En segundo lugar, si los sustratos se emplean en una parte determinada de la organela, pueden ser reemplazados por sustratos que solo tienen que recorrer una corta distancia. En tercer lugar, los conjuntos de enzimas que trabajan juntas pueden agruparse en membranas internas en vez de flotar libres en el citoplasma. Cuando el producto de una reacción es el sustrato de la reacción catalizada por otra enzima, agrupar las enzimas aumenta la velocidad y la eficiencia de la secuencia de reacciones.

Si las bacterias y las arqueas se pueden comparar con pequeñas tiendas de maquinaria, entonces las células eucariotas se parecen a extensos complejos industriales. Las organelas y otras estructuras presentes en las eucariotas son análogas a edificios muy especializados que funcionan como fábricas, centrales eléctricas, almacenes, cintas de transporte y centros administrativos. La Figura 7.6 muestra la disposición de las organelas en una célula animal y otra vegetal típicas. ¿Qué son esas estructuras y qué hacen? A medida que vayas leyendo acerca de estos componentes celulares en las próximas páginas, intenta identificar cómo se correlaciona su estructura con su función. Después utiliza la tabla resumen de la página 132 como guía de estudio (**Tabla resumen 7.2**).

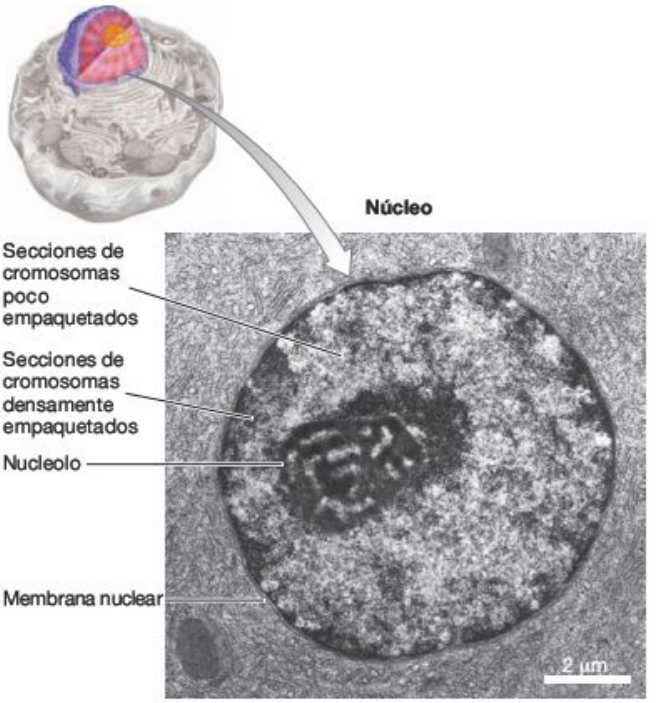


FIGURA 7.7 El núcleo es el centro de almacenamiento y recuperación de la información. La información genética, o hereditaria, está codificada en el DNA, que es un componente de los cromosomas del núcleo.

El núcleo El **núcleo** es una de las organelas más grandes, y está muy organizado (**Figura 7.7**). Como se detallará en la Sección 7.2, la membrana nuclear está atravesada por aperturas similares a poros, y su superficie interna está asociada a proteínas fibrosas que forman una lámina con apariencia de encaje, llamada **lámina nuclear.** La lámina nuclear confiere rigidez a la estructura y mantiene su forma.

Los cromosomas no flotan libremente dentro del núcleo; por el contrario, cada cromosoma ocupa una zona determinada y está unido a la lámina nuclear al menos por un sitio. El núcleo también tiene una región característica llamada **nucleolo,** en el que se fabrican las moléculas de RNA presentes en los ribosomas y se unen las subunidades ribosómicas grande y pequeña.

Ribosomas En los eucariotas, el citoplasma consiste en todo lo que está dentro de la membrana plasmática excepto el núcleo; la porción líquida del citoplasma se llama **citosol.** Muchos de los millones de ribosomas celulares están diseminados por todo el citosol (**Figura 7.8**). Al igual que el ribosoma bacteriano dibujado en la Figura 7.4, los ribosomas mostrados en la Figura 7.8 tienen dos subunidades, una grande y otra pequeña. Cada subunidad está formada por proteínas y RNA. En los eucariotas la subunidad grande contiene tres moléculas de RNA, mientras que la pequeña contiene una. (En procariotas, la subunidad grande solo tiene dos moléculas de RNA). Ninguna de las subunidades ribosómicas está rodeada por una membrana. Cuando se juntan las dos subunidades, forman una compleja máquina molecular que sintetiza proteínas.

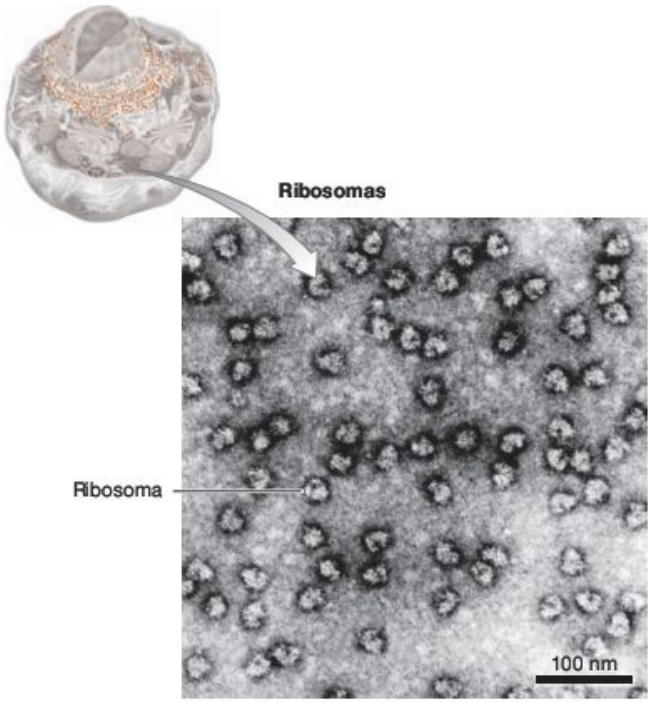


FIGURA 7.8 Los ribosomas son el lugar de la síntesis de proteínas. Los ribosomas eucariotas tienen una estructura similar a la de los ribosomas bacterianos y arqueanos, aunque no idéntica. Están compuestos por una subunidad grande y otra pequeña, que contienen moléculas de RNA y proteínas.

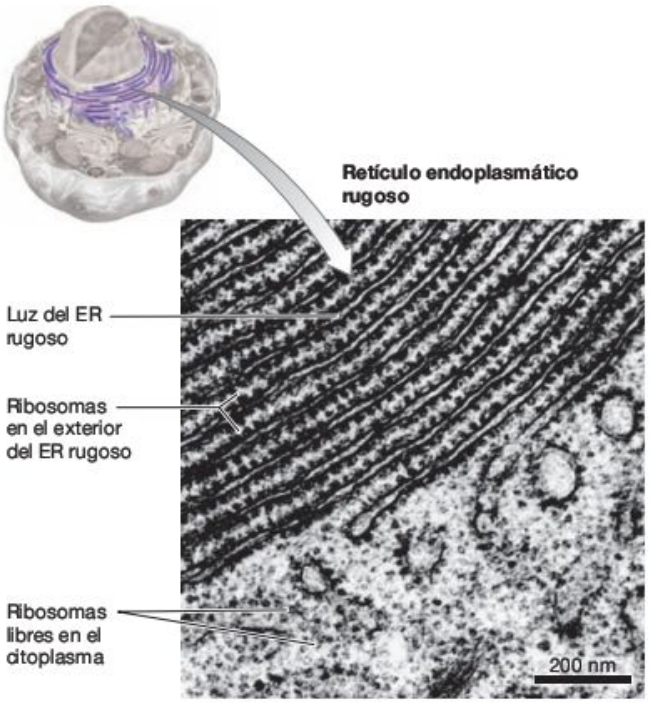


FIGURA 7.9 El ER rugoso es un complejo de síntesis y procesamiento de proteínas. El ER rugoso es un sistema de sacos y túbulos rodeados por membrana con ribosomas unidos. Se continúa con la membrana nuclear y con el ER liso.

Retículo endoplasmático rugoso Además de los ribosomas libres del citosol, muchos ribosomas están asociados a membranas. En concreto, cientos de miles de ribosomas están unidos a una red de sacos y túbulos rodeados por membranas llamada **retículo endoplasmático rugoso,** o **ER rugoso.** Traducido literalmente, *retículo endoplasmático* significa «red formada dentro». Vuelve a mirar la Figura 7.6 y observa que el ER se continúa con la membrana externa de la membrana nuclear. Desde la membrana nuclear, las capas de sacos que componen el ER se extienden dentro del citoplasma.

Los ribosomas asociados al ER rugoso son los responsables de sintetizar las proteínas que se insertarán en la membrana plasmática, se secretarán al exterior de la célula o se transportarán a una organela llamada lisosoma. A medida que son fabricadas por los ribosomas, estas proteínas se mueven al interior del componente sacular del ER rugoso (**Figura 7.9**). El interior del ER rugoso, como el interior de cualquier estructura sacular de una célula o un organismo, se llama **luz.** En la luz del ER rugoso las proteínas recién fabricadas se pliegan y se someten a otros tipos de procesamiento.

Las proteínas producidas en el ER rugoso tienen distintas funciones. Algunas transportan mensajes a otras células; algunas se convierten en proteínas de transporte de la membrana o en bombas; otras son enzimas. El nexo común es que los productos del ER rugoso tienen que ser transportados a distintos destinos lejanos, a menudo hasta la superficie celular o más allá.

Aparato de Golgi En muchos casos, los productos del ER rugoso pasan por el aparato de Golgi antes de llegar a su destino final. El **aparato de Golgi** consiste en sacos membranosos aplanados llamados **cisternas,** apilados uno encima de otro (**Figura 7.10**). La organela también tiene una polaridad, o lateralidad, característica. La superficie *cis* («este lado») es la más cercana al núcleo y el ER rugoso, y la superficie *trans* («a través de») está orientada hacia la membrana plasmática. El extremo *cis* de un aparato de Golgi recibe productos del ER rugoso, y el extremo *trans* los envía hacia la superficie celular. Entre ambos, dentro de las cisternas, los productos del ER son procesados y empaquetados para su transporte. Las microfotografías a menudo muestran «burbujas» en uno de los extremos del Golgi. Estas son vesículas rodeadas por una membrana que transportan proteínas o bien otros productos a la organela o fuera de ella. La Sección 7.3 analiza los movimientos intracelulares del ER rugoso al aparato de Golgi y a otros lugares con más detalle.

Retículo endoplasmático liso Aunque el ER forma una estructura continua, no todo él está asociado al transporte de material al aparato de Golgi ni tiene ribosomas unidos. En las microfotografías electrónicas, las partes del ER que contienen ribosomas parecen punteadas y rugosas, mientras que las partes sin ribosomas aparecen lisas y uniformes. Es apropiado que estas partes del ER reciban el nombre de **retículo**

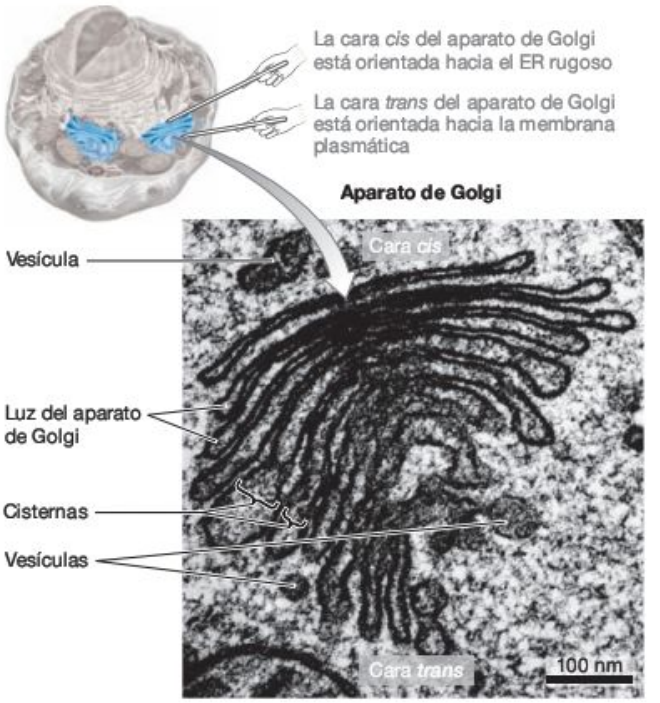


FIGURA 7.10 El aparato de Golgi es un centro de procesamiento, selección y transporte de proteínas. El aparato de Golgi consiste en un conjunto de vesículas aplanadas llamadas cisternas.

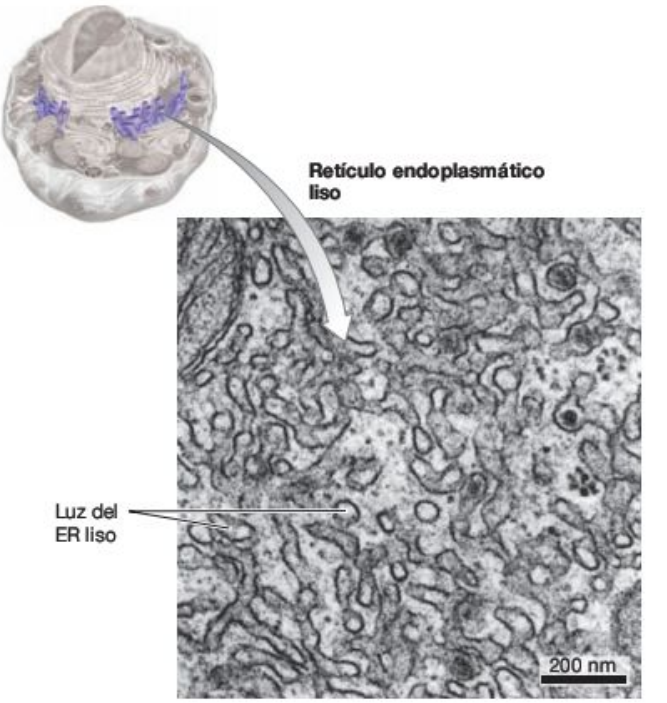


FIGURA 7.11 El ER liso es un centro de procesamiento de lípidos y estación de almacenaje. El ER liso es un sistema de sacos y túbulos rodeados por membrana que carece de lisosomas.

endoplasmático liso, o **ER liso** (**Figura 7.11**). La membrana del ER liso contiene enzimas que catalizan reacciones de los lípidos. Según el tipo de célula, esas enzimas pueden encargarse de la síntesis de lípidos necesarios para el organismo, o de degradar lípidos que resultan nocivos. El ER liso también es el lugar de producción de los fosfolípidos de las membranas celulares. Además de procesar lípidos, el ER liso funciona como un reservorio de iones de calcio (Ca^{2+}) que actúan como una señal que activa muchos procesos dentro de la célula.

La estructura del retículo endoplasmático está estrechamente relacionada con su función. El ER rugoso tiene ribosomas y funciona principalmente como un centro productor de proteínas; el ER liso carece de ribosomas y funciona básicamente como un centro procesador de lípidos. Junto con el aparato de Golgi y los lisosomas, el retículo endoplasmático forma el **sistema de endomembranas.** El sistema de endomembranas («membranas internas») es el centro primario para la síntesis de lípidos y proteínas en las células eucariotas.

Peroxisomas Prácticamente todas las células eucariotas contienen organelas globulares llamadas **peroxisomas** (**Figura 7.12**). Estas organelas tienen una sola membrana y nacen y se dividen independientemente de otras organelas. Aunque distintos tipos de células del mismo individuo pueden tener diferentes clases de peroxisomas, todas estas organelas tienen una función común: los peroxisomas son los centros de las reacciones de oxidación. Como se explicará en detalle en el Capítulo 9, las reacciones de oxidación eliminan electrones de átomos y moléculas. En muchos casos, los productos de estas reacciones incluyen el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), que es muy corrosivo. Si el peróxido de hidrógeno saliera del peroxisoma, dañaría rápidamente las membranas de las organelas y la membrana plasmática. Esto es raro, no obstante. Dentro del peroxisoma, la enzima catalasa «desintoxica» rápidamente el peróxido de hidrógeno convirtiéndolo en agua y oxígeno.

Distintos tipos de peroxisomas contienen diferentes conjuntos de enzimas oxidativas. Como resultado, cada uno está especializado en oxidar compuestos concretos. Por ejemplo, los peroxisomas de las células del hígado contienen enzimas que oxidan varias toxinas, incluyendo el etanol de las bebidas alcohólicas. Los productos de estas reacciones de oxidación suelen ser inocuos y se excretan del organismo o se utilizan en otras reacciones. Otros peroxisomas contienen enzimas que catalizan la oxidación de los ácidos grasos. Estas reacciones producen moléculas que incluyen el acetil CoA, que se utiliza en la síntesis de importantes moléculas en otros lugares de la célula. En las hojas de las plantas, unos peroxisomas especializados llamados **glioxisomas** están llenos de enzimas que convierten uno de los productos de la fotosíntesis en un azúcar que puede utilizarse para almacenar energía para la célula. Por el contrario, las semillas no realizan la fotosíntesis y carecen de este tipo de peroxisomas. A cambio, tienen peroxisomas con enzimas que oxidan los ácidos grasos para producir glucosa. Después, la nueva planta utiliza la glucosa cuando empieza a crecer. En cada caso, hay un vínculo patente entre estructura y función: las enzimas presentes en un peroxisoma hacen posible un conjunto especializado de reacciones de oxidación.

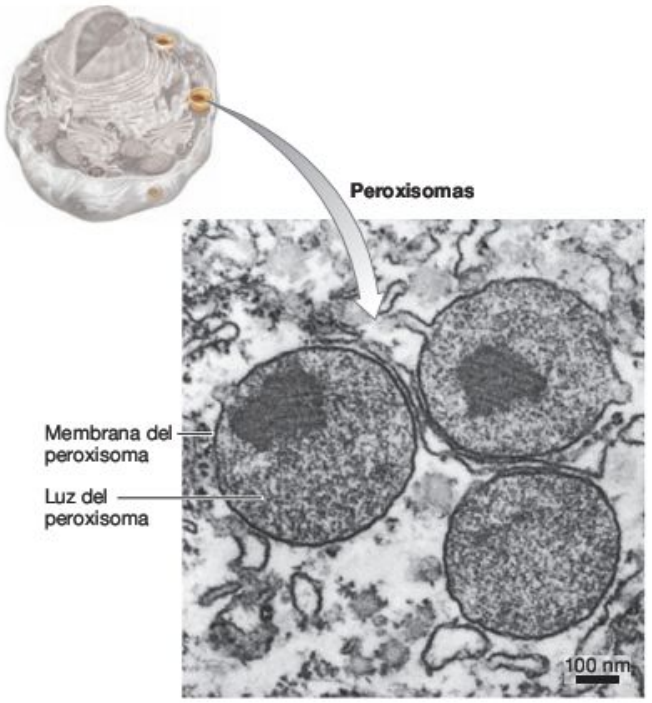


FIGURA 7.12 En los peroxisomas tienen lugar las reacciones de oxidación. Los peroxisomas son organelas globulares con una membrana única.

Lisosomas Las estructuras principales encargadas del procesamiento de desechos sólidos y almacenaje de materiales en la célula se llaman **lisosomas.** El tamaño y la forma de estas organelas son muy variables, y en las células de plantas, hongos y otros grupos se denominan vacuolas. En las células animales, los lisosomas funcionan como centros digestivos (**Figura 7.13**). El interior de la organela, o luz, es ácido porque las bombas de protones de la membrana del lisosoma importan suficientes iones de hidrógeno como para mantener un pH de 5,0. Esta organela también contiene unas 40 enzimas diferentes. Cada una de estas proteínas está especializada en romper un tipo distinto de macromolécula (proteínas, ácidos nucleicos, lípidos o hidratos de carbono) en sus monómeros componentes. A continuación, los monómeros se excretan o se reciclan en nuevos polímeros. Las enzimas digestivas se llaman colectivamente hidrolasas porque catalizan reacciones de hidrólisis que separan los monómeros de las macromoléculas con máxima eficacia a un pH de 5,0. En el citosol, donde el pH es aproximadamente 7,2, estas enzimas son menos activas.

La **Figura 7.14** ilustra las dos formas en que los materiales se transportan a los lisosomas en las células animales. Cuando tiene lugar la **fagocitosis** (literalmente, «comer-células-acto»),

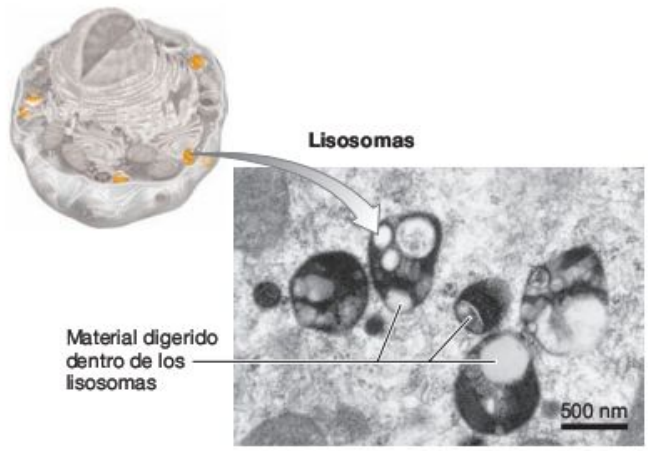


FIGURA 7.13 Los lisosomas son centros de reciclaje. Los lisosomas suelen ser ovales o globulares y tienen una sola membrana.

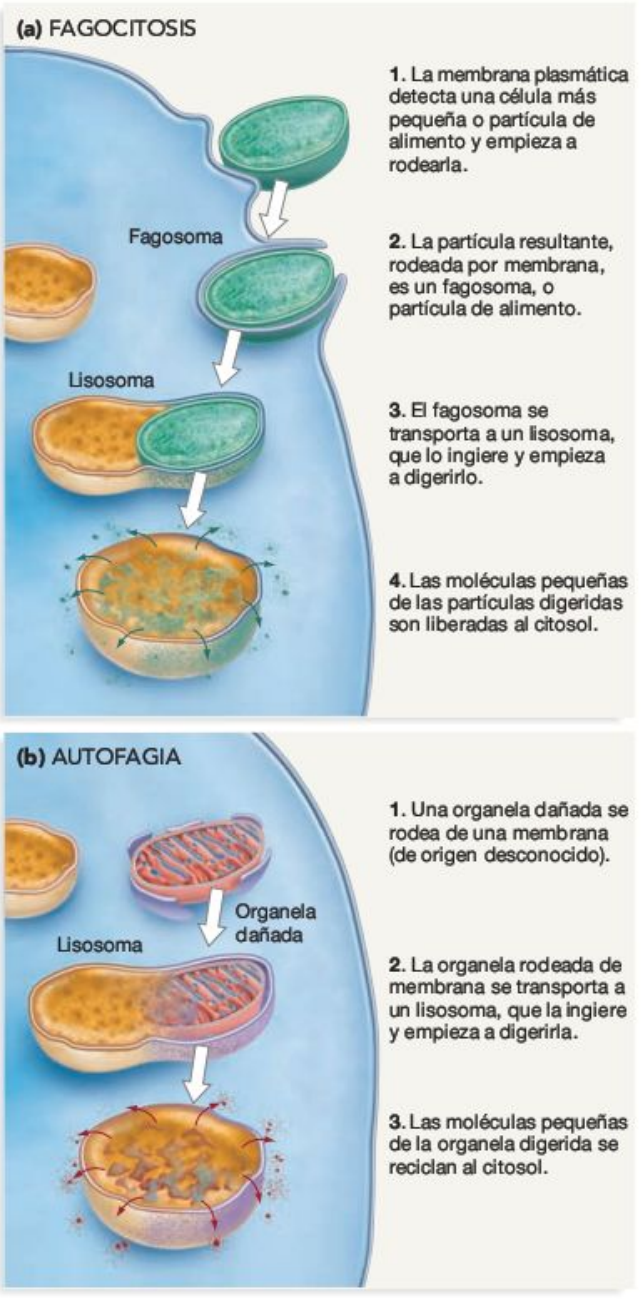


FIGURA 7.14 Dos maneras de transportar material a los lisosomas. Los materiales pueden ser transportados a los lisosomas por fagocitosis o mediante autofagia.

la membrana plasmática de una célula rodea una célula más pequeña o una partícula de alimento y la engulle, formando una estructura llamada fagosoma o vacuola alimenticia. En la **autofagia** («auto-comida»), las organelas dañadas son rodeadas por una membrana y transportadas a un lisosoma. Aquí los componentes son digeridos y reciclados.

Los materiales también pueden ser procesados en los lisosomas como resultado de la **endocitosis mediada por receptor.** Como muestra la **Figura 7.15,** esta secuencia de acontecimientos empieza cuando ciertas macromoléculas se unen en el exterior de la célula a proteínas de membrana que actúan como receptores. Se han caracterizado más de 25 receptores, cada uno especializado en responder a una macromolécula distinta. Una vez tiene lugar la unión, la membrana plasmática se invagina y se cierra para formar una vesícula rodeada por membrana llamada **endosoma** («dentro-cuerpo») **precoz.** Los endosomas precoces sufren una serie de procesos que incluyen la recepción de enzimas digestivas del aparato de Golgi y la activación de bombas de protones que gradualmente reducen su pH. De este modo, los endosomas precoces sufren una maduración gradual que puede llevar a la formación de un **endosoma tardío** y, por último, a un lisosoma plenamente funcionante.

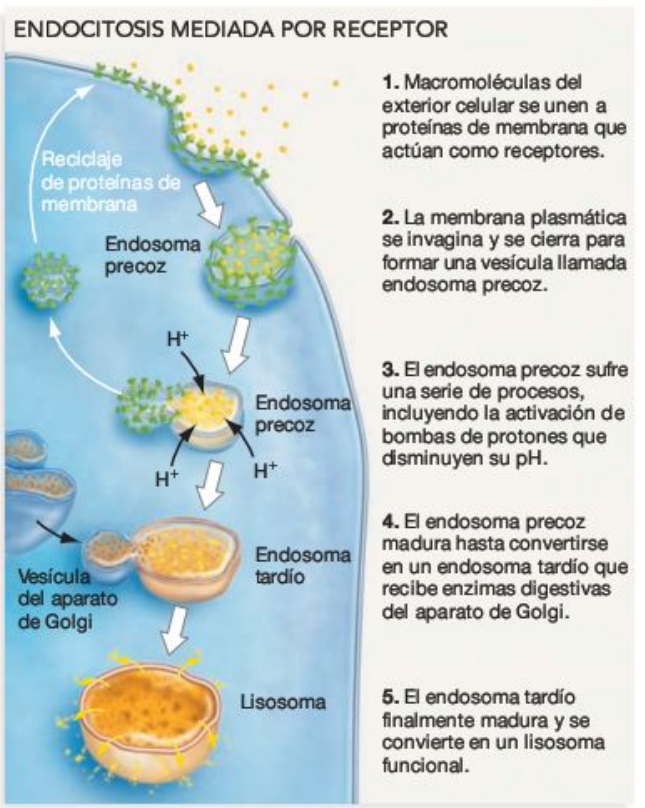


FIGURA 7.15 La endocitosis mediada por receptor puede conducir a la formación de lisosomas. Los endosomas creados por la endocitosis mediada por receptor pueden ir madurando hasta convertirse en lisosomas.

PREGUNTA ¿Por qué es significativo que vesículas del aparato de Golgi se fusionen con el endosoma precoz?

Independientemente de si los materiales de los lisosomas se originan mediante fagocitosis, autofagia o endocitosis mediada por receptor, el resultado es similar: se hidrolizan moléculas. Los aminoácidos, los nucleótidos, los azúcares y otras moléculas resultantes de la hidrólisis ácida abandonan el lisosoma mediante proteínas de transporte de la membrana de la organela. Una vez en el citoplasma, pueden ser reutilizados.

Es importante destacar, sin embargo, que no todos los materiales rodeados por la membrana y metidos en una célula acaban en lisosomas. **Endocitosis** («dentro-célula-acto») significa cualquier plegamiento de la membrana plasmática que resulte en la captación de material de fuera de la célula. La endocitosis puede suceder de tres formas: (1) fagocitosis, (2) endocitosis mediada por receptor y (3) **pinocitosis** («beber-célula-acto»). La pinocitosis lleva líquidos al citoplasma mediante minúsculas vesículas que se forman a partir de pliegues de la membrana plasmática. El líquido de estas vesículas no se transporta a los lisosomas, sino que se usa en alguna zona de la célula. Además, la mayoría de las macromoléculas que se acumulan en los endosomas precoces es eliminada selectivamente y utilizada mucho antes de que la estructura se convierta en un lisosoma.

Comparadas con los lisosomas de las células animales, las **vacuolas** de las células de hongos y plantas son grandes, a veces ocupan hasta el 80 por ciento del volumen celular (**Figura 7.16**). Aunque algunas vacuolas contienen enzimas espe-

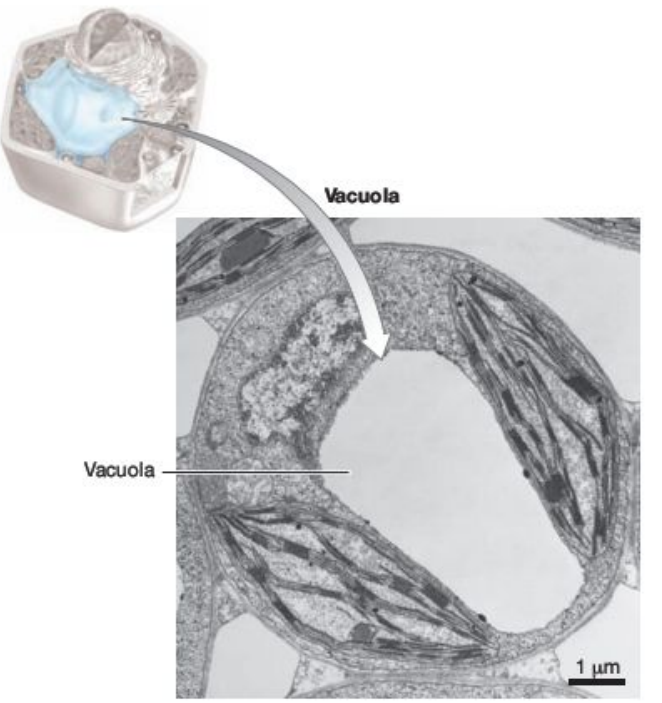


FIGURA 7.16 Las vacuolas son centros de almacenamiento. Las vacuolas varían en tamaño y función. Algunas contienen enzimas digestivas y funcionan como centros de reciclaje; la mayoría son grandes contenedores para almacenamiento.

PREGUNTA ¿Por qué las toxinas como la nicotina, la cocaína y la cafeína se almacenan en vacuolas y no en el citosol?

PREGUNTA Aproximadamente, ¿qué porcentaje del volumen de esta célula está ocupado por la vacuola?

cializadas en la digestión, la mayoría de las vacuolas observadas en células de hongos y plantas funciona como depósito de almacenamiento. En muchos casos, el material almacenado es agua, que mantiene el volumen normal de la célula, o iones como potasio (K^+) y cloruro (Cl^-). Dentro de las semillas, las células pueden contener una gran vacuola llena de proteínas. Cuando la planta embrionaria empieza a crecer dentro de la semilla, las enzimas comienzan a digerir esas proteínas para aportar aminoácidos al individuo en crecimiento. En las células que forman los pétalos y frutos de las flores, las vacuolas están llenas de coloridos pigmentos. En otras zonas de la planta, las vacuolas almacenan compuestos nocivos que protegen a las hojas y los tallos de ser devorados por depredadores. El tipo de sustancia química en cuestión varía según la especie, desde taninos de amargo sabor hasta toxinas como la nicotina, la morfina, la cafeína y la cocaína.

Mitocondrias La energía química necesaria para fabricar todas estas organelas y hacer otro tipo de trabajos proviene del adenosín trifosfato (ATP), producido mayoritariamente en las **mitocondrias** de la célula. Como muestra la **Figura 7.17,** cada mitocondria tiene dos membranas. La membrana externa define la superficie de la organela, mientras que la membrana interna está conectada a una serie de **crestas** similares a sacos. La solución dentro de la membrana interna se llama **matriz mitocondrial.** En eucariotas, la mayoría de las enzimas y de la maquinaria molecular responsables de la síntesis de ATP está insertada en las membranas de las crestas o suspendida en la matriz. Según el tipo de célula, pueden estar presentes de 50 mitocondrias a más de un millón.

Cada mitocondria posee un pequeño cromosoma con genes, independiente de los cromosomas principales del núcleo. Este DNA mitocondrial es un componente de un cromosoma circular y muy enrollado de estructura similar a los cromosomas bacterianos. Como la mayoría de las organelas, las mitocondrias pueden nacer y dividirse independientemente de la división nuclear y la división celular.

Cloroplastos La mayoría de las células de algas y plantas posee una organela llamada **cloroplasto,** en la que la luz solar se convierte en energía química mediante la fotosíntesis. El cloroplasto tiene una doble membrana alrededor de su exterior, análoga a la estructura de una mitocondria (**Figura 7.18**). Sin embargo, en vez de tener crestas saculares que conectan con la membrana interna, el interior del cloroplasto está dominado por centenares de vesículas aplanadas y rodeadas por una membrana, llamadas **tilacoides,** que son independientes de la membrana interna. Los tilacoides están apilados en pilas llamadas **grana.** Muchos de los pigmentos, las enzimas y la maquinaria molecular responsable de convertir la energía solar en hidratos de carbono están inmersos en las membranas de los tilacoides. No obstante, ciertos enzimas y sustratos críticos están fuera de los tilacoides, en la región llamada **estroma.**

El número de cloroplastos por célula varía desde cero a varias docenas. Al igual que las mitocondrias, cada cloroplasto contiene un cromosoma circular. El DNA del cloroplasto es independiente del material genético principal del núcleo. Los cloroplastos también nacen y se dividen independientemente de la división nuclear y celular.

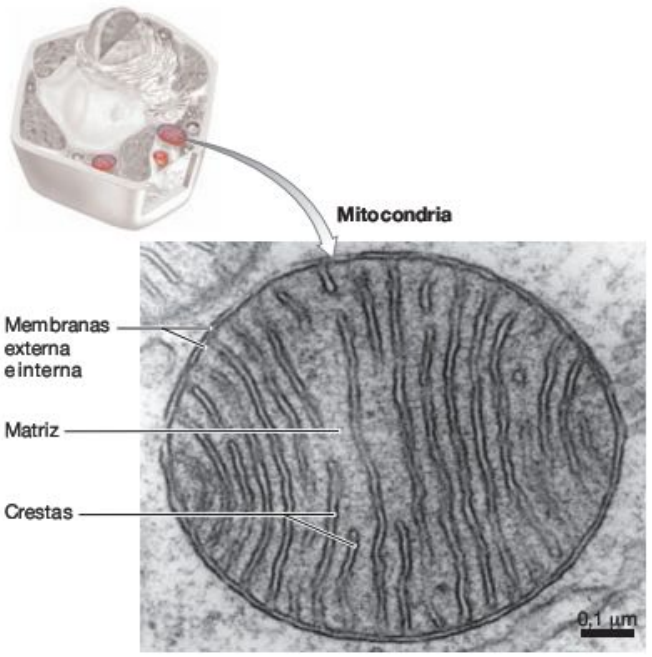


FIGURA 7.17 Las mitocondrias son centrales generadoras de energía. Las mitocondrias varían en tamaño y forma, pero todas tienen en su interior una doble membrana con crestas parecidas a sacos.

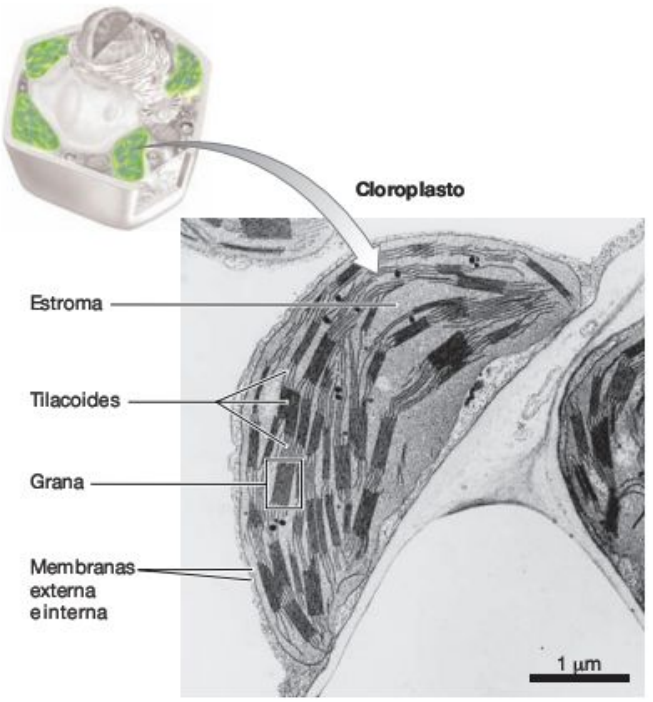


FIGURA 7.18 Los cloroplastos son centros de producción de azúcares. Muchas de las enzimas y otras moléculas necesarias para la fotosíntesis están situadas en membranas dentro del cloroplasto. Estas membranas se pliegan para formar tilacoides y se apilan en grana.

Citoesqueleto La última característica estructural importante común a todas las células eucariotas es un extenso sistema de fibras proteicas llamado citoesqueleto. El citoesqueleto contiene varios tipos distintos de proteínas y fibras y tiene un conjunto de funciones que se analiza en detalle en la Sección 7.4. Además de proporcionar forma y estabilidad estructural a la célula, las proteínas del citoesqueleto están implicadas en el movimiento celular y el transporte de materiales dentro de la célula.

La pared celular En hongos, algas y plantas, las células poseen una pared celular externa además de la membrana plasmática (**Figura 7.19**). Las células de animales, las amebas y otros grupos carecen de esta característica. Aunque la composición de la pared celular varía según la especie e incluso según el tipo de célula en el mismo individuo, el plan general es similar: bastones o fibras compuestas por un hidrato de carbono que discurren a través de una matriz rígida formada por otros polisacáridos y proteínas (véanse los detalles en el Capítulo 8). Además, algunas células de plantas producen una pared celular secundaria caracterizada por una molécula especialmente dura llamada lignina. La lignina forma una red ramificada, parecida a una jaula, que a las enzimas les resulta casi imposible atacar. La combinación de fibras de celulosa y lignina en las paredes celulares secundarias forma mayoritariamente el material llamado madera.

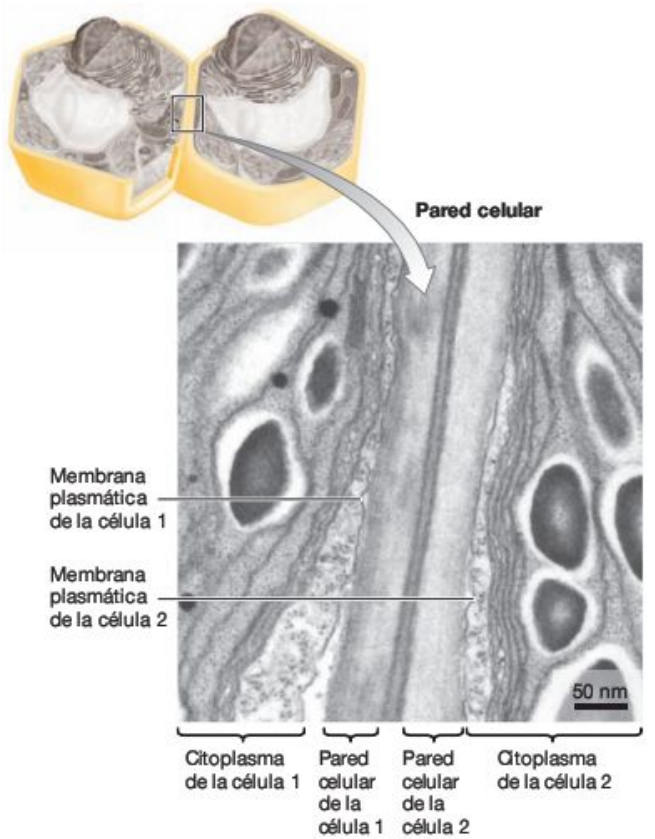


FIGURA 7.19 Las paredes celulares protegen a plantas y hongos. Las plantas poseen paredes celulares que tienen celulosa; en los hongos el principal componente estructural de la pared celular es la quitina.

PREGUNTA La pared celular, ¿está dentro o fuera de la membrana plasmática?

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

Tour of an Animal cell; Tour of a Plant Cell

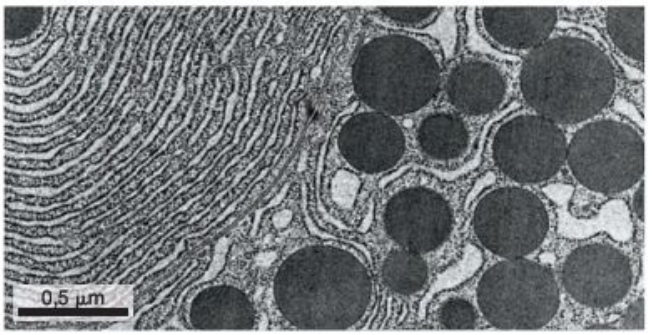
¿Cómo se correlacionan estructura y función?

Las descripciones precedentes destacaban cómo encaja la estructura de una organela con su función en la célula. Como indica la **Tabla resumen 7.2** (página 132), la membrana de una organela y sus complementos enzimáticos se relacionan estrechamente con su función. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar y rotular una célula eucariota genérica y señalar qué componentes sirven de centro administrativo y de información, producción de proteínas y sistema de transporte, centro de reciclaje, redes de apoyo, carreteras, almacén, central eléctrica, instalación para la producción de alimentos, centro de procesamiento de los ácidos grasos, y vallas perimetrales con puertas de seguridad.

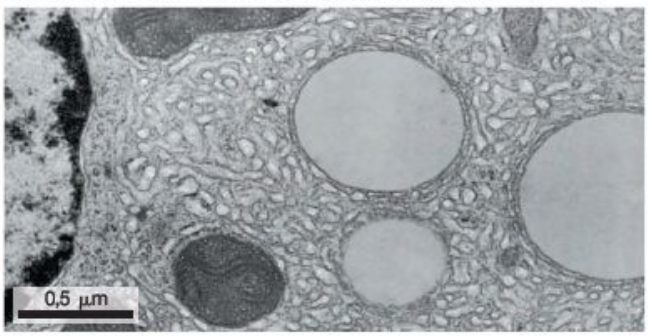
La misma conexión entre estructura y función ocurre a nivel de toda la célula. Dentro de una planta o animal, las células están especializadas en ciertas tareas y tienen una estructura que se correlaciona con esas tareas. Por ejemplo, las células musculares del muslo son estructuras extremadamente largas, en forma de tubo. Están llenas de fibras proteicas que se deslizan una sobre otra cuando todo el músculo se flexiona o se extiende. Es este movimiento de deslizamiento el que permite a los músculos contraerse o extenderse cuando corremos. Las células musculares también están llenas de mitocondrias, que producen el ATP necesario para que ocurra ese movimiento de deslizamiento. Por el contrario, las células de la grasa cercana son estructuras redondas y globulares que almacenan ácidos grasos. Consisten en poco más que una membrana plasmática, un núcleo y una gotita de grasa. Ninguna célula se parece mucho a la célula animal genérica dibujada en la Figura 7.6a.

Para aclarar la correlación entre la estructura y la función globales de una célula, examina las microfotografías electrónicas de barrido de la **Figura 7.20.** La célula animal de la Figura 7.20a es del páncreas y está especializada en la producción y exportación de enzimas digestivas. Está llena de ER rugoso y de Golgi, que hacen posible esta función. La célula animal de la Figura 7.20b es de los testículos, y sintetiza la hormona esteroidea llamada testosterona. La célula está dominada por ER liso, donde tiene lugar el procesamiento de los esteroides y otros lípidos. La célula vegetal de la Figura 7.20c es de la hoja de la patata y está especializada en absorber la luz y producir azúcar; la célula de la Figura 7.20d es del tubérculo de la patata (parte de un sistema subterráneo) y funciona como depósito de almacenamiento de almidón. La célula de la hoja contiene cientos de cloroplastos, mientras que la célula del tubérculo tiene una destacada vacuola de almacenamiento, llena de hidratos de carbono. En cada caso, el tipo de organelas de cada célula y su número y tamaño se correlacionan con la función especializada de la célula.

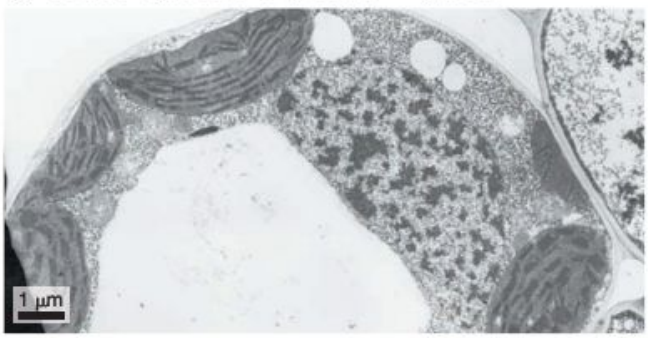
(a) Célula de páncreas animal: exporta enzimas digestivas.



(b) Célula de testículo animal: exporta señales liposolubles.



(c) Célula de hoja de planta: produce ATP y azúcar.



(d) Célula de raíz de planta: almacena almidón.

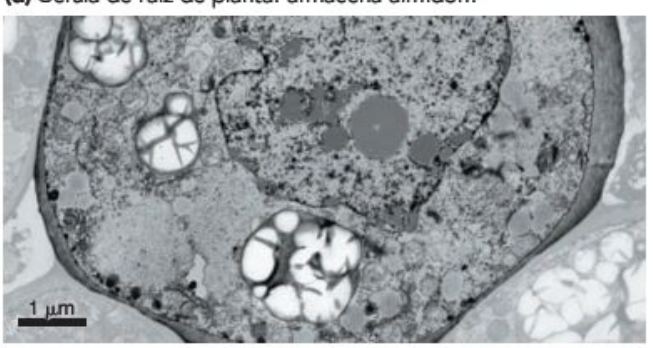


FIGURA 7.20 La estructura de una célula se correlaciona con su función.

EJERCICIO En la parte (a), marca el ER rugoso y las vesículas secretoras (son oscuras y redondas). En (b), marca el ER liso. En (c), marca cloroplastos, vacuolas y núcleo. En (d), marca los gránulos de almidón (son blancos en esta microfotografía).

La célula dinámica

Los biólogos estudian la estructura y la función de las organelas y las células con una combinación de herramientas y técnicas. Los microscopios ópticos y electrónicos de transmisión han permitido a los investigadores observar las células con más aumentos cada vez y progresivamente mayor resolución. Estos tipos de microscopios permitieron a los biólogos caracterizar la forma y el tamaño básicos de las organelas y situarlas en las células; una técnica llamada **centrifugación diferencial** hizo posible aislar determinados componentes celulares y analizar su composición química. Como explica el **Cuadro 7.1,** la centrifugación diferencial se basa en romper las células para crear una mezcla compleja y después separar los componentes en una centrifugadora. Las partes individuales de la célula pueden entonces purificarse y estudiarse en detalle, aisladas de otras partes de la célula.

Aunque estas técnicas han permitido que nuestro conocimiento del funcionamiento celular sea cada vez más sofisticado, tienen una limitación. La microscopia electrónica de transmisión se basa en una «instantánea» fija de la célula observada, y la centrifugación diferencial se basa en dividir las células en partes que se analizan independientemente. Ninguna de estas técnicas permite a los investigadores explorar directamente cómo se produce el movimiento en la célula o cómo interaccionan las partes. La información recogida por estas técnicas puede hacer que las células parezcan estáticas, cuando en realidad son dinámicas.

La cantidad de actividad química y la velocidad del movimiento molecular dentro de las células son impresionantes. Los ribosomas bacterianos añaden hasta 20 aminoácidos por segundo a un polipéptido creciente, y los ribosomas eucariotas habitualmente añaden dos por segundo. Considerando que hay unos 15.000 ribosomas en cada bacteria y posiblemente un millón en una célula eucariota promedio, cientos o incluso miles de nuevas moléculas de proteínas pueden terminarse cada segundo en cada célula. En ese mismo tiempo, una célula normal de tu cuerpo emplea un promedio de 10 millones de moléculas de ATP y sintetiza un número parecido. No es raro que una enzima celular catalice 25.000 reacciones o más por segundo; la mayoría de las células contiene cientos o miles de enzimas. Un minuto es tiempo más que suficiente para que cada fosfolípido de membrana de tu cuerpo viaje por toda la organela o célula en la que reside. Los cientos de trillones de mitocondrias que posees se reemplazan cada 10 días, durante toda tu vida. La membrana plasmática es fluida, y su composición cambia continuamente.

Como los humanos son organismos tan grandes, resulta imposible imaginar lo que es realmente la vida dentro de una célula. A la escala de un ribosoma o una organela o una célula, la gravedad es insustancial. En cambio, las fuerzas dominantes son las atracciones electrostáticas basadas en la carga o polaridad y la energía cinética del movimiento. A este nivel, los acontecimientos suceden en nanosegundos, y las velocidades se miden en micrómetros por segundo. Los métodos actuales para estudiar las células, incluyendo algunas de las técnicas de imagen mostradas en **BioHabilidades 8,** capturan este

TABLA RESUMEN **7.2 Componentes de las células eucariotas**

		Estructura		Función
		Membrana	**Componentes**	
	Núcleo	Doble («envoltura»); aperturas llamadas poros nucleares	Cromosomas Nucleolo Lámina nuclear	Información genética Ensamblaje de subunidades ribosómicas Soporte estructural
	Ribosomas	No	Subunidad grande/pequeña: complejos de RNA y proteínas	Síntesis de proteínas
	Sistema de endomembranas			
	ER rugoso	Única; contiene receptores para la entrada de proteínas seleccionadas	Red de sacos ramificados Ribosomas asociados	Síntesis y procesamiento de proteínas
	Aparato de Golgi	Única; contiene receptores para los productos del ER rugoso	Pilas de cisternas aplanadas	Procesamiento de proteínas (p. ej., glucosilación)
	ER liso	Única; contiene enzimas para sintetizar fosfolípidos	Red de sacos ramificados Enzimas para sintetizar lípidos	Síntesis de lípidos
	Peroxisomas	Única; contiene transportadores para macromoléculas seleccionadas	Enzimas que catalizan reacciones de oxidación Catalasa (procesa peróxidos)	Procesamiento de ácidos grasos
	Lisosomas	Única; contiene bombas de protones	Hidrolasas ácidas (catalizan reacciones de hidrólisis)	Digestión y reciclaje
	Vacuolas	Única; contiene transportadores para moléculas seleccionadas	Variable: pigmentos, aceites, hidratos de carbono, agua, toxinas	Variable: coloración, almacén de aceites, hidratos de carbono, agua y toxinas
	Mitocondrias	Doble; la externa contiene enzimas para procesar el piruvato; la interna contiene enzimas para producir ATP	Enzimas que catalizan reacciones de oxidación-reducción, síntesis de ATP	Producción de ATP
	Cloroplastos	Doble; más sacos rodeados de membrana en el interior	Pigmentos Enzimas que catalizan reacciones de oxidación-reducción	Producción de ATP y azúcares mediante fotosíntesis
	Citoesqueleto	No	Filamentos de actina Filamentos intermedios Microtúbulos	Soporte estructural; movimiento de materiales; en algunas especies, movimiento de toda la célula
	Membrana plasmática	Única; contiene proteínas receptoras y transportadoras	Bicapa de fosfolípidos con proteínas receptoras y transportadoras	Permeabilidad selectiva: mantiene el ambiente intracelular
	Pared celular	No	Fibras de hidratos de carbono que discurren por una matriz proteica o de hidratos de carbono	Protección; soporte estructural

dinamismo registrando cómo se mueven e interactúan las organelas y las moléculas en el tiempo.

El resto del capítulo se centra en este tema del dinamismo y el movimiento celular. Para empezar, se verá cómo entran y salen las moléculas del centro de control celular, el núcleo. Después se considerará cómo salen las proteínas de los ribosomas a la luz del ER rugoso y de ahí al aparato de Golgi y otros lugares. El capítulo finaliza analizando cómo ayudan los elementos del citoesqueleto a transportar cargas dentro de la célula o a mover la propia célula.

CUADRO 7.1 ¿Cómo funciona una centrifugadora?

Durante décadas, la centrifugadora fue una de las herramientas más utilizadas por los biólogos que estudian la vida a nivel molecular y celular. Fue crucial en los primeros estudios de las organelas y otras estructuras celulares porque puede separar eficazmente los componentes celulares. Una centrifugadora consigue esto haciendo girar muestras en una solución que permite separar las moléculas y otros componentes celulares según su densidad, o tamaño y forma.

El primer paso para preparar una muestra celular para la centrifugación es liberar las organelas y los componentes celulares rompiendo las células. Esto se puede hacer sumergiéndolas en una solución hipotónica, exponiéndolas a una vibración de alta frecuencia, tratando las células con un detergente o triturándolas. Todos estos métodos rompen las membranas plasmáticas y liberan los contenidos de las células.

Los trozos de membranas plasmáticas descompuestos por estas técnicas vuelven a sellarse rápidamente y forman pequeñas vesículas, atrapando a menudo componentes celulares en su interior. La solución resultante del proceso de homogenización es una mezcla de estas vesículas, macromoléculas flotantes liberadas de las células, y organelas. Una solución como esta se llama homogeneizado celular o extracto celular.

Cuando el extracto celular se coloca en un tubo de centrifugadora y se le hace dar vueltas a gran velocidad, los componentes que están en solución tienden a moverse hacia fuera, hacia la flecha roja de la **Figura 7.21a.** El efecto es similar al de un tiovivo, que parece empujarte en una línea recta hacia fuera de la plataforma que gira. En respuesta a esta fuerza dirigida hacia fuera, la solución que contiene el extracto celular ejerce una fuerza centrípeta («buscadora del centro») que empuja el extracto lejos del fondo del tubo. Las moléculas o partículas más grandes y más densas resisten esta fuerza hacia dentro con más facilidad que las más pequeñas, de modo que llegan al fondo del tubo más rápido.

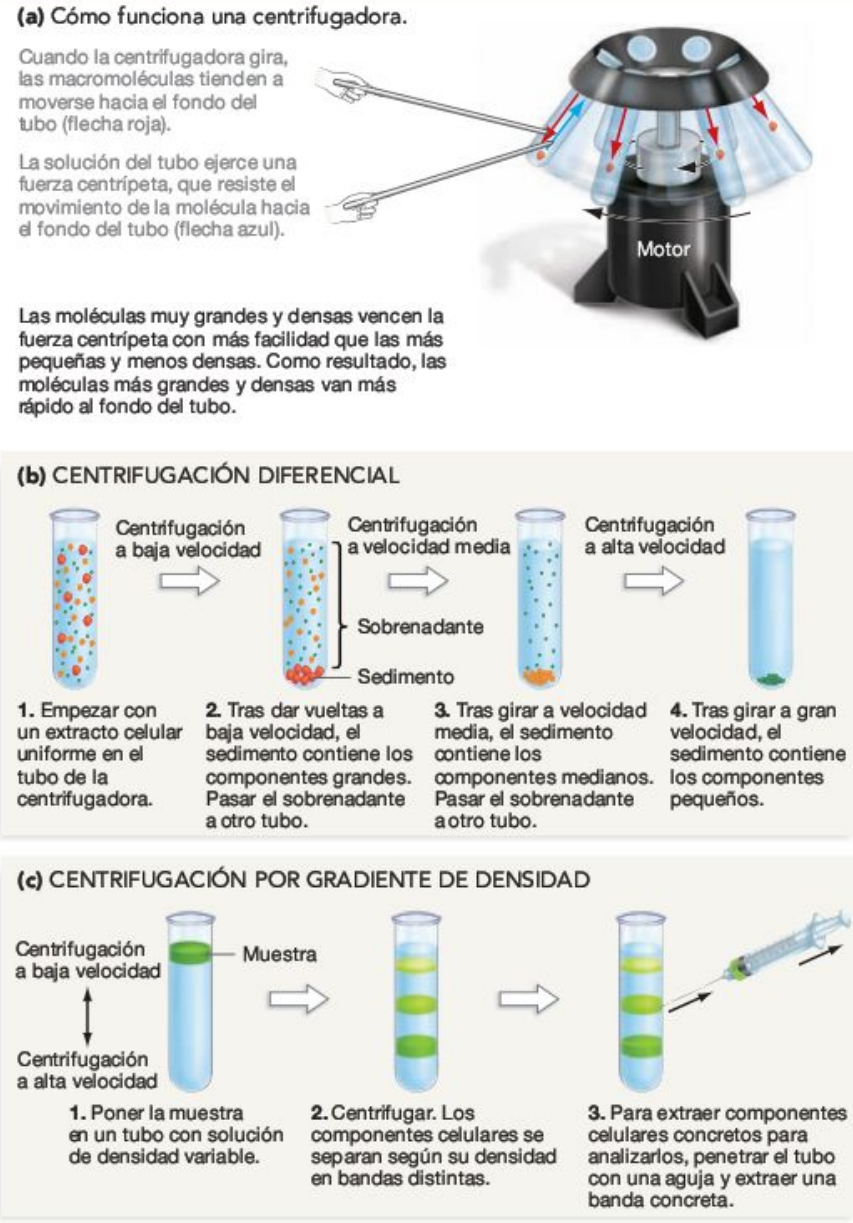


FIGURA 7.21 Los componentes celulares pueden separarse por centrifugación. **(a)** Las fuerzas dentro de un tubo de centrifugadora permiten separar los componentes celulares. **(b)** Mediante una serie de centrifugaciones a velocidades crecientes, un investigador puede separar las fracciones de un extracto celular según el tamaño, con centrifugación diferencial. **(c)** La centrifugación a alta velocidad puede conseguir una separación extremadamente fina de los componentes celulares mediante centrifugación por gradiente de densidad.

Para separar los componentes de un extracto celular, los investigadores suelen realizar una serie de centrifugaciones. Los pasos 1 y 2 de la **Figura 7.21b** muestran cómo un paso inicial a baja velocidad provoca que las partes más grandes y pesadas del extracto se sitúen por debajo de las partes más pequeñas y ligeras. El material acumulado al fondo del tubo se llama **sedimento,** y la solu-

(Continúa en la página siguiente)

(continuación)

ción y los solutos restantes forman el **sobrenadante.**

El sobrenadante se coloca en otro tubo y se centrifuga a velocidades progresivamente mayores y cada vez durante más tiempo. Cada centrifugación separa los componentes celulares según su tamaño y densidad.

Para conseguir una separación incluso más fina de macromoléculas o de organelas, los investigadores con frecuencia continúan centrifugando a una velocidad extraordinariamente alta. Una estrategia se basa en llenar el tubo de la centrifugadora con una serie de soluciones de sacarosa con una densidad progresivamente mayor. El gradiente de densidad permite que los componentes celulares se separen según pequeñas diferencias de tamaño, forma y densidad. Cuando terminan las centrifugaciones, cada componente celular ocupa una banda distinta de material en el tubo, según la velocidad con que cada uno se mueve por el gradiente cada vez más denso de la solución de sacarosa durante la centrifugación. Entonces, el investigador puede recoger el material de cada banda para estudiarlo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Cada estructura presente en células procariotas o eucariotas realiza una función vital para la supervivencia celular.

Deberías ser capaz de...

1) Resumir las diferencias entre la estructura de una célula procariota y una célula eucariota.
2) Describir la estructura y la función del núcleo, el sistema de endomembranas, las mitocondrias, los cloroplastos y el citoesqueleto de los eucariotas.
3) Explicar cómo se correlaciona la estructura de los peroxisomas y los lisosomas con su función.

7.2 La membrana nuclear: transporte dentro y fuera del núcleo

El núcleo es el centro de información de las células eucariotas. Es el cuartel general de la empresa, el centro de diseño y la biblioteca; todo en uno. Por este motivo, su interior está muy organizado. La forma global y la estructura de la organela están definidas por la lámina nuclear semejante a una malla, que también ayuda a fijar los cromosomas. El resto de cada cromosoma ocupa una región bien definida del núcleo, y existen centros concretos donde se decodifica y procesa la información genética del DNA. En esos lugares, grandes grupos de enzimas interaccionan para producir mensajes de RNA de genes específicos en momentos concretos. Mientras tanto, el nucleolo funciona como el lugar de síntesis de ribosomas.

De acuerdo con su función de depósito de información y centro de procesamiento, el núcleo está separado del resto de la célula por la membrana nuclear. Los biólogos empezaron a entender exactamente cómo se estructura la membrana nuclear cuando se desarrolló la microscopia electrónica de transmisión en la década de 1950. Las microfotografías de secciones transversales de la membrana mostraron que la estructura está soportada por la lámina nuclear fibrosa y está rodeada de dos membranas, cada una compuesta por una bicapa lipídica. Como indica el diagrama de la **Figura 7.22,** la membrana interna y la membrana externa están separadas por un espacio que se continúa con la luz del retículo endoplasmático.

Después, los microscopios electrónicos de barrido permitieron a los biólogos ver la superficie de la membrana. Como muestra la microfotografía de la **Figura 7.23,** la membrana

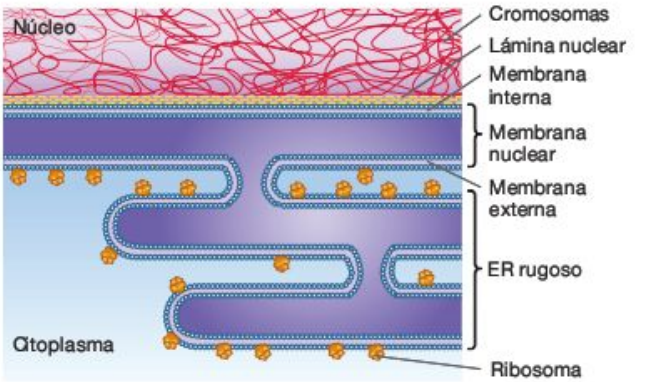


FIGURA 7.22 Estructura de la membrana nuclear. La membrana nuclear tiene una doble membrana y se continúa con el retículo endoplasmático.

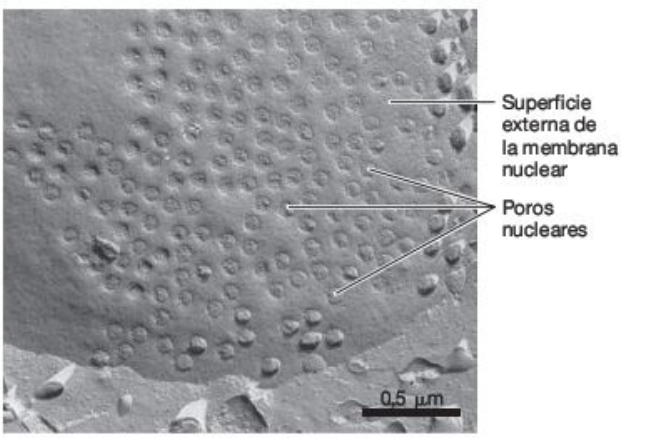


FIGURA 7.23 La membrana nuclear está atravesada por poros. Microfotografía electrónica de barrido de la superficie de la membrana nuclear.

contiene miles de aperturas llamadas **poros nucleares.** Como estos poros se extienden a través de la membrana nuclear externa y la interna, conectan el interior del núcleo con el citoplasma. Investigaciones subsiguientes mostraron que cada poro está compuesto por más de 50 proteínas diferentes. Estas moléculas proteicas forman una elaborada estructura conocida como **complejo del poro nuclear** (**Figura 7.24a**).

Una serie de experimentos al principio de la década de 1960 mostraron que las moléculas entran y salen del núcleo a través de los complejos del poro nuclear. Los estudios iniciales se basaron en inyectar minúsculas partículas de oro a las células y después prepararlas para la microscopia electrónica. En las microfotografías electrónicas, las partículas de oro aparecen como puntos negros. Uno o dos minutos después de la inyección, las microfotografías mostraban que la mayoría de las partículas de oro estaba en el citoplasma. Unas pocas, no obstante, estaban estrechamente asociadas a los poros nucleares. Diez minutos después de la inyección, las partículas estaban dentro del núcleo además de en el citoplasma. Estos datos apoyaban la hipótesis de que los poros funcionan como puertas al núcleo. Trabajos posteriores han confirmado que el complejo del poro nuclear es la única puerta entre el citoplasma y el núcleo, y que solo ciertas moléculas entran y salen. El paso por el poro nuclear es selectivo.

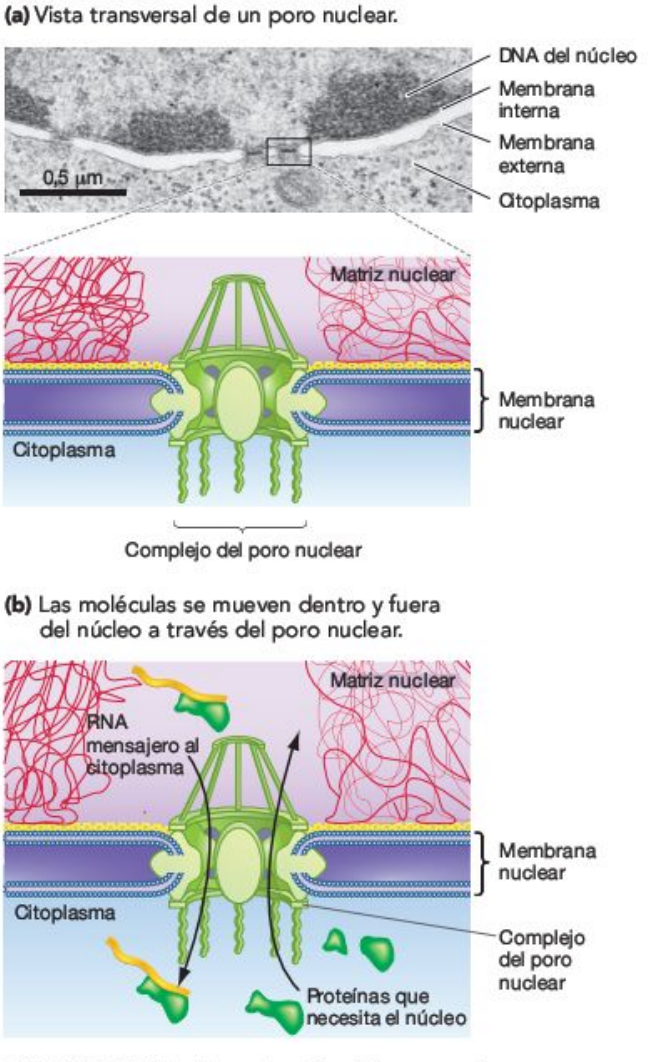


FIGURA 7.24 Estructura y función del poro nuclear.
(a) El dibujo se basa en microfotografías electrónicas del poro nuclear. **(b)** Los RNA mensajeros se sintetizan en el núcleo y deben ser exportados al citoplasma. Las proteínas necesarias en el núcleo se sintetizan en el citoplasma y deben ser importadas al núcleo.

¿Qué sustancias atraviesan los poros nucleares? El DNA claramente no: nunca sale del núcleo. Pero la información codificada en el DNA se utiliza para sintetizar RNA dentro del núcleo. Se producen varios tipos de moléculas de RNA, cada una distinta en tamaño y función. Por ejemplo, la mayoría de los RNA ribosómicos se fabrica en el nucleolo, donde se unen a las proteínas para formar subunidades ribosómicas completas. Los ribosomas funcionales se exportan entonces al citoplasma. De un modo similar, unas moléculas llamadas RNA mensajeros llevan la información necesaria para producir proteínas al citoplasma, donde tiene lugar la síntesis proteica. El tráfico en la otra dirección también es impresionante. Los nucleótidos trifosfato que constituyen los ladrillos del DNA y el RNA entran en el núcleo, como las proteínas responsables de copiar el DNA, sintetizar RNA, extender la lámina nuclear, ensamblar ribosomas y construir cromosomas (**Figura 7.24b**).

En resumen, las subunidades ribosómicas y varios tipos de RNA salen del núcleo; entran las proteínas que se precisan. En una célula típica, más de 500 moléculas pasan por cada uno de los 3.000-4.000 poros nucleares cada segundo. El tráfico es intenso. ¿Cómo se dirige y regula?

¿Cómo se importan moléculas al núcleo?

Los primeros experimentos sobre cómo se mueven las moléculas por el poro nuclear utilizaron proteínas producidas por virus. Los **virus** son parásitos que utilizan la maquinaria celular para hacer copias de sí mismos. Cuando un virus infecta una célula, ciertas proteínas suyas entran en el núcleo. Los investigadores se dieron cuenta de que si un aminoácido concreto en una de esas proteínas está alterado, la proteína vírica ya no era capaz de atravesar el poro nuclear. Esta observación aparentemente sencilla condujo a una hipótesis crucial: las proteínas sintetizadas por los ribosomas en el citosol pero destinadas al núcleo contienen un «código postal», una etiqueta molecular con la dirección que las marca para su transporte a través del complejo del poro nuclear. La idea era que las proteínas víricas solo podían entrar en el núcleo si tenían la misma etiqueta de dirección que las proteínas celulares normales. Así pues, se desbarataron los planes de las proteínas con el aminoácido alterado. Este código postal se denominó **señal de localización nuclear (NLS).**

Una serie de experimentos con una proteína llamada nucleoplasmina ayudó a los investigadores a conocer mejor la naturaleza de esta señal. La nucleoplasmina desempeña un papel importante en el ensamblaje de cromosomas y tiene una estructura característica: consiste en una proteína globular central rodeada de una serie de «colas» proteicas extendidas. Cuando los investigadores marcaron la nucleoplasmina con un átomo radiactivo y la inyectaron en el citoplasma de células vivas, descubrieron que la señal radioactiva acababa rápidamente en el núcleo.

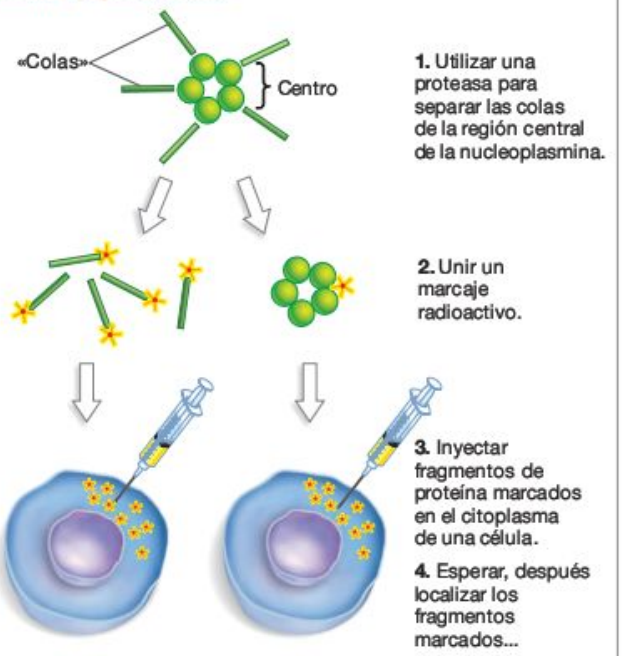
Experimento

Pregunta: ¿Dónde está el «código postal» de «enviar al núcleo» en la proteína nucleoplasmina?

Hipótesis: El «código postal» de «enviar al núcleo» está en la región de la cola o en la región central de la proteína nucleoplasmina.

Hipótesis nula: El «código postal» no está en la propia proteína, o no hay «código postal».

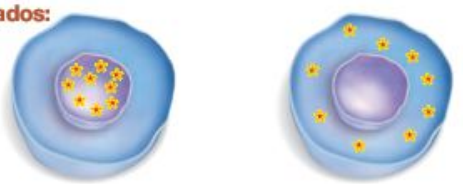
Diseño experimental:



Predicción:

Predicción de la hipótesis nula:

Resultados:



Conclusión:

FIGURA 7.25 ¿Dónde está el «código postal» de «enviar al núcleo» en la proteína nucleoplasmina?

EJERCICIO Sin mirar el texto, rellena las predicciones y las conclusiones de este experimento.

La **Figura 7.25** resume cómo se descubrió la señal de localización nuclear de la nucleoplasmina. Los investigadores empezaron utilizando enzimas llamadas proteasas para separar las secciones centrales de la nucleoplasmina de las colas. Una vez separados los dos componentes, los investigadores marcaron cada parte con átomos radioactivos y las inyectaron en el citoplasma de distintas células. Cuando examinaron las células experimentales al microscopio electrónico, encontraron que los fragmentos de las colas se transportaban al núcleo. Los fragmentos centrales, en cambio, se quedaban en el citoplasma. Estos datos indicaban que el «código postal» debía estar en algún sitio de la cola de la proteína.

Analizando distintos fragmentos de la cola, los biólogos finalmente descubrieron una sección de 17 aminoácidos que tenía que estar presente para dirigir a las proteínas hacia el núcleo. Por tanto, los biólogos concluyeron que el «código postal» NLS consistía en 17 aminoácidos concretos de la cola.

Trabajos de seguimiento confirmaron que otras proteínas destinadas al núcleo tienen señales de localización similares. Investigaciones más recientes han demostrado que el movimiento de proteínas y otras moléculas grandes dentro y fuera del núcleo es un proceso demandante de energía que implica a proteínas de transporte llamadas importinas y exportinas. Ambas funcionan como camiones que transportan el cargamento al núcleo y fuera de él, a través del complejo del poro nuclear.

En la actualidad, los biólogos intentan desentrañar cómo se regula todo este tráfico desde y hacia el núcleo para evitar retrocesos y colisiones. El objetivo es conocer los mecanismos exactos del transporte de carga hacia y desde el cuartel general de la célula.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Transport into the Nucleus

7.3 El sistema de endomembranas: producción y transporte de proteínas

La membrana nuclear no es el único lugar de las células en el que la carga se mueve de una forma regulada y con aporte de energía. Por ejemplo, el Capítulo 6 destacaba cómo se bombean iones y moléculas concretos fuera y dentro de la célula o se transportan a través de la membrana plasmática por parte de proteínas de membrana especializadas. Además, las proteínas sintetizadas por los ribosomas del citosol para ser utilizadas dentro de las mitocondrias o los cloroplastos contienen secuencias de señal especiales, como la señal de localización nuclear, que marcan a las proteínas para ser transportadas a esas organelas. Los iones, el ATP, los aminoácidos y otras pequeñas moléculas se difunden aleatoriamente por toda la célula, pero el movimiento de proteínas y otras moléculas grandes necesita energía y está estrechamente regulado.

Si te paras a pensarlo un momento, la necesidad de elegir proteínas y transportarlas a destinos concretos se entiende fácilmente. Las proteínas son producidas por los ribosomas del citosol o del ER. Cada proteína sintetizada necesita ser transportada a uno de los muchos compartimentos de la célula eucariota. Las hidrolasas ácidas deben acabar en los lisosomas, las catalasas tienen que ser llevadas a los peroxisomas, y las proteínas ribosómicas precisan ser transportadas al nucleolo.

Para llegar al lugar correcto, cada proteína tiene que poseer una etiqueta de dirección y un sistema de transporte.

Para entender mejor la selección y el transporte de proteínas en células eucariotas, consideremos el que quizá sea el más intricado de todos los complejos de producción y transporte: el sistema de endomembranas. En este sistema, las proteínas sintetizadas en el ER rugoso van al aparato de Golgi para ser procesadas, y desde allí viajan hasta la superficie celular o a otros destinos. La idea de que los materiales podrían moverse por el sistema de endomembranas de una forma ordenada se inspiró en una sencilla observación. Según las microfotografías electrónicas, las células que secretan enzimas digestivas, hormonas y otros tipos de productos tienen una cantidad especialmente grande de ER rugoso y Golgi. Esta relación llevó a la idea de que estas células tienen una «vía secretora» que empieza en el ER rugoso y termina con los productos saliendo de la célula (**Figura 7.26**). ¿Cómo funciona esta hipotética vía?

George Palade y sus colaboradores fueron los pioneros en la investigación de la vía secretora con un enfoque experimental conocido como **experimento de pulso-seguimiento.** La estrategia se basa en proporcionar a las células experimentales grandes cantidades de una molécula marcada con radioactividad durante un tiempo corto. Por ejemplo, si una célula recibe una gran cantidad de un aminoácido marcado durante un tiempo corto, prácticamente todas las proteínas sintetizadas en ese intervalo estarán marcadas.

El «pulso» de moléculas marcadas se continúa con un seguimiento: grandes cantidades de una versión no marcada de la misma molécula, proporcionadas durante mucho tiempo. Si el seguimiento consiste en aminoácidos no marcados, entonces las proteínas sintetizadas durante este periodo *no* estarán marcadas. La idea general es marcar una población de moléculas en un intervalo concreto y a continuación seguir su destino en el tiempo. Este método es análogo a añadir una pequeña cantidad de tinta a un arroyo y después seguir el movimiento de las moléculas de tinta.

Para poner a prueba la hipótesis de la vía secretora, el equipo de Palade eligió células pancreáticas de un cultivo, o *in vitro*[1]. Estas células están especializadas en secretar enzimas digestivas al intestino delgado y están llenas de ER rugoso y Golgi. El método experimental básico consistía en proporcionar a las células un pulso de tres minutos del aminoácido leucina, marcado con un átomo radioactivo, seguido de un largo seguimiento con leucina no radioactiva. Como la leucina radioactiva se incorporó a todas las proteínas producidas durante el pulso, esas proteínas resultaron marcadas. Después, los investigadores prepararon una muestra de las células para microscopia electrónica y autorradiografía (véanse **BioHabilidades 7 y 8**). La **Figura 7.27a** muestra parte de una célula examinada inmediatamente después del pulso. Una mirada atenta a esta microfotografía debería convencerte de que la mayoría de las proteínas recién sintetizadas está dentro del ER rugoso de esta célula.

[1]El término *in vitro* significa «en vidrio» en latín. Los experimentos realizados fuera de organismos vivos se hacen *in vitro*. En cambio, el término *in vivo* significa «en los vivos» en latín. Los experimentos realizados con organismos vivos se hacen *in vivo*.

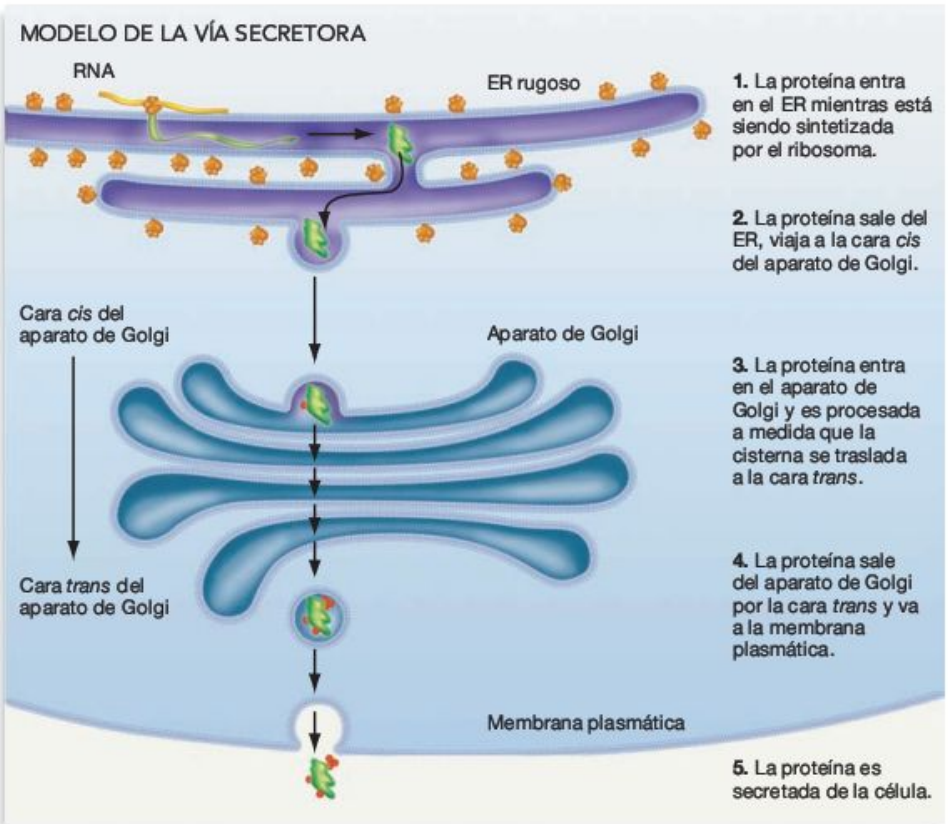


FIGURA 7.26 Hipótesis de la vía secretora. Esta hipótesis propone que las proteínas destinadas a la secreción celular se sintetizan y procesan mediante una serie de pasos muy ordenados.

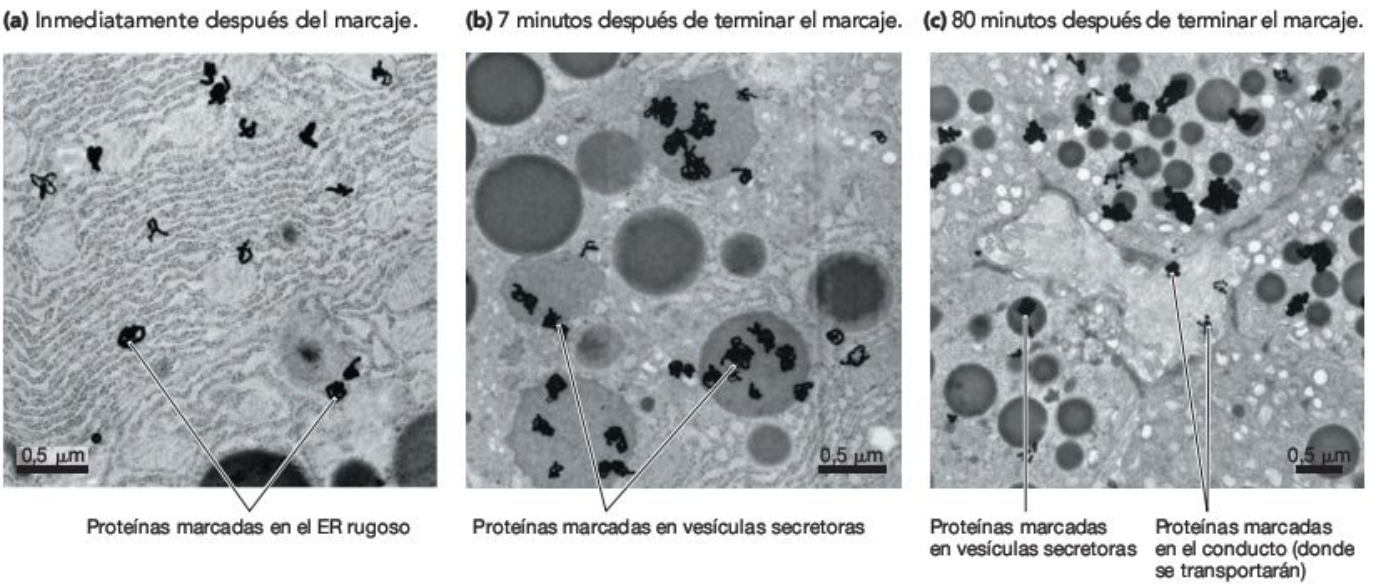


FIGURA 7.27 Resultados de un experimento de pulso-seguimiento.

La **Figura 7.27b,** en cambio, muestra parte de una célula siete minutos después, una vez terminado el pulso. Ahora la situación ha cambiado. Pocas de las proteínas marcadas estaban en el ER rugoso. Por el contrario, la mayoría de las proteínas marcadas está dentro de unas estructuras llamadas vesículas secretoras en la cara *trans* de un aparato de Golgi (algunas están dentro del propio aparato). La microfotografía de la **Figura 7.27c** tiene menos aumentos y muestra partes de cinco células. La estructura en el centro es un conducto que lleva las enzimas digestivas desde las células pancreáticas hasta su destino en el intestino delgado. Esta microfotografía fue tomada 80 minutos después del pulso. Si observas la figura, verás que la mayoría de las proteínas marcadas está en vesículas secretoras, o realmente fuera de la célula, en el conducto.

Como las proteínas marcadas se desplazan con el tiempo del ER rugoso al aparato de Golgi, después a las vesículas secretores y al exterior de la célula, los resultados apoyan la hipótesis de que existe una vía secretora y que el ER rugoso y el aparato de Golgi funcionan como un sistema de endomembranas integrado. Los datos indican que las proteínas producidas en el ER rugoso no flotan sin destino por el citoplasma ni se desplazan aleatoriamente de organela en organela. Por el contrario, el tráfico a través del sistema de endomembranas parece estar muy organizado y dirigido.

Ahora, dividamos el sistema y examinemos cuatro de sus pasos con más detalle. Recuerda que los ribosomas del ER rugoso están unidos al exterior de la membrana. ¿Cómo llegan las proteínas que fabrican a la luz del ER? ¿Cómo se desplazan del ER al aparato de Golgi? Una vez dentro del Golgi, ¿qué les sucede? Y, por último, ¿cómo llegan a su destino las proteínas completadas? Se responderá a las preguntas de una en una.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
A Pulse Chase Experiment

Entrada al sistema de endomembranas: hipótesis de la señal

¿Cómo entran las proteínas al sistema de endomembranas? La hipótesis de la señal predecía que las proteínas destinadas al sistema de endomembranas tienen un «código postal» análogo a la señal de localización nuclear. La idea, propuesta por Günter Blobel y sus colaboradores, era que esas proteínas son sintetizadas por los ribosomas unidos al exterior del ER, y que los primeros aminoácidos del polipéptido naciente actúan como una señal que lleva la proteína a la luz del ER.

Esta hipótesis recibió mucho apoyo cuando los investigadores realizaron una desconcertante observación: cuando las proteínas que normalmente se sintetizan en el ER rugoso se fabrican en ribosomas aislados *in vitro* –*sin* ER– tienen 20 aminoácidos más de lo habitual. Blobel se aferró a estos datos. Declaró que los 20 aminoácidos son la señal de «envío al ER» y que la señal de 20 aminoácidos se elimina dentro de la organela. Cuando la misma proteína se sintetiza fuera del ER, la señal no se elimina. Su grupo continuó proporcionando datos convincentes en apoyo de la hipótesis: identificaron la serie exacta de aminoácidos de la **secuencia de señal del ER.**

Trabajos más recientes han documentado los mecanismos responsables de la recepción de la señal de envío al ER y la inserción de la proteína en el ER rugoso (**Figura 7.28**). La acción empieza cuando un ribosoma sintetiza la secuencia de señal del ER, que a continuación se une a una **partícula de reconocimiento de la señal (SRP)** en el citosol. Una SRP es un complejo de RNA y proteína que actúa como un receptor para la secuencia de señal del ER. El ribosoma + secuencia de señal + complejo SRP se une entonces a un receptor del SRP en la misma membrana del ER. Puedes imaginarte al SRP como una llave que se activa por una secuencia de señal del ER. El receptor del SRP en la membrana del ER es la cerradura. Una vez que la cerradura (el receptor) y la llave (SRP) contactan, se sintetiza el resto de la proteína, y después se eli-

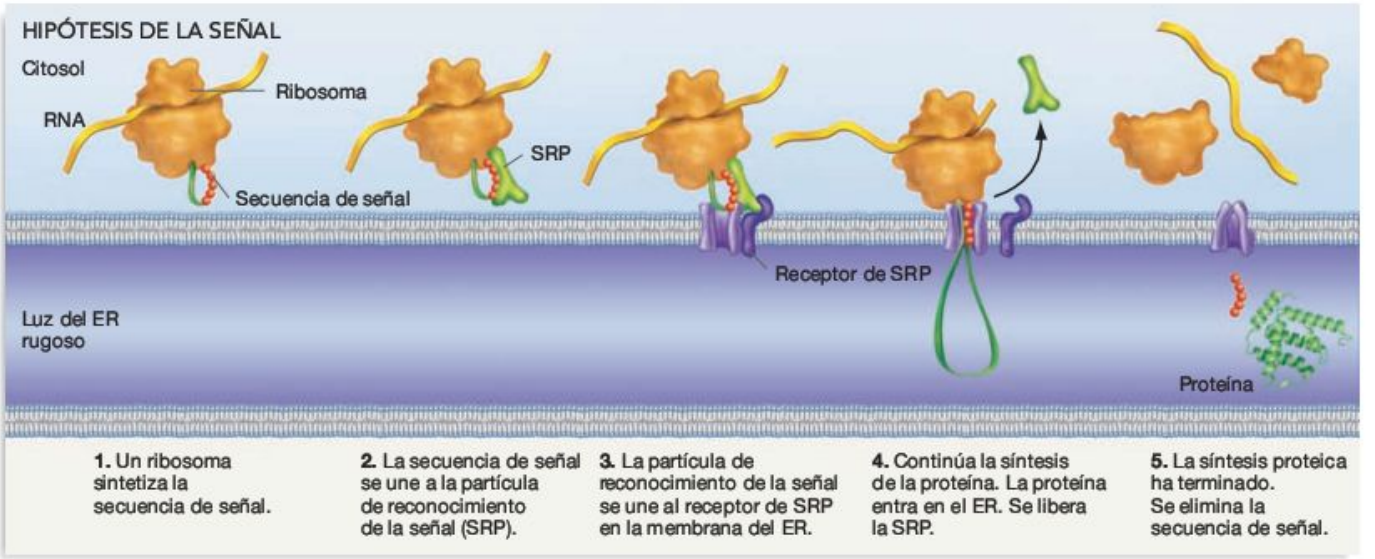


FIGURA 7.28 La hipótesis de la señal explica cómo entran las proteínas destinadas a la secreción en el sistema de endomembranas. Según la hipótesis de la señal, las proteínas destinadas a ser secretadas contienen un pequeño fragmento de aminoácidos que interacciona con una partícula de reconocimiento de la señal (SRP) en el citoplasma. Esta interacción permite que la proteína entre en el ER.

mina la secuencia de señal. Si el polipéptido terminado será finalmente transportado a una organela o secretado fuera de la célula, entonces entra en la luz del ER rugoso. Si el polipéptido terminado es una proteína de membrana, se queda en la membrana del ER rugoso mientras es procesado.

Una vez las proteínas están dentro del ER rugoso o insertadas en su membrana, se pliegan para adquirir su forma tridimensional con la ayuda de las proteínas chaperonas descritas en el Capítulo 3. Además, las proteínas que entran en la luz interaccionan con enzimas que catalizan la adición de cadenas laterales de hidratos de carbono. Como los hidratos de carbono son polímeros de monómeros de azúcares, la adición de uno o más grupos de hidratos de carbono se llama **glucosilación** («azúcar-junto»). La molécula resultante se denomina **glucoproteína** («azúcar-proteína»; véase el Capítulo 5). Como muestra la **Figura 7.29,** las proteínas que entran al ER a menudo ganan un hidrato de carbono específico compuesto por 14 azúcares. Así pues, las proteínas sintetizadas en el ER rugoso también se pliegan y se modifican por glucosilación en ese lugar. Las glucoproteínas terminadas están listas para el transporte al aparato de Golgi.

Del ER al Golgi

¿Cómo se desplazan las proteínas del ER al aparato de Golgi? El grupo de Palade creyó tener la respuesta, basándose en los datos obtenidos en los experimentos de pulso-seguimiento que confirmaron por primera vez la existencia del sistema de endomembranas. Cuando las proteínas marcadas aparecían en una región entre el ER rugoso y el aparato de Golgi, parecían estar dentro de pequeñas estructuras rodeadas por una membrana. De acuerdo con estas observaciones, los biólogos indicaron que las proteínas se transportan entre las dos organelas en vesículas. La idea era que las vesículas surgen del ER, se desplazan, se fusionan con la membrana de la cara *cis* del aparato de Golgi, y vierten su contenido dentro.

Esta hipótesis recibió apoyo cuando otros investigadores utilizaron la centrifugación diferencial para aislar y caracterizar las vesículas que contenían proteínas marcadas. Con este método, los investigadores han establecido que un tipo de vesículas característico transporta las proteínas del ER rugoso al aparato de Golgi.

En conjunto, estos resultados apoyan una conclusión general acerca del sistema de endomembranas: es un complejo so-

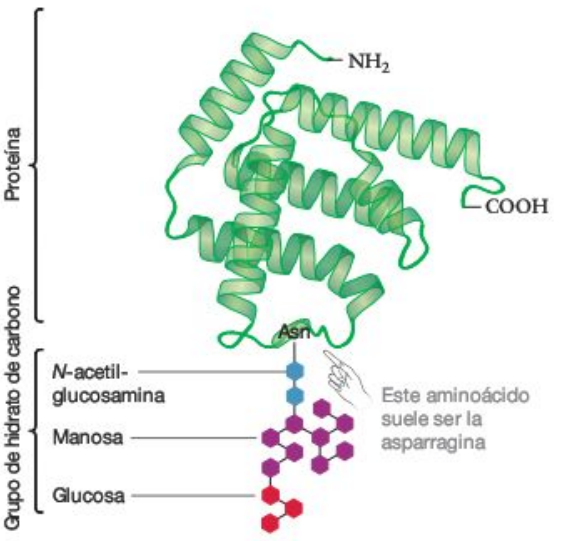


FIGURA 7.29 La glucosilación añade grupos de hidratos de carbono a las proteínas. Cuando las proteínas entran en el ER, la mayoría adquiere el residuo de 14 azúcares mostrado aquí. Algunos de esos azúcares pueden ser eliminados o bien otros azúcares pueden añadirse cuando las proteínas pasan por el aparato de Golgi.

fisticado y muy organizado. Las proteínas se mueven por él de forma dirigida y pasan por una serie de procesos: producción, transporte y procesamiento.

¿Qué sucede dentro del aparato de Golgi?

Recuerda de la Sección 7.1 que el aparato de Golgi consiste en una pila de vesículas aplanadas llamadas cisternas, y que los productos entran por un lado de la estructura y salen por el otro. Investigaciones recientes han demostrado que la composición del aparato de Golgi es dinámica: en la cara *cis* se crean continuamente nuevas cisternas, mientras que en la cara *trans* las cisternas viejas son degradadas. Una vez formada una cisterna, se desplaza gradualmente hacia la cara *trans*. Según se desplaza, cambia de composición y actividad.

Separando cisternas individuales y analizando su contenido, los investigadores han descubierto que las cisternas en diferentes estadios de maduración contienen distintos conjuntos de enzimas. Estas enzimas catalizan reacciones de glucosilación. Como resultado, las proteínas sufren más modificaciones a medida que la cisterna madura. Mientras las cisternas siguen estando cerca de la cara *cis,* algunas de sus proteínas tienen grupos de azúcar-fosfato añadidos. Después, se elimina el grupo de hidratos de carbono que fue añadido en el ER rugoso. Cerca de la cara *trans,* se añaden varios tipos de cadenas de hidratos de carbono que pueden proteger a la proteína o ayudarla a unirse a superficies.

Si el ER rugoso fuera una planta de fundición y acuñado en la que se fabrican los productos en bruto, entonces el Golgi sería como el área de terminación, en la que los productos se pulen y se pintan, y se preparan para el transporte.

¿Cómo se transportan los productos desde el aparato de Golgi?

El ER rugoso y el aparato de Golgi funcionan como una impresionante cadena de montaje. Algunas de las proteínas que producen se quedan en el mismo sistema de endomembranas, reemplazando moléculas gastadas. Pero si las proteínas son procesadas hasta el final de la cadena, se enviarán a uno de los posibles destinos, como los lisosomas, la membrana plasmática, o fuera de la célula. ¿Cómo se meten los productos terminados en el contenedor correcto, y cómo se dirigen los distintos contenedores de transporte?

Los estudios con enzimas transportadas a los lisosomas han proporcionado algunas respuestas a ambas preguntas. Un hallazgo clave fue que las proteínas destinadas a los lisosomas tienen un grupo fosfato unido a una subunidad de azúcar concreta, formando el compuesto manosa-6-fosfato. Si se elimina la manosa-6-fosfato de esas proteínas, no se transportan al lisosoma. Esta es una prueba convincente de que el azúcar fosforilado sirve de «código postal», análogo a las señales de localización nuclear y ER rugoso descritas anteriormente. Más concretamente, los datos indican que la manosa-6-fosfato se une a una proteína en las membranas de ciertas vesículas. Estas vesículas, a su vez, tienen proteínas en su superficie que interaccionan específicamente con proteínas de las membranas lisosómicas. De este modo, la presencia de manosa-6-fos-

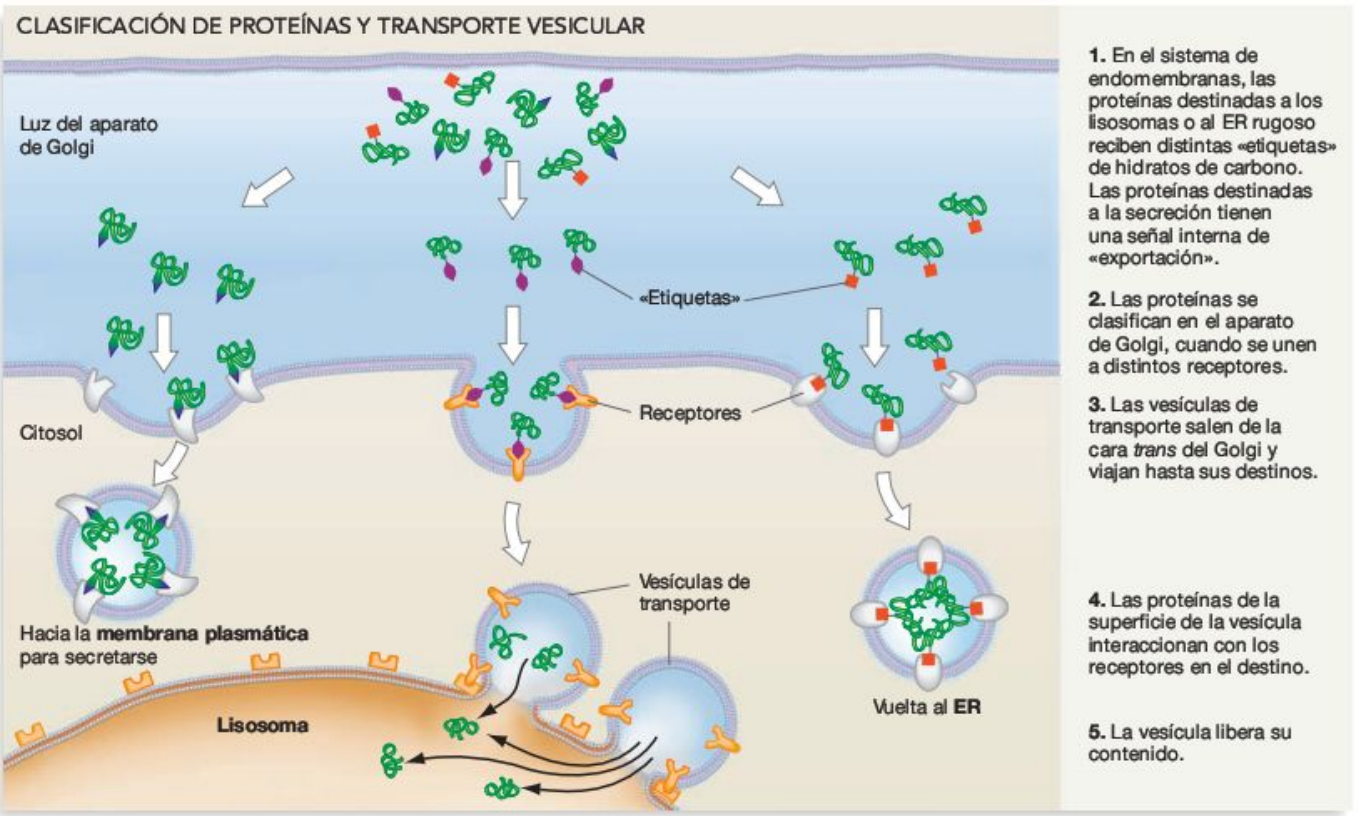


FIGURA 7.30 En el aparato de Golgi, las proteínas son clasificadas en vesículas marcadas para un destino concreto.

fato marca a las proteínas para ir a las vesículas que transportan su contenido a los lisosomas.

La **Figura 7.30** agrupa estas observaciones en un modelo exhaustivo que explica cómo se cargan los productos del sistema de endomembranas en vesículas específicas y se transportan al lugar correcto. La observación clave es que cada proteína que sale del aparato de Golgi tiene una etiqueta molecular que la sitúa en un tipo concreto de vesícula de transporte. Cada vesícula de transporte, a su vez, tiene una etiqueta que la permite ser transportada al lugar correcto,la membrana plasmática, un lisosoma o el ER.

En concreto, observa que la vesícula de transporte mostrada a la izquierda de la Figura 7.30 está destinada a la membrana plasmática, donde secretará sus contenidos al exterior. Este proceso se denomina **exocitosis** («fuera de la célula-acto»). Cuando ocurre la exocitosis, la membrana de la vesícula y la membrana plasmática contactan y se fusionan, de un modo análogo al que se muestra en el centro y la parte inferior de la figura, donde aparecen fusionándose una vesícula y un lisosoma. En la membrana plasmática, los dos conjuntos de bicapas lipídicas se reorganizan de tal forma que el interior de la vesícula queda expuesto al exterior de la célula. Entonces el contenido de la vesícula se difunde fuera de la célula al espacio externo a la célula. De esta forma, las células del páncreas transportan enzimas digestivas al conducto que las lleva al intestino delgado, donde realmente tiene lugar la digestión.

Las proteínas sintetizadas en el citoplasma también tienen «códigos postales» que las dirigen a las mitocondrias, los cloroplastos y otros destinos. En resumen, entonces, las proteínas producidas en una célula son seleccionadas mediante «códigos postales» distintivos. Estas direcciones moleculares permiten a las proteínas ser transportadas a los compartimentos donde trabajan.

Si las vesículas funcionan como contenedores para el transporte de productos entre organelas, ¿viajan por algún tipo de carretera o camino? ¿Qué molécula o moléculas sirven como camión de entrega? ¿Es el ATP el combustible? En general, ¿qué mecanismos físicos son los responsables de trasladar las vesículas hasta su destino? Estas preguntas se examinan en la Sección 7.4.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En las células, el transporte de proteínas y otras moléculas grandes requiere un aporte de energía y está muy regulado.
- Las proteínas deben tener el «código postal» molecular apropiado para entrar o salir del núcleo, entrar a la luz del ER rugoso, o para incorporarse a vesículas destinadas a los lisosomas o a la membrana plasmática.
- En muchos casos, las proteínas y otros tipos de moléculas son transportadas en vesículas que contienen «códigos postales» moleculares en su superficie.

Deberías ser capaz de...

1) Predecir qué les sucede a las proteínas que carecen de una secuencia de señal de ER.
2) Predecir el resultado de un experimento en el que se ponen proteínas secretadas en vesículas con un «código postal» asociado al transporte a los lisosomas.

7.4 El citoesqueleto dinámico

De acuerdo con las primeras observaciones con microscopios ópticos, los biólogos concluyeron que el citoplasma de las células eucariotas era un espacio lleno de líquido y sin estructura. No obstante, a medida que avanzó la microscopia, los investigadores se dieron cuenta de que el citoplasma celular contiene una red de fibras extraordinariamente densa y compleja. Este citoesqueleto ayuda a mantener la forma de la célula proporcionándole soporte estructural. Conviene destacar, no obstante, que el citoesqueleto no es una estructura estática como los andamios de una obra. Las proteínas fibrosas que componen el citoesqueleto se mueven y cambian para alterar la forma celular, trasladar materiales de un sitio a otro, y mover toda la estructura. Al igual que el resto de la célula, el citoesqueleto es dinámico.

Como muestra la **Tabla resumen 7.3,** hay varios tipos de elementos distintos en el citoesqueleto: filamentos de actina (también llamados microfilamentos), filamentos intermedios, y microtúbulos. Cada uno de estos elementos tiene un tamaño, una estructura y una función característicos. Se analizarán de uno en uno.

Filamentos de actina

A los filamentos de actina se les llama a veces **microfilamentos** porque son los que menos diámetro tienen de todos los elementos del citoesqueleto. Como indica la Tabla resumen 7.3, los **filamentos de actina** son estructuras fibrosas compuestas por una proteína globular llamada actina. En las células animales, la actina suele ser la más abundante de todas las proteínas; normalmente representa un 5-10 por ciento de todas las proteínas de una célula. Cada una de tus células hepáticas contiene unos 500 millones de estas moléculas.

Los filamentos de actina se forman cuando las moléculas individuales de actina se polimerizan. La estructura completa recuerda dos largas hebras enrolladas entre sí. Como cada subunidad de actina de la hebra es asimétrica, la estructura en conjunto tiene una polaridad característica. Los dos extremos de un filamento de actina son distintos y se conocen como los extremos «más» y «menos». Cada filamento crece o se encoge cuando se añaden o se eliminan subunidades de actina en cada extremo de la estructura. Este fenómeno se llama «rueda de molino», porque la dinámica de las fibras recuerda a la de este objeto. No obstante, los filamentos de actina suelen crecer por el extremo «más» porque allí la polimerización es más rápida.

En las células animales, los filamentos de actina son especialmente abundantes inmediatamente por debajo de la membrana plasmática. La **Figura 7.31a** muestra una microfotografía de fluorescencia de los filamentos de actina en una célula de mamífero. Observa que hay grupos de filamentos de actina organizados en largos haces y en redes densas. Tanto si están dispuestos en paralelo formando parte de haces como si se cruzan en redes, los filamentos individuales de actina se unen entre sí mediante

TABLA RESUMEN **7.3 Filamentos del citoesqueleto**

	Filamentos de actina (microfilamentos)	Filamentos intermedios	Microtúbulos
	Los tres tipos de filamentos del citoesqueleto se distinguen por su tamaño y estructura y por la subunidad proteica que los compone.		
Subunidades proteicas	Actina	Queratina, vimentina, lamina, otras	Dímeros de α-tubulina y β-tubulina
Estructura	Hebras en doble hélice Extremo − Extremo + 7 nm Subunidad de actina	Fibras enrolladas en cables más gruesos 10 nm Subunidades de queratina	Tubo hueco Extremo − Extremo + 25 nm Dímero de α-tubulina y β-tubulina
Funciones	• Mantener la forma celular oponiéndose a tensiones • Movilidad mediante contracción muscular y pseudópodos • División celular en animales • Movimiento de organelas y citoplasma en plantas, hongos y animales	• Mantener la forma celular oponiéndose a tensiones • Anclar el núcleo y otras organelas	• Mantener la forma celular oponiéndose a tensiones • Movilidad por cilios y flagelos • Mover los cromosomas en la división celular • Formación de la placa celular durante la división de células vegetales • Mover organelas • Crecimiento de las paredes celulares de las plantas

otras proteínas. Conjuntamente, los haces y las redes de filamentos de actina ayudan a endurecer la célula y definir su forma.

Además de proporcionar soporte estructural, los filamentos de actina están implicados en el movimiento cuando interaccionan con la **miosina,** una proteína especializada. La miosina es una **proteína motora:** convierte la energía química del ATP en el trabajo mécanico del movimiento, igual que el motor de un coche convierte la energía química de la gasolina en movimiento. La interacción entre actina y miosina, que produce movimiento, se analiza en detalle en el Capítulo 46. Por ahora, es suficiente destacar que, cuando el ATP se une a la miosina y se hidroliza entonces al ADP, la región de la «cabeza» de la molécula de miosina se une a la actina y se mueve. El movimiento de esta proteína provoca que el filamento de actina se deslice (**Figura 7.32a**). Este tipo de movimiento es análogo a una cola de personas pasando por un poste o tronco largo. Las personas son las moléculas de miosina; el poste o tronco es la actina.

Como muestra la **Figura 7.32b,** la interacción (activada por ATP) entre actina y miosina es la base de un conjunto de movimientos celulares:

- **Movimiento por pseudópodos:** tiene lugar en muchos tipos de organismos y células, incluyendo amebas, hongos mucilaginosos y ciertos tipos de células humanas. Este movimiento comprende tres procesos: una extensión direccional de los filamentos de actina que empuja a la membrana plasmática para formar unas protuberancias llamadas **pseudópodos** («falsos pies»), adherencia a un sustrato sólido, y una con-

FIGURA 7.31 ¿Cómo se distribuyen los elementos del citoesqueleto en la célula? Para hacer estas microfotografías de fluorescencia los investigadores unieron un compuesto fluorescente a **(a)** la actina, la subunidad proteica de los filamentos de actina, a **(b)** una proteína de los filamentos intermedios, y a **(c)** dímeros de tubulina.

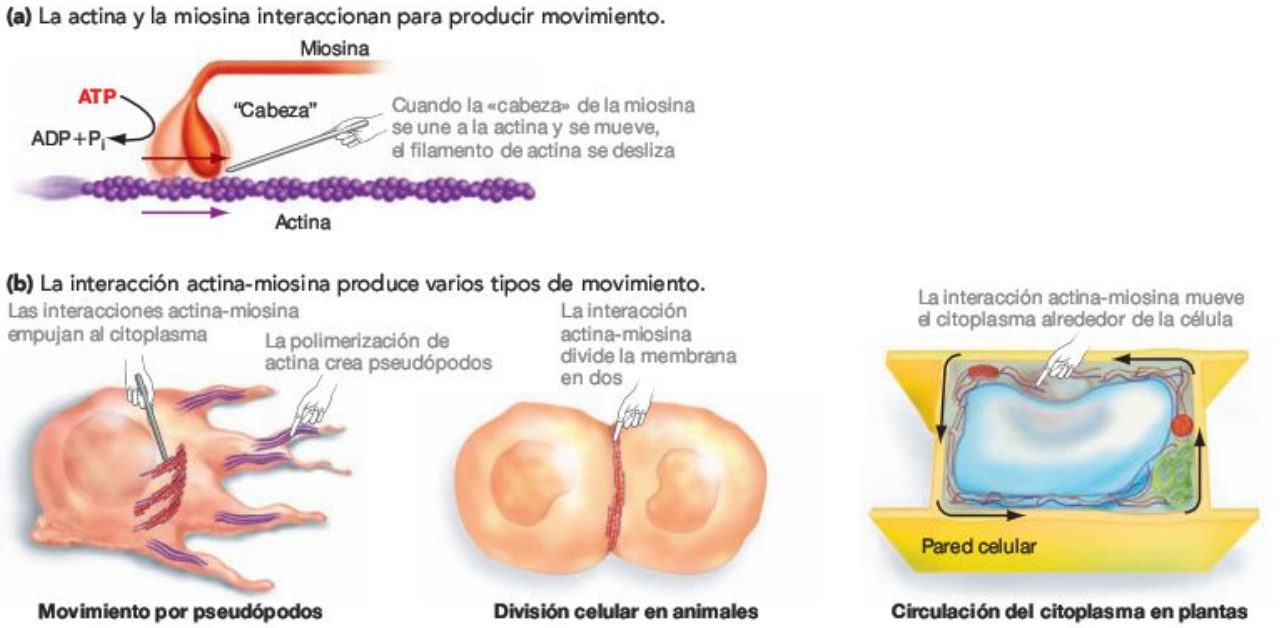


FIGURA 7.32 Muchos movimientos celulares se basan en la interacción actina-miosina. **(a)** Cuando la «cabeza» de la miosina interacciona con el ATP, la miosina se une a la actina y cambia de forma. El movimiento hace que el filamento de actina se deslice. **(b)** La interacción actina-miosina puede mover células, dividirlas, y trasladar organelas y citoplasma.

tracción de los filamentos de actina (inducida por la miosina) en el otro extremo de la célula. Conjuntamente, los tres pasos resultan en el movimiento dirigido de células completas.

- **Citocinesis** («célula-movimiento»): es el proceso de división celular en animales. Para que estas células se dividan en dos, los filamentos de actina que están dispuestos en un anillo bajo la membrana plasmática deben deslizarse uno sobre otro. Como están conectados a la membrana plasmática, el movimiento de las fibras de actina parte la célula en dos (véase el Capítulo 11).
- **Corriente citoplasmática:** es el flujo dirigido del citosol y las organelas alrededor de las células de plantas y hongos. El movimiento ocurre a lo largo de los filamentos de actina y está activado por la miosina. Es especialmente frecuente en las células grandes, en las que la circulación del citoplasma facilita el transporte de materiales.

La extensión de los filamentos de actina también es responsable de la expansión de células fúngicas, largas y delgadas, en el suelo o la madera podrida, hacia nuevos depósitos de nutrientes. El mismo mecanismo provoca que las estructuras llamadas tubos de polen avancen hacia los óvulos de las plantas de modo que el esperma pueda llegar antes de la fertilización. Verás a la actina y la miosina moviendo células y organismos por todo este texto.

Filamentos intermedios

Al contrario que los filamentos de actina y los microtúbulos, los **filamentos intermedios** (**Figura 7.31b**) se definen por su tamaño en vez de por la composición. Existen muchos tipos de filamentos intermedios, cada uno compuesto por una proteína distinta. En muchos casos, distintos tipos de células del mismo organismo contienen diferentes clases de filamentos intermedios. Esto contrasta mucho con los filamentos de actina y los microtúbulos, que están compuestos por las mismas subunidades proteicas en todas las células eucariotas. Además, los filamentos intermedios no son polares y cada extremo de estos filamentos es idéntico. Como resultado, los filamentos intermedios no hacen el movimiento de la noria, y no están implicados en el movimiento dirigido activado por la miosina o las proteínas relacionadas. Los filamentos intermedios desempeñan un papel puramente estructural en las células eucariotas.

Los filamentos intermedios con los que estás más familiarizado pertenecen a una familia de moléculas llamada queratinas. Las células que componen la piel y que recubren las superficies del organismo contienen unos 20 tipos de queratina. La presencia de estos filamentos intermedios proporciona la fuerza mecánica necesaria para que esas células resistan a la presión y la abrasión. Las células cutáneas fabrican otras diez formas distintas de queratina. Según la localización de la célula cutánea y las queratinas implicadas, los filamentos secretados forman uñas en manos y pies, o pelo.

Las láminas nucleares, que forman la capa llamada lámina nuclear descrita en la Sección 7.1, también se clasifican como filamentos intermedios. Estas fibras forman una densa red bajo la membrana nuclear. Recuerda que, además de proporcionar al núcleo su forma, anclan los cromosomas. También están implicadas en la degradación y reformación de la membrana nuclear cuando las células se dividen. Algunos filamentos intermedios se proyectan desde el núcleo a través del citoplasma hasta la membrana plasmática, donde se unen a filamentos intermedios que discurren paralelos a la superficie celular. De esta manera, los filamentos intermedios forman un esqueleto flexible que ayuda a dar forma a la superficie celular y a mantener el núcleo en su sitio.

Microtúbulos

Los **microtúbulos** están compuestos por las proteínas α-tubulina y β-tubulina, y son los componentes más grandes del citoesqueleto en lo que respecta al diámetro (**Figura 7.31c**). Las moléculas de α-tubulina y β-tubulina se unen para formar **dímeros** («dos partes»), compuestos formados por la unión de dos monómeros. Los dímeros de tubulina se polimerizan después para formar el gran tubo hueco llamado microtúbulo. Como cada extremo de un dímero de tubulina es diferente, cada extremo de un microtúbulo tiene una polaridad característica. Al igual que los filamentos de actina, los microtúbulos son dinámicos y habitualmente crecen por el extremo «más». Los microtúbulos aumentan o disminuyen de longitud cuando se añaden o eliminan dímeros de tubulina.

Los microtúbulos se originan de una estructura llamada **centro organizador de microtúbulos** y crecen hacia fuera, radiando por toda la célula. Aunque las células de las plantas suelen tener cientos de estos centros organizadores, la mayoría de células de animales y hongos solo tiene uno. En animales, el centro organizador de microtúbulos tiene una estructura característica y se llama **centrosoma.** Como muestra la **Figura 7.33,** los centrosomas animales contienen dos haces de microtúbulos llamados **centriolos.** No obstante, los centriolos no son necesarios para que se formen los microtúbulos y empiecen a crecer desde el centrosoma. Aunque los biólogos saben de su existencia desde hace décadas, su función en las células sigue siendo desconocida.

En lo que respecta a la función, los microtúbulos son similares a los filamentos de actina: proporcionan estabilidad y participan en el movimiento. Los microtúbulos que se extienden radialmente desde el centro organizador funcionan como las vigas de acero de un rascacielos. Endurecen la célula resistiendo las fuerzas de compresión. Los microtúbulos también pueden proporcionar un marco estructural a las organelas. Si se impide la formación de microtúbulos, el ER no se ensambla con su configuración normal de red.

Durante la división celular, los microtúbulos del centro organizador son los responsables de trasladar los cromosomas de la célula original a cada una de las dos células resultantes (véanse los Capítulos 11 y 12). Pero los microtúbulos están implicados también en otros muchos tipos de movimiento celular. El resto de este capítulo aborda la función de los microtúbulos en el transporte de materiales dentro de la célula y el movimiento de toda la célula.

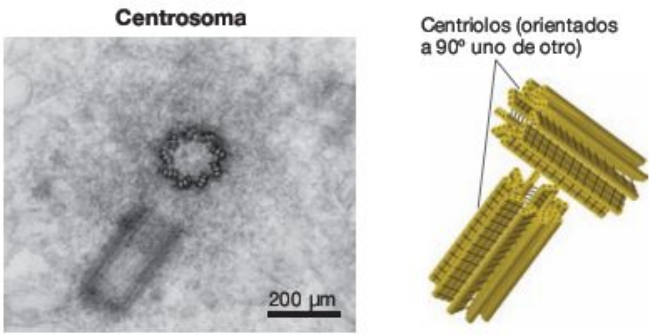


FIGURA 7.33 Los centrosomas son un tipo de centro organizador de microtúbulos. Los microtúbulos emanan de los centros organizadores de microtúbulos, que en los animales se llaman centrosomas. Los centriolos dentro del centrosoma están compuestos por microtúbulos.

Transporte de vesículas Los materiales son transportados a muchos destinos dentro de la célula mediante vesículas. Para estudiar cómo se produce este movimiento, Ronald Vale y sus colaboradores eligieron una célula de calamar llamada axón gigante. El axón gigante es una célula nerviosa extraordinariamente grande que recorre toda la longitud del cuerpo de un calamar.

Los investigadores decidieron estudiar esta célula por tres razones. En primer lugar, el axón gigante es tan grande que resulta relativamente fácil verlo y manipularlo. En segundo lugar, muchas moléculas son sintetizadas en el ER de la célula y después transportadas en vesículas hasta el final de la célula, donde son liberadas. Como resultado, muchas moléculas se transportan a una gran distancia. Por último, los investigadores descubrieron que, si se extrae con cuidado el citoplasma de la célula, sigue habiendo transporte de vesículas en el material citoplasmático. Esto les permitió realizar experimentos acerca del transporte de vesículas sin interferencias de la membrana plasmática.

En resumen, el axón gigante de calamar proporcionó un sistema que podía observarse y manipularse eficazmente en el laboratorio. ¿Qué descubrieron los biólogos?

Los microtúbulos funcionan como «vías de tren» Para observar el transporte de vesículas en acción, los investigadores montaron una videocámara en el microscopio. Como muestra la **Figura 7.34,** esta técnica les permitió documentar que el transporte de vesículas se producía a lo largo de un camino filamentoso. Un sencillo experimento convenció al

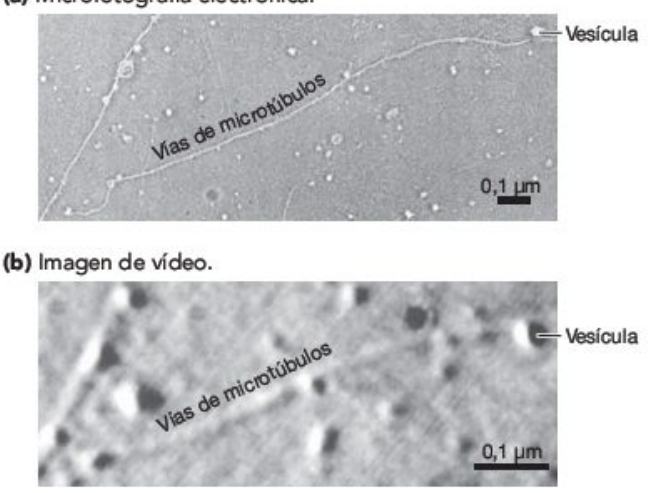


FIGURA 7.34 El transporte de vesículas se produce a lo largo de vías de microtúbulos. Las imágenes son del citoplasma extruido de un axón gigante de calamar. **(a)** Microfotografía electrónica que permitió a los investigadores medir el diámetro de los filamentos y confirmar que se trata de microtúbulos. En la parte superior derecha de la imagen puedes ver una vesícula en una «vía». **(b)** Imagen de videomicroscopio, ligeramente borrosa pero de más aumentos, en la que los investigadores vieron vesículas moviéndose realmente.

grupo de que este movimiento es un proceso dependiente de la energía. Si eliminaban el ATP del citoplasma, el transporte de vesículas se interrumpía.

Para identificar el tipo de filamento implicado, los biólogos midieron el diámetro de las vías y analizaron su composición química. Ambos tipos de datos indicaron que las vías están compuestas por microtúbulos. Los microtúbulos también parecen ser necesarios para el movimiento de materiales en otros lugares de la célula. Si se trataban células experimentales con una sustancia que altera los microtúbulos, el movimiento de vesículas del ER rugoso al aparato de Golgi resulta afectado.

El mensaje global de estos experimentos es que el transporte de vesículas se produce en la célula a lo largo de microtúbulos. ¿Cómo? ¿Se mueven las vías, como una cinta transportadora, o se transportan las vesículas en algún tipo de camión molecular?

Una proteína motora genera fuerzas motrices Para estudiar el modo en que las vesículas se mueven a lo largo de los microtúbulos, el grupo de Vale se dispuso a separar el sistema de transporte del axón de calamar y después volverlo a juntar. Para empezar, ensamblaron fibras de microtúbulos a partir de α-tubulina y β-tubulina purificadas. Después utilizaron la centrifugación diferencial para aislar vesículas de transporte. Pero cuando juntaron los microtúbulos purificados con vesículas y ATP, no se producía transporte.

Algo faltaba, pero ¿qué era?

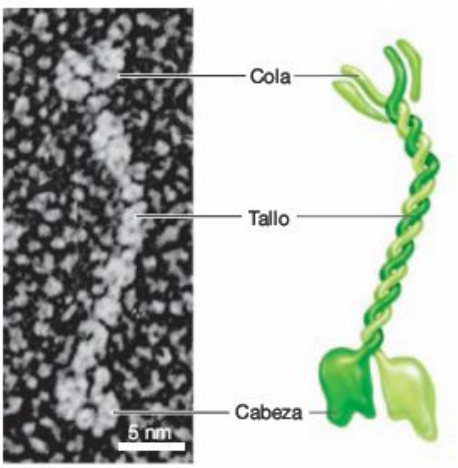
Para encontrar el elemento o elementos que faltaban, los investigadores purificaron una parte subcelular tras otra, con centrifugación diferencial, y la añadían al sistema de microtúbulos + vesículas + ATP. Mediante ensayo-error, encontraron algo que activaba el movimiento. Tras más procesos de purificación, los investigadores finalmente consiguieron aislar una proteína que generaba el movimiento de vesículas. Llamaron a esta molécula **cinesina,** de la palabra griega *kinein* («mover»). Al igual que la miosina, la cinesina es una **proteína motora.** La cinesina convierte la energía química del ATP en energía mecánica en forma de movimiento. Más concretamente, cuando se añade ATP a la cinesina o se elimina, la proteína se mueve.

Los biólogos empezaron a entender cómo funciona la cinesina cuando los estudios de difracción por rayos X (similares a los que revelaron la estructura helicoidal del DNA) mostraron la estructura tridimensional de la cinesina. Como muestra la **Figura 7.35a,** la proteína consiste en dos largas cadenas de polipéptidos entremezcladas asociadas a dos pequeños polipéptidos. Tiene tres regiones principales: una cabeza con dos piezas globulares, una cola asociada a los pequeños polipéptidos, y un tallo que une la cabeza con la cola. Estudios de seguimiento confirmaron que los dos componentes globulares de la cabeza se unen al microtúbulo. La cola se une a la vesícula de transporte. Una molécula de cinesina es como un camión de reparto que transporta las vesículas a lo largo de las vías de microtúbulos. Las células contienen varias cinesinas distintas, cada una especializada en transportar un tipo diferente de vesícula.

¿Cómo se mueve la cinesina? Estudios más detallados sobre la estructura de esta proteína indicaron que cada uno de los componentes globulares de la cabeza tiene un lugar de unión para el ATP además de un lugar que se une al microtúbulo. Para aunar estas observaciones, los biólogos proponen que la cinesina transporta las vesículas «andando» a lo largo del microtúbulo. La idea es que cada parte de la cabeza cambia de forma cuando se une al ATP. Como mostró el Capítulo 3, estos cambios de forma suelen alterar la actividad de una proteína. Como muestra la **Figura 7.35b,** el cambio de conformación inducido por el ATP en la cinesina provoca que avance un paso. Puesto que cada cabeza, alternativamente, se une al ATP y lo hidroliza, la proteína y su carga se mueven por la vía de microtúbulos.

En resumen, las cinesinas mueven las cargas moleculares hasta su destino por toda la célula, aunque no son el único tipo de proteína motora activa dentro de las células. Recuerda que la miosina provoca que los filamentos de actina se deslicen, lo que provoca el movimiento de células o del citoplasma. La miosina también participa en el movimiento de organelas a lo largo de vías compuestas por actina. Y una tercera proteína motora, llamada dineína, impulsa el transporte de ciertas organelas así como movimientos natatorios que desplazan toda la célula. Analicemos con más detalle cómo nadan las células.

(a) Estructura de la cinesina.



(b) La cinesina «camina» por una vía de microtúbulos.

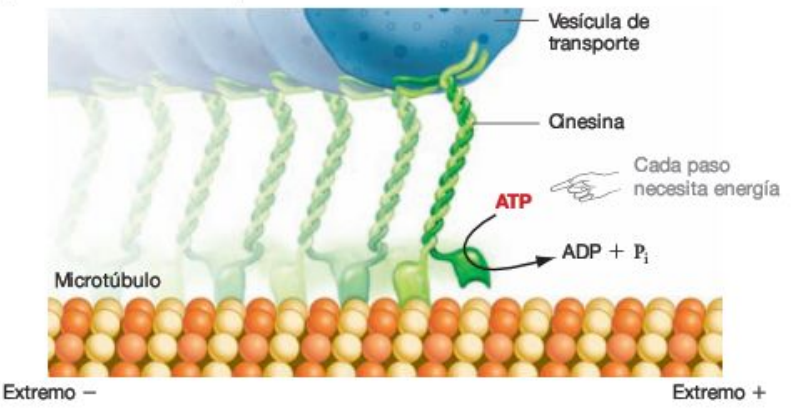


FIGURA 7.35 Una proteína motora se mueve por los microtúbulos. (a) La cinesina tiene tres segmentos principales. **(b)** Modelo actual que muestra cómo la cinesina «camina» por una vía de microtúbulos para transportar vesículas. Los dos segmentos de la cabeza funcionan como pies que se unen y se liberan alternativamente en respuesta a la adquisición o pérdida de un grupo fosfato.

Cilios y flagelos: movimiento de toda la célula

Los flagelos son largas proyecciones similares a pelos que se extienden desde la superficie celular y participan en el movimiento. Los flagelos están presentes en muchas bacterias y eucariotas. Sin embargo, la estructura de los flagelos es completamente distinta en los dos grupos. Los flagelos bacterianos están compuestos por una proteína llamada flagelina; los flagelos eucariotas están construidos por microtúbulos (tubulina). Los flagelos bacterianos mueven la célula rotando como la hélice de un barco; los flagelos eucariotas mueven la célula por ondulación, moviéndose como un látigo una y otra vez. Los flagelos eucariotas están rodeados por la membrana plasmática, los bacterianos no. De acuerdo con estas observaciones, los biólogos concluyen que las dos estructuras evolucionaron de forma independiente, aunque su función sea similar.

Para entender cómo se mueven las células, analicemos los flagelos eucariotas. Los flagelos eucariotas están estrechamente relacionados con unas estructuras llamadas **cilios,** que son proyecciones cortas y filamentosas presentes también en algunas células eucariotas. Los eucariotas unicelulares pueden tener flagelos o bien cilios, mientras que algunos organismos multicelulares tienen ambos. En humanos, por ejemplo, las células que recubren la vía respiratoria tienen cilios; los espermatozoides tienen flagelos.

Los flagelos suelen ser más largos que los cilios, y una célula normalmente tendrá solo uno o dos flagelos pero muchos cilios (**Figura 7.36**). Pero cuando los investigadores examinaron las dos estructuras con un microscopio electrónico, descubrieron que la organización subyacente es idéntica.

¿Cómo están construidos los cilios y los flagelos? En la década de 1950, los estudios anatómicos establecieron que cilios y flagelos tienen microtúbulos dispuestos de una forma característica, «9 + 2». Como muestra la **Figura 7.37a,** nueve parejas de microtúbulos, o dobletes, rodean a dos microtúbulos centrales. Los dobletes consisten en un microtúbulo completo y otro incompleto y están dispuestos alrededor de la periferia de la estructura. La estructura 9 + 2 completa se llama **axonema** («eje-hebra»). El axonema se une a la célula en una estructura llamada **cuerpo basal.** El cuerpo basal tiene una estructura idéntica a la del centriolo. Pero, al contrario de lo que sucede con el centriolo, la función del cuerpo basal se conoce bien: desempeña un papel clave en el crecimiento del axonema.

A medida que mejoró la microscopia electrónica, los biólogos consiguieron ver más detalles de la estructura. Como ilustra el dibujo de la **Figura 7.37b,** unas estructuras similares a rayos conectan cada doblete con la pareja de microtúbulos centrales. Además, uniones moleculares conectan entre sí los nueve dobletes. Por último, cada doblete tiene unos brazos que se proyectan hacia el doblete adyacente.

Los microtúbulos son complejos. ¿Cómo interaccionan sus componentes para producir movimiento?

Una proteína motora en el axonema En la década de 1960 Ian Gibbons empezó a estudiar los cilios de un eucariota unicelular común, llamado *Tetrahymena,* que habita en estanques. Gibbons descubrió que podía aislar axonemas empleando un detergente para eliminar la membrana plasmática que rodea a los cilios y después sometiendo la solución resultante a centrifugación diferenciada. Además, las estructuras aisladas tenían un movimiento de batido cuando Gibbons les proporcionó ATP. Estos resultados confirmaron que el batido de los cilios es un proceso demandante de energía. También proporcionaron a Gibbons un sistema sin células para explorar el mecanismo molecular del movimiento. Los sistemas acelulares resultan elegantes para estudiar por qué están aislados: son relativamente fáciles de manipular, y no están presentes otras partes de la célula que puedan interferir los resultados experimentales.

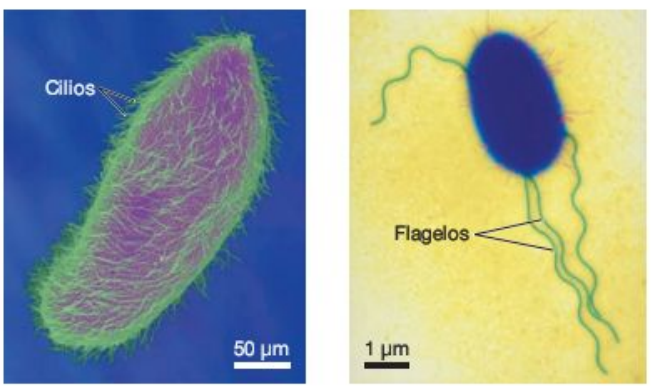
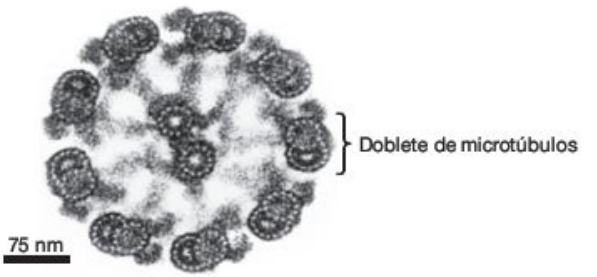


FIGURA 7.36 Los cilios y los flagelos se diferencian en longitud y número. Los cilios son relativamente cortos y abundantes; los flagelos son relativamente largos y escasos.

(a) Microfotografía electrónica de transmisión de un axonema.



(b) Diagrama de un axonema.

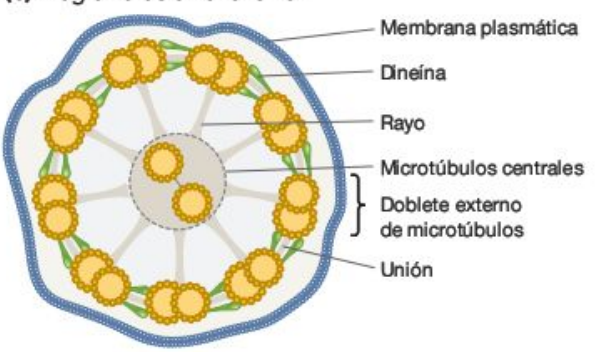


FIGURA 7.37 Estructura de cilios y flagelos. (a) Microfotografía electrónica de transmisión de una sección transversal de un axonema. **(b)** Principales elementos estructurales de cilios y flagelos. Los microtúbulos están conectados por uniones y rayos, y toda la estructura está rodeada por la membrana plasmática.

EJERCICIO En la parte (a), escribe los números del 1 al 9 al lado de los dobletes de microtúbulos en la zona externa del axonema.

En un experimento inicial con axonemas aislados, Gibbons trató a las estructuras con una molécula que altera la capacidad de las proteínas de unirse entre sí. Los axonemas resultantes de este tratamiento no se plegaban ni utilizaban ATP. Cuando Gibbons los examinó al microscopio electrónico, descubrió que habían perdido los brazos. Esta observación condujo a la hipótesis de que los brazos son necesarios para el movimiento. Trabajos de seguimiento mostraron que los brazos están compuestos por una proteína grande que Gibbons llamó **dineína** (de la palabra griega *dyna*, que significa «fuerza»).

Como la miosina y la cinesina, la dineína es una proteína motora. Estudios químicos y estructurales han demostrado que la dineína cambia de forma cuando se une a un grupo fosfato del ATP. Más concretamente, el extremo de una molécula de dineína cambia de forma cuando es fosforilado. Este cambio de forma mueve a la molécula a lo largo del microtúbulo cercano. Cuando la molécula de dineína vuelve a unirse, ha conseguido caminar por el microtúbulo. Este movimiento permite que los dobletes de microtúbulos se deslicen unos sobre otros.

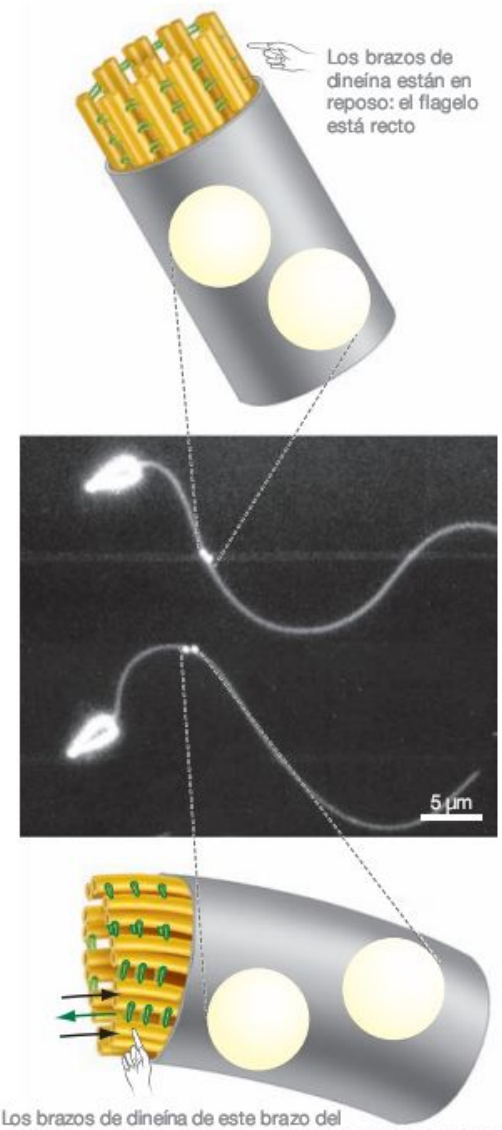


FIGURA 7.38 ¿Cómo se doblan los flagelos? Los investigadores unieron un par de hebras doradas a un flagelo y fotografiaron su movimiento en una corta secuencia temporal. Cuando los brazos de dineína caminan por los dobletes de un lado del flagelo, la estructura se dobla.

No obstante, el resultado del caminar de la dineína es muy diferente del resultado de la interacción actina-miosina. Para entenderlo, recuerda que cada uno de los nueve dobletes del axonema está conectado con la pareja central de microtúbulos por un rayo, y que todos los dobletes están unidos entre sí por uniones moleculares. Como resultado, el movimiento de deslizamiento provocado por la dineína está limitado: si un doblete se desliza, transmite la fuerza al resto del axonema mediante las uniones y los rayos (**Figura 7.38**).

Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de estudiar el dibujo superior de la Figura 7.38 y describir qué sucede cuando el movimiento de los brazos de dineína provoca que el doblete de la zona inferior del axonema se mueva hacia la esquina inferior derecha de la página. Si los brazos de dineína de solo un lado del axonema se mueven y hacen que algunos de los dobletes se deslicen mientras que los del otro lado están en reposo, el resultado del movimiento localizado y limitado es que se dobla (véase la Figura 7.38, inferior). El resultado de estos dobleces de cilios y flagelos es un movimiento natatorio.

Ajustada al tamaño, la natación de los flagelos puede ser rápida. Expresada en el número de longitudes celulares o del organismo recorridas por segundo, un espermatozoide de toro se mueve más rápido que el campeón humano de estilo libre. A nivel celular, la vida transcurre muy deprisa.

Conjuntamente, los datos revisados en este capítulo se pueden resumir en cuatro palabras: las células son dinámicas. Las reacciones químicas ocurren a una velocidad impresionante. Los microfilamentos y los microtúbulos crecen y se encogen. El sistema de endomembrana sintetiza, selecciona y transporta muchos productos de forma altamente regulada. ¿Cómo se relaciona toda esta actividad del interior celular con lo que sucede fuera? Este es el tema que se abordará en el Capítulo 8.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Cada componente del citoesqueleto tiene una estructura y un conjunto de funciones característicos. Además de proporcionar soporte estructural, los filamentos de actina y los microtúbulos actúan conjuntamente con las proteínas motoras para mover la célula o los materiales dentro de la célula. Los filamentos intermedios proporcionan soporte estructural.
- La mayoría de los elementos del citoesqueleto son dinámicos: crecen y decrecen con el tiempo.

Deberías ser capaz de...

Predecir qué sucedería cuando se trata células experimentales con sustancias que inhiben la formación de los filamentos de actina o de los microtúbulos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La estructura de los componentes celulares se relaciona estrechamente con su función.

Como todos los organismos están compuestos por células, muchas de las preguntas en Biología pueden contestarse conociendo la estructura y la función de las células y los componentes celulares. Hay dos diseños celulares básicos: procariotas y eucariotas. Las células eucariotas son por lo general más grandes y de estructura más compleja que las procariotas. La mayoría de las células procariotas consiste en un único compartimento rodeado por una membrana, en el que se producen casi todas las funciones celulares. Las células eucariotas tienen numerosos compartimentos rodeados de membrana llamados organelas. Las organelas permiten a las células eucariotas compartimentar funciones y alcanzar un gran tamaño.

Las organelas eucariotas están especializadas en realizar distintas funciones, y su estructura a menudo se relaciona estrechamente con su función. La organela definitoria de las células eucariotas es el núcleo, que contiene los cromosomas de la célula y funciona como su centro de control. Las mitocondrias y los cloroplastos tienen extensos sistemas de membranas internas donde se localizan las enzimas responsables de la síntesis de ATP y la fotosíntesis. El ER rugoso se llama así por los ribosomas unidos a él. Los ribosomas son máquinas productoras de proteínas, y el ER rugoso es un área de síntesis y procesamiento proteico. El ER liso carece de ribosomas porque es un centro de síntesis y procesamiento de lípidos.

Deberías ser capaz de predecir qué les sucedería a las células expuestas a una sustancia que envenena las mitocondrias, a una enzima que degrada la pared celular, y a una sustancia que impide funcionar a los ribosomas.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

Tour of an Animal Cell; Tour of a Plant Cell

Dentro de las células, los materiales se transportan a su destino con la ayuda de «códigos postales» moleculares.

Las células tienen unos sofisticados sistemas para asegurarse de que las proteínas y otros productos llegan al lugar adecuado. Por ejemplo, el tráfico a través de la membrana nuclear se produce en los poros nucleares, que contienen un complejo del poro nuclear multiproteico que funciona como un guardián. A través de estos complejos tiene lugar el transporte pasivo y activo de materiales. El movimiento de proteínas y RNA está muy regulado, lo que permite que entren en el núcleo solo las proteínas con una señal molecular específica.

El sistema de endomembranas es un extenso sistema interconectado de membranas y compartimentos rodeados por membrana que se extiende desde el núcleo hasta la membrana plasmática. Dos organelas principales del sistema de endomembranas son el retículo endoplasmático (ER) y el aparato de Golgi. El ER es el lugar de síntesis de muchas proteínas y lípidos. La mayoría de los productos del ER se transporta al aparato de Golgi, que funciona como una estación de procesamiento y consignación. En muchas proteínas, el paso principal del procesamiento es la glucosilación, o adición de grupos de hidratos de carbono.

El movimiento de materiales a través del sistema de endomembranas está muy organizado y tiene lugar dentro de unas organelas de transporte rodeadas por membrana llamadas vesículas. Antes de que los productos salgan del sistema de endomembranas, se marcan con «códigos postales» moleculares que los conducen a las vesículas dirigidas al destino final. Las vesículas contienen proteínas que interaccionan con las proteínas receptoras en la superficie de la organela diana o la membrana plasmática, de modo que el contenido llega a su lugar.

Deberías ser capaz de explicar, de acuerdo con la información del Capítulo 3, por qué las proteínas son las moléculas responsables de «leer» los «códigos postales» moleculares de las células.

MB Web Animation en www.masteringbio.com

Transport into the Nucleus; A Pulse-Chase Experiment

Las células son dinámicas. Cada segundo se producen miles de reacciones químicas dentro de las células; las moléculas están continuamente entrando y saliendo de la membrana plasmática; los productos celulares son transportados a lo largo de fibras proteicas; y los elementos del esqueleto interno celular crecen y se encogen.

La célula es una estructura rodeada por una membrana con un interior dinámico y muy organizado. Dentro de la célula tienen lugar miles de reacciones químicas distintas, a una velocidad fascinante. Los productos de estas reacciones químicas permiten que la célula adquiera recursos del ambiente, sintetice más moléculas, elimine desechos y se reproduzca.

El citoesqueleto es un extenso sistema de fibras que sirve de soporte estructural a las células eucariotas. Los elementos del citoesqueleto también proporcionan caminos para mover las vesículas dentro de las células, y la maquinaria para mover toda la célula en conjunto gracias al movimiento batiente de los flagelos y cilios, o mediante pseudópodos. Tanto el movimiento de vesículas dentro de las células como la movilidad celular dependen de proteínas motoras, que pueden convertir la energía química almacenada en el ATP en movimiento. Por ejemplo, el movimiento de las vesículas de transporte se produce cuando la proteína motora cinesina «camina» por las vías de microtúbulos. Los cilios y los flagelos se doblan cuando la proteína motora dineína «camina» a lo largo de los dobletes de microtúbulos. El movimiento de doblarse permite a estas estructuras batir hacia delante y hacia atrás, haciendo que las células naden o generen corrientes de agua.

Deberías ser capaz de comentar las diferencias y similitudes en la estructura y función de los filamentos de actina, filamentos intermedios y microtúbulos. También deberías ser capaz de explicar por qué los filamentos de actina y los microtúbulos tienen direccionalidad y cambian de longitud, y por qué es erróneo referirse al citoesqueleto como «andamiaje».

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de las siguientes frases describe mejor la membrana nuclear?
   a. Se continúa con el sistema de endomembranas.
   b. Se continúa con el nucleolo.
   c. Se continúa con la membrana plasmática.
   d. Contiene una única membrana y poros nucleares.
2. ¿Qué es una señal de localización nuclear?
   a. Un fragmento de aminoácidos que dirige a las proteínas desde el núcleo al ER.
   b. Una molécula que se une a las proteínas nucleares de modo que queden retenidas dentro del núcleo.
   c. Una señal formada dentro de una proteína que la dirige hacia el núcleo.
   d. Un componente del complejo del poro nuclear multiproteico.
3. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es cierta respecto a las proteínas secretadas?
   a. Se sintetizan en los ribosomas.
   b. Se transportan por el sistema de endomembranas en organelas de transporte rodeadas de membrana.
   c. Son transportadas desde el aparato de Golgi hasta el ER.
   d. Contienen una secuencia de señal que las dirige al ER.
4. Para descubrir la señal de localización nuclear de la proteína nucleoplasmina, los investigadores separaron los segmentos del centro y la cola de la molécula, marcaron ambos con átomos radioactivos, y los inyectaron en el citoplasma. ¿Por qué concluyeron los investigadores que la señal está en la región de la cola de la proteína?
   a. La proteína volvió a ensamblarse y se plegó a su forma normal espontáneamente.
   b. Solo los segmentos de la cola aparecieron en el núcleo.
   c. Con un microscopio confocal, los segmentos de la cola se veían claramente en el núcleo.
   d. En el núcleo aparecieron segmentos de la cabeza y de la cola.
5. Los «códigos postales» moleculares dirigen a las moléculas a destinos concretos de la célula. ¿Cómo se leen estas señales?
   a. Se unen a proteínas receptoras.
   b. Entran en vesículas de transporte.
   c. Se unen a proteínas motoras.
   d. Son glucosilados por enzimas en el aparato de Golgi.
6. El número y el tamaño de las organelas de una célula se correlaciona con la función de esa célula. Propón una función para las células que contienen mucho ER rugoso.
   a. División celular rápida en tejidos óseos o musculares en crecimiento.
   b. Producción y procesamiento de ácidos grasos y otros lípidos.
   c. Movimiento mediante pseudópodos.
   d. Adquirir iones y otros nutrientes mediante proteínas de membrana especializadas.

Respuestas: 1. a; 2. c; 3. c; 4. b; 5. a; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Compara y contrasta la estructura de una célula vegetal genérica, una célula animal y una célula procariota. ¿Qué características son comunes a todas las células? ¿Cuáles son específicas de los procariotas, las células vegetales o las células animales?
2. Haz un mapa conceptual que siga el movimiento de una proteína secretada desde su lugar de síntesis hasta el exterior de una célula eucariota (véase **BioHabilidades 6**). Identifica todas las organelas que la proteína atraviesa. Los verbos empleados para unir los conceptos deben indicar lo que le sucede a la proteína en cada paso.
3. Describe cómo puede una proteína motora (la cinesina, por ejemplo) mover una vesícula de transporte por una vía de microtúbulos. Incluye todos los pasos y los componentes necesarios.
4. Describe la lógica de un experimento de pulso-seguimiento. ¿Cómo se utilizó este método para documentar el modelo de transporte de proteínas a través del sistema de endomembranas?
5. Describe brevemente cómo utilizan los investigadores la centrifugación para aislar componentes celulares concretos y así estudiarlos con más profundidad.
6. Estructuralmente, ¿cuál es la diferencia entre los microtúbulos implicados en el soporte estructural, el movimiento de vesículas, el movimiento de cromosomas durante la división celular y los flagelos?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Además de transportar productos celulares a organelas concretas, las células eucariotas pueden captar material del exterior y dirigirlo a organelas específicas. Por ejemplo, las células especializadas del sistema inmunitario humano ingieren bacterias y virus y después los llevan a los lisosomas para que sean degradados. Indica una hipótesis que explique cómo se marca este material y se dirige a los lisosomas. ¿Cómo pondrías a prueba esta hipótesis?
2. La hipótesis principal para explicar el origen de la membrana nuclear es que se produjo una profunda invaginación de la membrana plasmática en una procariota remota. Dibuja un diagrama que ilustre esta hipótesis de la invaginación. ¿Explica tu modelo la existencia de las membranas interna y externa de la estructura? Explícalo.
3. Propón una función para células que contenga (a) un gran número de lisosomas, (b) una pared celular especialmente extensa y (c) muchos peroxisomas.
4. Aventura una hipótesis o serie de hipótesis que expliquen por qué las bacterias, las arqueas, las algas y las plantas tienen todas paredes celulares. Imagina que algunos individuos mutantes de cada grupo carecieran de pared celular. ¿Cómo utilizarías a esos individuos para poner a prueba tu idea?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

8 Interacciones entre células

CONCEPTOS CLAVE

- El material extracelular fortalece las células y ayuda a unirlas.
- Las conexiones entre células ayudan a adherirse a las células adyacentes. Las hendiduras entre dos células permiten que dos células adyacentes se comuniquen.
- Las señales intercelulares son las responsables de crear un todo integrado a partir de miles de partes independientes.

Microfotografía electrónica de transmisión que destaca las paredes celulares (en amarillo) de varias células vegetales. La superficie celular es donde se unen las células adyacentes y donde llegan señales de células lejanas.

El Capítulo 6 introdujo la estructura y la función de la membrana plasmática, que es la característica definitoria de la célula. El Capítulo 7 repasó las organelas, la maquinaria molecular y elementos del citoesqueleto que llenan el espacio dentro de esa membrana, y exploró cómo se transportan los materiales desde el origen hasta su destino dentro de la célula. Ambos capítulos destacaban la increíble velocidad y diversidad de los acontecimientos a nivel celular.

La célula es una empresa muy bulliciosa. Pero sería un error pensar que las células son independientes, que son mundos en sí mismas y de sí mismas. Por el contrario, las células interaccionan constantemente con otras células y con el ambiente circundante. Continuamente ajustan su actividad en respuesta a estímulos de otras células y a cambios de las condiciones ambientales.

Para entender la vida de una célula, es crucial analizar cómo interacciona con el mundo fuera de su membrana. ¿Cómo consiguen las células información acerca del mundo exterior, y cómo responden a esa información? En concreto, ¿cómo interaccionan las células con otras células cercanas?

Para la mayoría de las especies unicelulares, el ambiente exterior está compuesto por suelo o agua, abarrotado de otros organismos de la misma especie o de otras. En la boca o intestino, y en la piel, miles de millones de células bacterianas pelean por el espacio y los recursos. En cada cucharada de suelo fértil está presente un número similar de organismos unicelulares. Además de interaccionar con estos individuos, cada organismo uni-

celular debe enfrentarse a cambios continuos del ambiente físico, como el calor, la luz, la concentración de iones, y provisiones de alimentos. Si los organismos unicelulares no pueden notar esas condiciones y responder adecuadamente, mueren.

En las especies multicelulares, el ambiente externo a la célula está compuesto por otras células, tanto vecinas como distantes. Las células que componen una secuoya, la seta *Amanita* o tu cuerpo son intensamente sociales. Aunque los biólogos a menudo estudian las células aisladas, un árbol, hongo o persona es realmente una comunidad de células interdependientes. Si esas células no se comunican y cooperan, el conjunto se romperá en partes disfuncionales y morirá.

Para introducir la forma en que las células interaccionan entre sí, este capítulo se centra en la comunicación entre células en organismos pluricelulares. Se comenzará con la superficie celular, con las moléculas que separan la célula de su ambiente.

8.1 La superficie celular

El Capítulo 6 introdujo el modelo de la estructura de la membrana plasmática actualmente aceptado. La hipótesis del mosaico fluido argumenta que la membrana plasmática es una bicapa de fosfolípidos con proteínas interpuestas. Muchos de estos fosfolípidos y proteínas tienen grupos de hidratos de carbono unidos, formando glucoproteínas y glucolípidos (**Figura 8.1**). Los datos de microfotografías electrónicas y tratamientos químicos indican que las proteínas de membrana pueden ser integrales, lo que significa que están incrustadas en la membrana, o bien periféricas, es decir, unidas a una superficie. Recuerda que si una proteína integral atraviesa toda la membrana, se llama proteína transmembranaria. Las proteínas de membrana pueden flotar independientes en la bicapa lipídica o estar ancladas mediante conexiones al citoesquelo o a materiales fuera de la célula.

El Capítulo 6 también analizaba la función básica de la membrana plasmática: crear un ambiente dentro de la célula distinto de las condiciones externas. Los iones y las moléculas atraviesan las membranas plasmáticas por difusión directa a través de la bicapa de fosfolípidos o gracias a varios tipos de proteínas de membrana. El transporte de materiales a través de la membrana puede ser pasivo o necesitar energía, pero siempre es selectivo.

Este esquema (de una membrana plasmática dinámica y compleja que admite selectivamente o bloquea el paso de sustancias específicas) es preciso pero incompleto. La membrana plasmática no existe aislada. Los elementos del citoesqueleto introducidos en el Capítulo 7 se unen a la cara interna de la bicapa, y en el exterior hay un complejo conjunto de estructuras extracelulares. Se va a considerar primero la naturaleza del material del exterior celular y después se analizará cómo interaccionan las células con otras células.

Estructura y función de una capa extracelular

En especies de todo el árbol de la vida, es extremadamente raro que las células estén rodeadas solo de una membrana plasmática. La mayoría de las células posee una capa o pared que se forma justo por debajo de la membrana. El material extracelular ayuda a definir la forma de la célula y, o bien la une a otra célula, o bien actúa como primera línea de defensa contra el mundo exterior. Esta observación se sostiene para los organismos unicelulares y los distintos tipos de células de las especies pluricelulares.

Prácticamente todos los tipos de estructuras extracelulares, a su vez (desde las paredes celulares de bacterias, algas, hongos y plantas, hasta la matriz extracelular que rodea la mayoría de las células animales) siguen el mismo principio de diseño básico. Como el hormigón armado y la fibra de vidrio reforzada, son «compuestos de fibras»: consisten en una red entrecruzada de largos filamentos incrustados en un material rígido circundante, o sustancia fundamental (**Figura 8.2**). Las moléculas que componen los cables y el material circundante varían de grupo a grupo, pero el principio de construcción es el mismo.

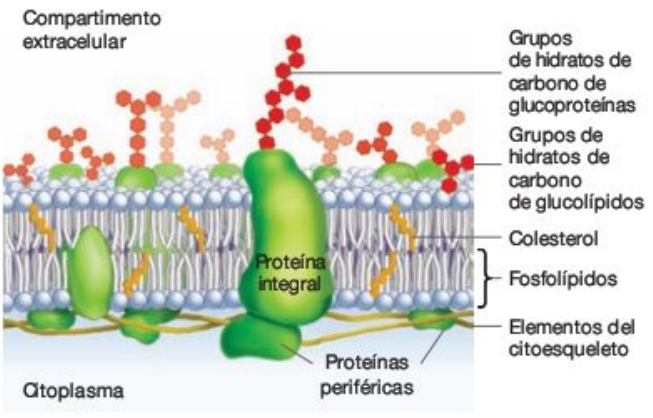


FIGURA 8.1 La membrana plasmática es un mosaico de fosfolípidos y proteínas. Según el modelo del mosaico fluido, la membrana plasmática está compuesta por proteínas integrales y periféricas diseminadas por una bicapa de fosfolípidos.

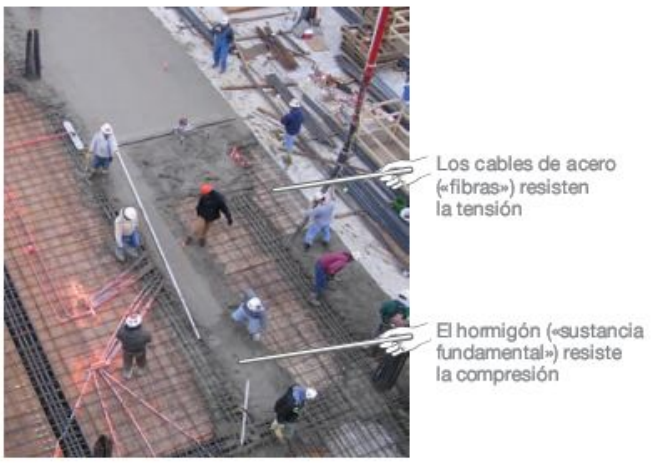


FIGURA 8.2 Los compuestos de fibras resisten la tensión y la compresión. Los compuestos de fibras como el hormigón armado consisten en una sustancia fundamental sólida que rellena los espacios entre cables entrecruzados.

Los compuestos de fibras son un diseño con éxito porque los cables y los filamentos son extremadamente eficaces a la hora de resistir las fuerzas de estiramiento y compresión, o tensión. Es poco probable que los cables de acero del cemento reforzado y las fibras de celulosa de una pared celular vegetal se rompan como resultado de estiramientos o compresiones. Ajustado al tamaño, de hecho, es *igualmente* improbable que el acero y la celulosa se rompan. Las fibras de celulosa tienen la misma fuerza tensional (o resistencia al desgarro) que el acero. Además, la sustancia circundante rígida resiste eficazmente las fuerzas de presión llamadas compresión. El hormigón realiza esta función en las autopistas, y una mezcla semisólida y gelatinosa de polisacáridos consigue el mismo efecto en las paredes celulares de las plantas.

Gracias a la combinación de elementos resistentes a la tensión y la compresión, los compuestos de fibras son especialmente robustos. Y, en muchas células vivas, los elementos de las fibras y los compuestos son flexibles además de sólidos. Cuando así sucede, el material extracelular es fuerte y flexible.

¿Qué moléculas componen los cables y la sustancia fundamental presente en la superficie de células animales y vegetales? ¿Cómo se sintetizan estas capas extracelulares, y qué hacen?

La pared celular de las plantas

La mayoría de las células vegetales están rodeadas por una capa de material extracelular llamada pared celular. Cuando empieza a formarse una nueva célula, secreta un compuesto de fibras inicial llamado **pared celular primaria.** Como apuntaba el Capítulo 5, el componente fibroso de la pared celular consiste en largas hebras del polisacárido celulosa, entrecruzado por filamentos de polisacáridos y agrupado en sólidas estructuras similares a cables llamadas microfibrillas. Estas forman una red entrecruzada que se rellena de polisacáridos gelatinosos (**Figura 8.3**). Un lugar destacado de estos hidratos de carbono productores de gelatina lo ocupan las **pectinas,** moléculas utilizadas para espesar mermeladas y gelatinas. Las pectinas no son tan fuertes como la celulosa, porque los polisacáridos que componen su estructura no forman filamentos densamente empaquetados y fortalecidos mediante uniones cruzadas. En cambio, los polisacáridos de la pectina son hidrófilos. Atraen y retienen grandes cantidades de agua para ayudar a mantener húmeda la pared celular.

Las pectinas y otros polisacáridos gelatinosos que forman la sustancia fundamental de la pared celular se sintetizan en el retículo endoplasmático (ER) rugoso y el aparato de Golgi, y se secretan al espacio extracelular. Las microfibrillas de celulosa, en cambio, son sintetizadas por un complejo de enzimas en la propia membrana plasmática.

La pared celular primaria define la forma de una célula vegetal. En condiciones normales, el núcleo y el citoplasma ocupan todo el volumen de la célula y empujan a la membrana plasmática contra la pared. Como la concentración de solutos es mayor dentro de la célula que fuera, el agua tiende a entrar a la célula por ósmosis. El agua entrante infla la membrana plasmática, ejerciendo una fuerza contra la pared que se conoce como **presión de turgencia.** Aunque las células vegetales mantienen la presión de turgencia toda su vida, es especialmente importante en células jóvenes en crecimiento activo. Las células vegetales jóvenes secretan enzimas llamadas expansinas a la matriz de su pared celular. Las expansinas catalizan reacciones que permiten que las microfibrillas de la matriz se deslicen unas sobre otras. Entonces, la presión de turgencia fuerza a la pared a alargarse y expandirse. El resultado es que la célula crece.

Cuando células vegetales maduran y dejan de crecer, secretan una capa de material (una **pared celular secundaria**) dentro de la pared celular primaria. La estructura de la pared celular secundaria cambia de célula a célula en la planta y se correlaciona con la función de esa célula. Por ejemplo, las células de la superficie de las hojas tienen paredes celulares impregnadas de ceras que forman una cubierta impermeable. Las células que proporcionan soporte estructural al tallo de la planta tienen paredes celulares secundarias que contienen gran canti-

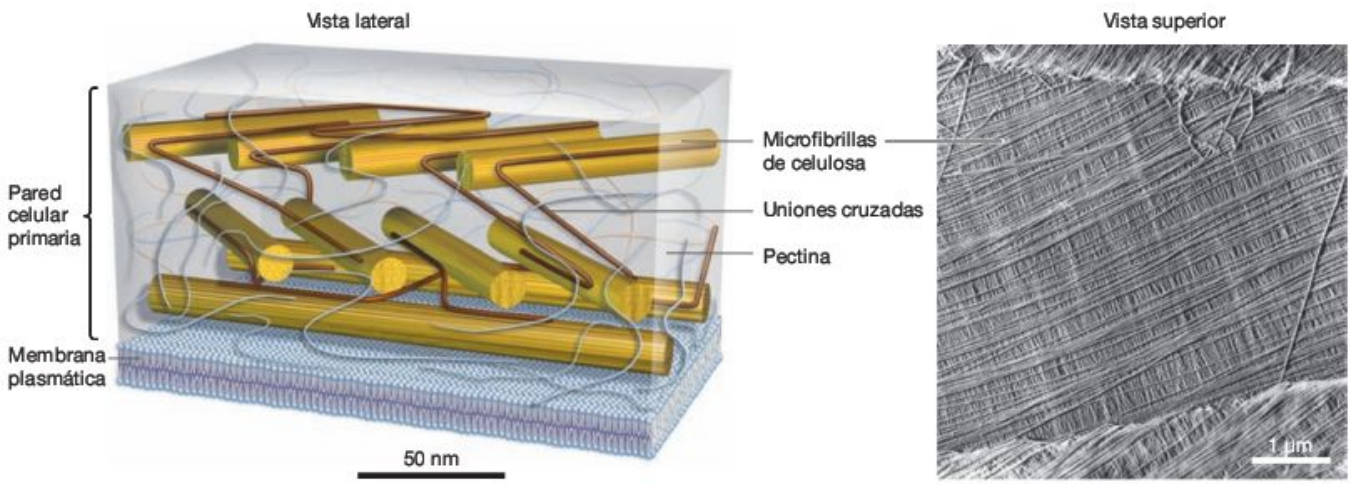


FIGURA 8.3 Las paredes celulares primarias de las plantas son compuestos de fibras. En la pared celular primaria vegetal, las microfibrillas de celulosa están entrecruzadas por cadenas de polisacáridos. Los espacios entre las microfibrillas están rellenos de moléculas de pectina, que forman un sólido gelatinoso.

dad de celulosa. En algunas especies, las paredes celulares secundarias de las células de soporte contienen una sustancia compleja y extraordinariamente dura llamada **lignina.** La lignina forma una red rígida excepcionalmente resistente y fuerte. Las células que forman la madera secretan una pared celular secundaria que contiene grandes cantidades de lignina. Las células con gruesas paredes celulares de celulosa y lignina ayudan a las plantas a resistir las fuerzas de la gravedad y el viento.

Las paredes celulares de las plantas también son dinámicas. Si resultan dañadas por el ataque de un insecto, pueden liberar moléculas señal que activan el refuerzo de las paredes en las células cercanas. Cuando una semilla germina (brota), las paredes de las células que almacenan aceites o almidón son degradadas activamente, liberando esos nutrientes a la planta en crecimiento. Las paredes celulares también se degradan de forma controlada a medida que los frutos maduran, reblandeciéndolos y haciéndolos más digeribles para los animales que dispersan las semillas del interior.

Aunque las células animales no producen pared celular, sí forman un compuesto de fibras por fuera de su membrana plasmática. ¿Qué es esta sustancia y qué hace?

La matriz extracelular en los animales

Prácticamente todas las células animales secretan un compuesto de fibras llamado **matriz extracelular (ECM).** El diseño de esta sustancia sigue los mismos principios observados en las paredes celulares de bacterias, arqueas, algas, hongos y plantas. Sin embargo, el componente fibroso de la ECM animal consiste en fibras proteicas en vez de filamentos de polisacáridos. La **Figura 8.4a** ilustra la proteína más abundante de la ECM: una molécula fibrosa, parecida a un cable, llamada **colágeno.** Como en las paredes celulares, la matriz que rodea al colágeno y los otros componentes fibrosos consiste en polisacáridos, en su mayor parte unidos a una proteína central. Pero como el colágeno y las otras proteínas habituales de la ECM son mucho más elásticos y plegables que la celulosa y la lignina, la estructura en su conjunto es relativamente flexible. La mayoría de los componentes de la ECM se sintetizan en el ER rugoso, se procesan en el aparato de Golgi y son secretados de la célula por exocitosis. No obstante, algunos de los polisacáridos unidos a proteínas que forman el material del compuesto son sintetizados por proteínas de la membrana.

La cantidad de ECM varía entre distintos tipos de células del mismo organismo. En hueso y cartílago, por ejemplo, el número de células es relativamente pequeño y la cantidad de ECM muy grande (**Figura 8.4b**). Las células cutáneas, en cambio, están empaquetadas con una mínima cantidad de ECM entre ellas. La composición de ECM también varía entre los tipos celulares. Por ejemplo, la ECM de las células pulmonares contiene grandes cantidades de una proteína gomosa llamada elastina, que permite a la ECM expandirse y contraerse en los movimientos respiratorios. La estructura de la ECM de una célula se correlaciona con la función de esa célula.

En cualquier lugar del organismo, una de las funciones más importantes de la ECM es proporcionar soporte estructural, un tema común a los materiales extracelulares presentes en otros organismos. La ECM proporciona soporte porque la

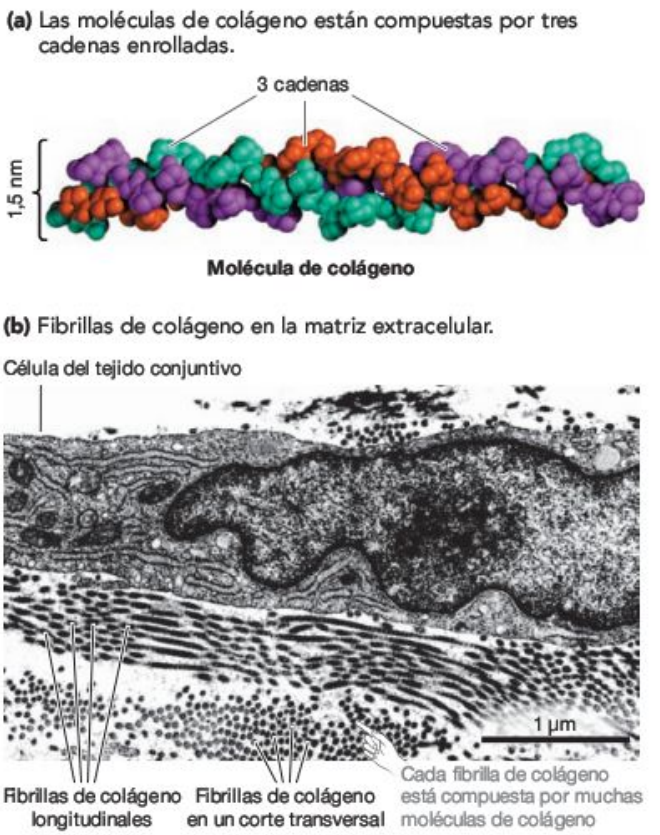


FIGURA 8.4 La matriz extracelular es un compuesto de fibras. **(a)** Aunque en la ECM de células animales están presentes varios tipos de proteínas fibrosas, la más abundante es el colágeno. Grupos de moléculas de colágeno se unen para formar microfibrillas de colágeno, y haces de microfibrillas se fusionan para formar fibras de colágeno. **(b)** Corte transversal de ECM de cartílago de mono, que muestra una célula rodeada de abundante ECM. Los espacios entre las fibras de colágeno están rellenos con polisacáridos gelatinosos.

PREGUNTA En la parte (b), las fibrillas de colágeno aparecen longitudinales y cortadas de través. ¿Cómo se relaciona esta observación con el diagrama de la parte (a) de la Figura 8.3?

combinación de filamentos proteicos y el gel de polisacáridos circundante crea una fuerte capa externa, y porque las proteínas transmembranarias «agarran» las proteínas de la ECM. Como muestra la **Figura 8.5,** los filamentos de actina del citoesqueleto están conectados con unas proteínas transmembranarias llamadas **integrinas.** Estas se unen a las proteínas más próximas en la ECM, llamadas **fibronectinas,** que a su vez se unen a las fibras de colágeno. Esta unión directa entre el citoesqueleto y la ECM es crucial. Además de mantener en su lugar a las células individuales, ayuda a las células adyacentes a adherirse entre sí gracias a su conexión común con la ECM.

La unión entre citoesqueleto y ECM también es importante en el cáncer. Cuando se pierde la conexión célula-ECM (por mecanismos mal conocidos), las células que están creciendo de forma descontrolada pueden salir del lugar del tumor y empezar a migrar por todo el organismo. Eventualmente esas células se asientan en otra región del cuerpo y germinan la formación

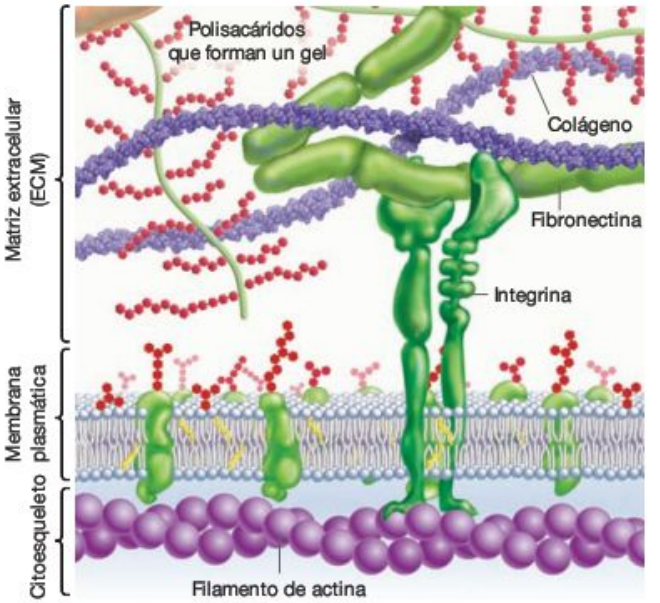


FIGURA 8.5 La matriz extracelular conecta con el citoesqueleto.

EJERCICIO Rodea las conexiones físicas directas entre filamentos de actina, integrinas, fibronectina y fibras de colágeno.

de nuevos tumores. Esto aumenta la gravedad de la enfermedad, porque las células cancerosas empiezan a crecer en muchos sitios en vez de solo en uno. El **Cuadro 8.1** detalla otros tipos de enfermedades que resultan del fracaso de la ECM.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La mayoría de las células secreta una capa de material estructural que endurece la célula y ayuda a definir su forma. El material extracelular suele ser un compuesto de fibras: una combinación de filamentos entrecruzados rodeada de una sustancia fundamental.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un diagrama de la estructura general de un compuesto de fibras.
2) Establecer las semejanzas y diferencias entre la composición molecular de una pared celular vegetal y la EMC de las células animales.

8.2 ¿Cómo se conectan y comunican las células adyacentes?

Para conocer completamente una célula, es importante contemplarla como un ente social. Las células interaccionan continuamente con otras células. Esto es cierto incluso en los organismos unicelulares, que habitualmente viven en hábitats llenos de otras especies unicelulares. Por ejemplo, las 500 es-

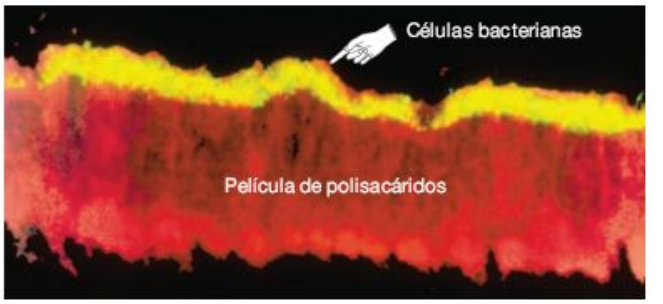


FIGURA 8.6 Grupos de organismos unicelulares pueden secretar películas orgánicas. La banda amarilla consiste en células de *Pseudomona aeruginosa,* una bacteria común del suelo que también causa infecciones en pacientes con fibrosis quística. La capa roja es una película orgánica secretada por las células que las ayuda a adherirse al sustrato.

pecies de bacterias y arqueas que viven en tu boca compiten entre sí por el espacio y los nutrientes. Al igual que muchos otros procariotas que están adaptados para vivir en una superficie sólida, ciertas bacterias orales secretan una sustancia dura, rica en polisacáridos, que se acumula en el exterior de sus paredes celulares. Esta sustancia crea una película orgánica que recubre las células y las une a superficies. Las películas formadas en la boca se llaman placa dental, y contienen varias especies. En algunos casos, la formación de esa película es realmente un producto de la cooperación entre miembros de la misma especie. Cuando las bacterias *Pseudomona aeruginosa* se establecen en una célula pulmonar, por ejemplo, secretan una molécula señal que recluta a otras *P. aeruginosa* al mismo lugar. Entonces, las células secretan colectivamente una película orgánica que las une a la superficie del pulmón y las protege del ataque de las células del sistema inmunitario y de los antibióticos (**Figura 8.6**).

Aunque las especies unicelulares pueden vivir cerca de otras y comunicarse, no suelen establecer contacto físico. Los contactos físicos entre células son la base de la **pluricelularidad** (**Figura 8.7**). Los billones de células que componen un rosal, una seta o un gorila de montaña deben mantenerse unidos de algún modo. Y como las células de especies pluricelulares están especializadas en actividades concretas, las células deben comunicarse entre sí para funcionar como un todo integrado. Es lógico, entonces, que las células de rosas, hongos y gorilas se organicen en unidades funcionales llamadas tejidos. Los **tejidos** consisten en grupos de células similares que realizan una función similar. En tu cuerpo, las células musculares individuales están agrupadas en el tejido muscular que se contrae y relaja para hacer posible el movimiento. Varios tejidos, a su vez, se unen para formar las estructuras integradas llamadas **órganos.** Los órganos realizan funciones especializadas como reproducción, digestión y soporte. Las flores, las raíces y los tallos son órganos; las gónadas, el intestino delgado y los huesos también son órganos.

Una mirada a la filogenia en la **Figura 8.8** debería convencerte de que la pluricelularidad ha evolucionado muchas veces, en distintos grupos independientes. (Si necesitas ayuda para interpretar este árbol, consulta **BioHabilidades 2**). Según

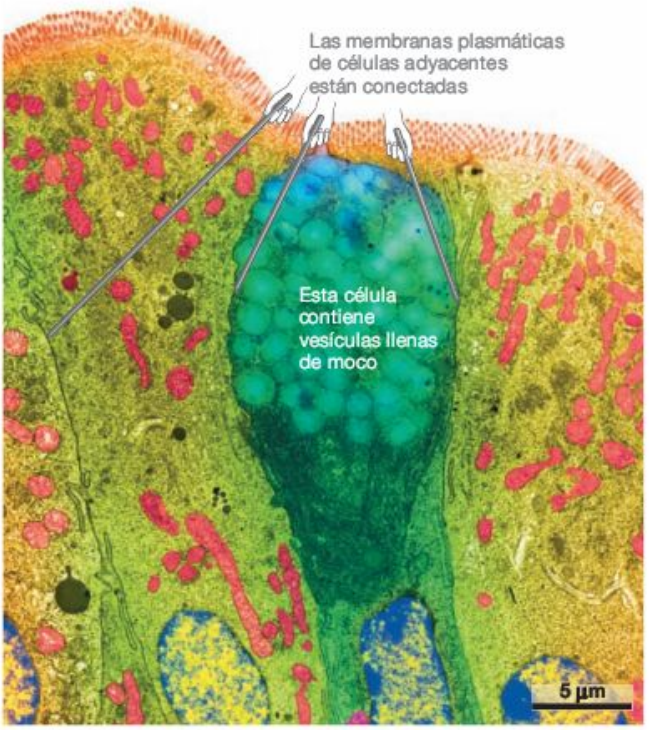


FIGURA 8.7 En organismos pluricelulares, las células están conectadas. Corte transversal de células que recubren el intestino delgado. Observa que las células están conectadas físicamente y que incluso células adyacentes pueden tener distintas estructuras y funciones. La célula del medio secreta moco que neutraliza el ácido del estómago. Las secreciones de las células de la izquierda y derecha colaboran en la digestión.

estas observaciones, es lógico predecir que las algas marrones, las plantas terrestres, los animales y otros grupos pluricelulares no comparten los mismos tipos de conexiones intercelulares (literalmente, «entre células») ni mecanismos de comunicación. En vez de heredar las mismas estructuras y procesos para las interacciones intercelulares de un ancestro común que fuera pluricelular, en cada grupo pluricelular la organización de tejidos y órganos evolucionó de forma independiente.

Muchas de las estructuras responsables de la adhesión y la comunicación intercelular en esos grupos se describieron por primera vez en la década de 1950, cuando la microscopia electrónica de transmisión posibilitó el examen de tejidos con grandes aumentos. En las décadas siguientes, los investigadores hicieron interesantes progresos respecto al conocimiento de la naturaleza molecular de las uniones y aperturas intercelulares. Se comenzará con las estructuras que unen físicamente células adyacentes entre sí, y después las aperturas que permiten a las células cercanas intercambiar materiales e información.

Uniones intercelulares

Las estructuras que mantienen unidas a las células varían en los organismos pluricelulares. Para ilustrar esta diversidad, considera las conexiones intercelulares observadas en los grupos de organismos mejor estudiados: plantas y animales. La microscopia electrónica de transmisión mostró que una capa diferente de material une a las células vegetales (véase una introducción a la microscopia electrónica en **BioHabilidades 8**). Esta misma herramienta permitió a los científicos examinar la estructura de los puntos de unión intercelulares en células animales.

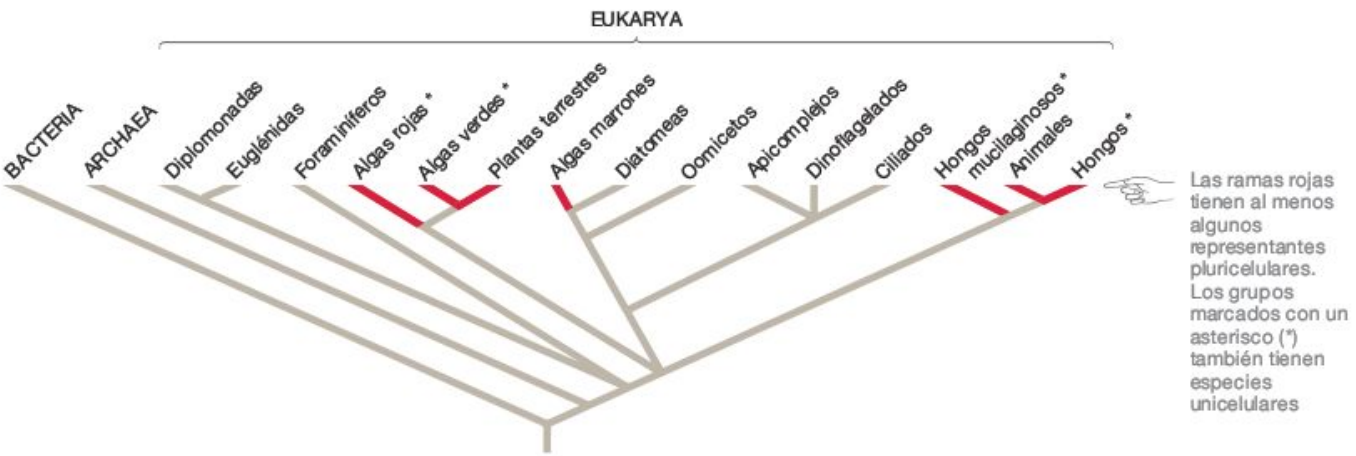


FIGURA 8.8 La pluricelularidad ha evolucionado muchas veces. Filogenia de eucariotas, con los linajes donde existen formas pluricelulares. De acuerdo con estos datos, los biólogos concluyen que la pluricelularidad evolucionó muchas veces, de forma independiente.

EJERCICIO Imagina que la pluricelularidad solo surgió una vez. Si esta hipótesis es correcta, pon una marca en el árbol para indicar dónde evolucionó la pluricelularidad.

PREGUNTA ¿Por qué es más lógico deducir que la pluricelularidad surgió muchas veces, en vez de solo una?

El espacio extracelular entre células vegetales adyacentes contiene tres capas (**Figura 8.9**). Las paredes celulares primarias son como el pan de un bocadillo cuyo relleno es una capa central llamada lámina media, que consiste básicamente en pectinas gelatinosas. Como esta capa gelatinosa se continúa con las paredes celulares primarias de las células adyacentes, sirve para pegar una a la otra. Las dos paredes celulares son las rebanadas de pan; la lámina media es el relleno. Si las enzimas degradan la lámina media, como sucede cuando se desprenden los pétalos de flores y las hojas, las células circundantes se separan.

En muchos tejidos animales, las integrinas conectan el citoesqueleto de cada célula a la matriz extracelular (véase la Sección 8.1). Una capa de polisacáridos gelatinosos, similar a la lámina media, discurre entre células animales adyacentes, de modo que las conexiones citoesqueleto-ECM ayudan a mantener unidas a las células animales individuales. Además, en ciertos tejidos animales, el pegamento de polisacáridos está reforzado con proteínas parecidas a cables que atraviesan la ECM para conectar células adyacentes. Estas estructuras son especialmente importantes en los **epitelios,** tejidos que forman superficies externas e internas. Las células epiteliales forman capas que separan órganos y otras estructuras. Estas capas epiteliales deben estar selladas para impedir la mezcla de soluciones de órganos o estructuras adyacentes. En epitelios y otros tejidos existen distintas estructuras de unión intercelulares. En este punto, sin embargo, solo se analizarán dos de ellas: uniones estrechas y desmosomas.

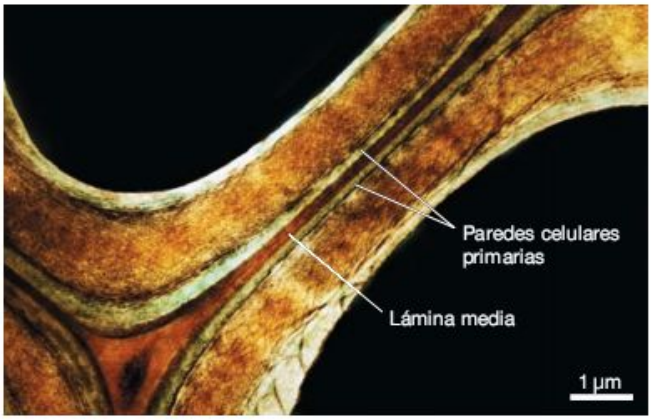


FIGURA 8.9 La lámina media conecta células vegetales adyacentes. La lámina media contiene polisacáridos gelatinosos llamados pectinas.

Uniones estrechas La microfotografía electrónica de la **Figura 8.10a** muestra una sección transversal de células epiteliales unidas por uniones estrechas. Una **unión estrecha** es un vínculo entre dos células compuesto por proteínas especializadas de las membranas plasmáticas de células animales adyacentes. Como indica el dibujo de la **Figura 8.10b,** estas proteínas se alinean y se unen entre sí. La estructura resultante recuerda a una colcha hecha de retazos, con las proteínas haciendo de costuras.

Como las uniones estrechas forman un sello impermeable, este tipo de unión es frecuente en células que forman barreras, como las células que recubren el estómago y los intestinos. Allí, impiden que los iones y las moléculas del contenido digestivo se filtren entre las células gástricas o intestinales, y desde allí se difundan al resto del organismo. En cambio, solo entran en las células nutrientes seleccionados. Estos iones y moléculas entran mediante proteínas de transporte y canales especializados de la membrana plasmática.

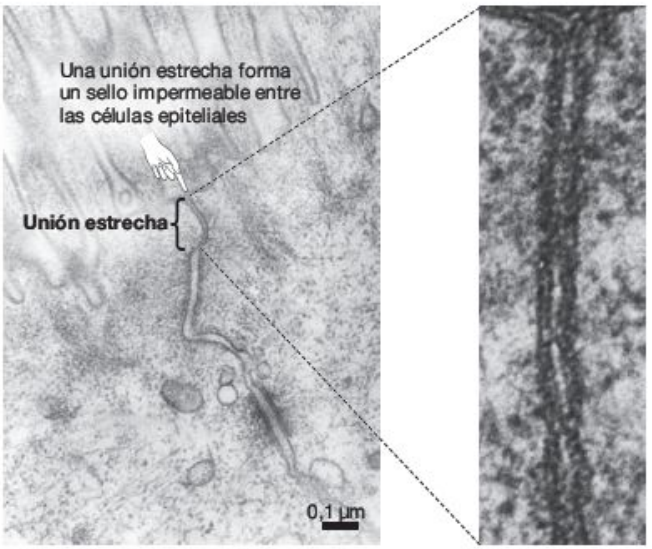
CUADRO 8.1 ¿Qué sucede cuando la matriz extracelular es defectuosa?

Las alteraciones de la ECM tienen consecuencias graves. Consideremos, por ejemplo, los efectos de la rotura del colágeno. Uno de los componentes más frecuentes del colágeno es el aminoácido prolina. Cuando las fibras de colágeno empiezan a ensamblarse en la ECM, muchos de los residuos de prolina participan en una reacción que forma hidroxiprolina. Esta reacción depende del ácido ascórbico, también llamado vitamina C. Si la vitamina C falta en la dieta, la formación de hidroxiprolina se enlentece y las fibras de colágeno empiezan a debilitarse o desintegrarse. La ECM que rodea a los capilares (los vasos sanguíneos más pequeños del organismo) es especialmente sensible a este problema. Cuando se debilitan las fibras de colágeno de la ECM de las células capilares, la estructura global empieza a perder su integridad. Las células sanguíneas comienzan a salir, formando hematomas. Si continúa el déficit de vitamina C, los capilares se debilitan hasta el punto de que se producen sangrados internos masivos. El resultado es una enfermedad, potencialmente letal, llamada escorbuto. El escorbuto se cura fácilmente comiendo cítricos y otros alimentos ricos en vitamina C.

La piel también es sensible a las lesiones del colágeno. Las células de la piel están dispuestas en capas sobre una gruesa ECM, rica en colágeno, llamada **lámina basal.** En respuesta a la luz solar intensa, las células cutáneas producen y secretan la enzima metaloproteinasa-1, que hace que las fibras de colágeno se rompan. Como resultado, las personas que trabajan mucho tiempo expuestos a luz solar intensa, o que cultivan un bronceado perpetuo, sufrirán casi con total certeza el fotoenvejecimiento: cambios en la piel provocados por la pérdida de colágeno.

Las alteraciones de otros componentes de la ECM también pueden causar problemas. El síndrome de Marfan aparece cuando un defecto genético impide que las personas produzcan la variante normal de la proteína fibrilina. Junto con la elastina, la fibrilina es un componente crucial de las fibras elásticas de la ECM. Las personas con síndrome de Marfan generalmente tienen unos dedos excepcionalmente largos y son extraordinariamente altos y delgados. También pueden sufrir graves problemas cardiacos. Los investigadores biomédicos han propuesto que Abraham Lincoln podría haber padecido el síndrome de Marfan.

(a) Microfotografía electrónica de una unión estrecha.



(b) Representación tridimensional de una unión estrecha.

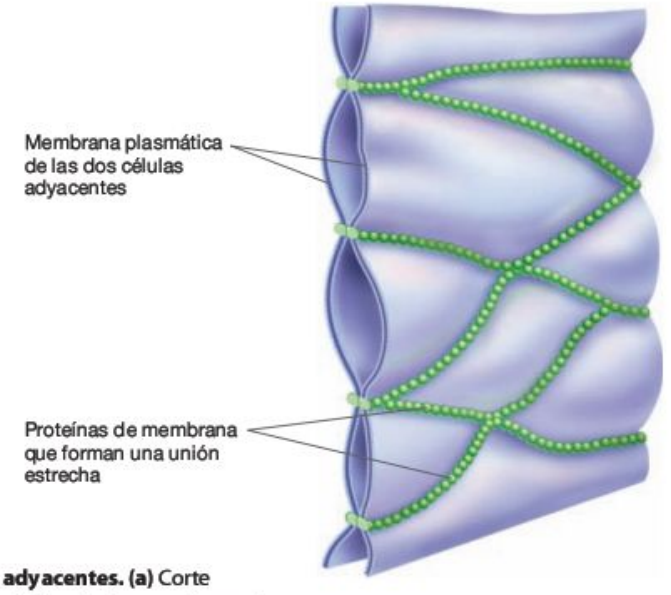


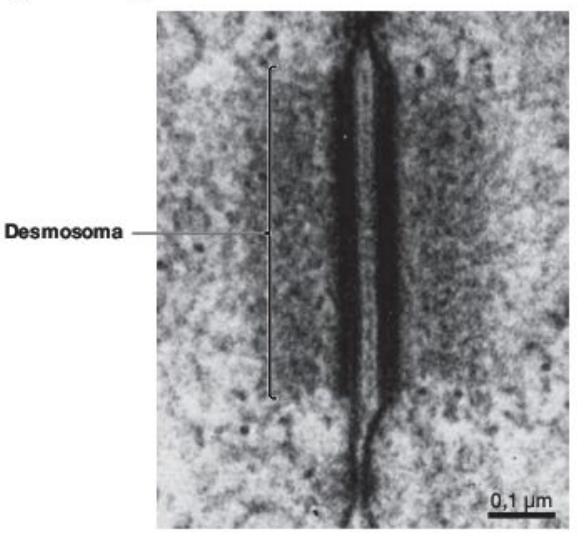
FIGURA 8.10 En animales, las uniones estrechas pueden sellar células adyacentes. **(a)** Corte transversal de células adyacentes ligadas por una unión estrecha. **(b)** Las proteínas de las membranas de las dos células están dispuestas como en una colcha hecha de retazos y se unen entre sí para formar la unión.

EJERCICIO Une las estructuras de la parte (a) con los nombres de la parte (b).

Aunque las uniones estrechas son herméticas, también son variables y dinámicas. Por ejemplo, las uniones estrechas de las células que recubren la vejiga urinaria son mucho más estrechas que las de las células que recubren el intestino delgado, porque están compuestas por proteínas diferentes. Como resultado, pequeños iones pueden atravesar la superficie del intestino delgado mucho más fácilmente que la superficie de la vejiga, colaborando así para absorber iones de los alimentos y eliminarlos por la orina. Las estructuras son dinámicas porque pueden aflojarse en algunos casos para permitir más transporte entre las células epiteliales, por ejemplo, en el intestino delgado después de comer, y después «reapretarse».

Desmosomas La **Figura 8.11a** ilustra otro tipo de conexión intercelular presente en animales: los desmosomas. Los **desmosomas** son uniones intercelulares especialmente frecuentes en

(a) Microfotografía de un desmosoma.



(b) Vista tridimensional de un desmosoma.

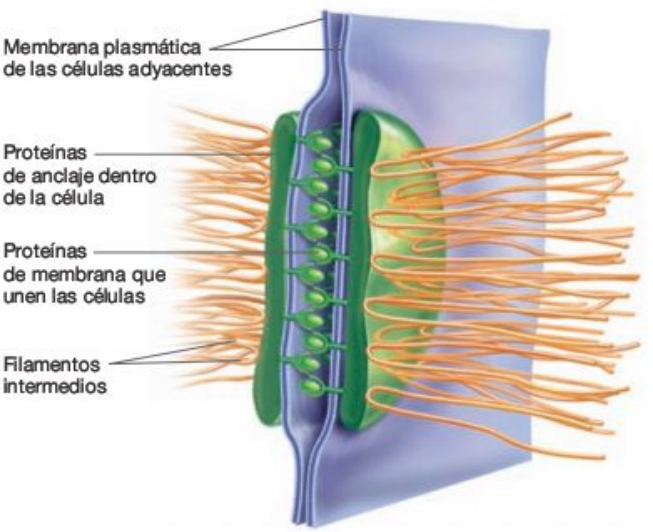


FIGURA 8.11 Las células animales adyacentes están unidas por desmosomas, que unen los citoesqueletos. **(a)** Corte transversal de un desmosoma, que muestra las conexiones entre células adyacentes y los filamentos intermedios que unen el desmosoma a los citoesqueletos de las dos células. **(b)** Componentes básicos de los demosomas.

EJERCICIO Une las estructuras de la parte (a) con los nombres de la parte (b).

EJERCICIO Señala el desmosoma de la Figura 8.10a, microfotografía izquierda.

células epiteliales y ciertos tipos de células musculares. La estructura y la función del desmosoma son análogas a las de los remaches que unen láminas de metal. Sin embargo, como indica la **Figura 8.11b,** los desmosomas son conexiones extremadamente sofisticadas. En su centro tienen proteínas que forman un vínculo físico entre los citoesqueletos de las células adyacentes. Además de unirse entre sí, estas proteínas se unen a otras proteínas más grandes que anclan los filamentos intermedios en los citoesqueletos de las dos células. De este modo, los desmosomas unen los citoesqueletos de dos células adyacentes.

No obstante, las proteínas que forman los desmosomas pueden participar en la unión entre células animales mucho antes de que el desmosoma esté completo. Al principio del desarrollo de un animal, los primeros tejidos de un embrión se forman cuando células seleccionadas empiezan a adherirse unas a otras. Los desmosomas maduros y tejidos y órganos adultos se forman mucho después. ¿Qué proteínas participan en estos tipos tan básicos de adhesión intercelular, al principio del desarrollo?

Adhesión selectiva Mucho antes de que las microfotografías electrónicas revelaran la presencia de los desmosomas, los biólogos se dieron cuenta de que algún tipo de molécula debía unir entre sí las células animales. Este conocimiento derivó de experimentos realizados en células de esponjas al inicio del siglo XX. Las esponjas son animales acuáticos, y la especie de esponja utilizada en ese estudio consiste en solo dos tipos básicos de células. Cuando un biólogo trataba esponjas adultas con sustancias químicas que hacían que las células se disociaran de otras células y se separaran, el resultado era una masa indefinida de células individuales no conectadas entre sí. Pero cuando se restauraban las condiciones químicas normales, las células empezaban gradualmente a moverse y unirse a otras células. Con el tiempo, las células de cada tipo se combinaban y agregaban, porque se adherían a células del mismo tipo de tejido. Este fenómeno se llamó después **adhesión selectiva.** En este experimento, las células finalmente formaban de nuevo esponjas adultas completas y funcionales.

En un experimento incluso más espectacular, el investigador disoció las células de esponjas adultas de dos especies de esponjas con diferentes pigmentos y las mezcló al azar en una placa de cultivo. Como muestra la **Figura 8.12,** las células finalmente se seleccionaron a sí mismas en dos agregados diferentes, cada uno de los cuales contenía células de una única especie y de un único tipo celular. Estos resultados implicaban que las células tenían algún modo de unirse físicamente entre sí y que la unión era específica para la especie y el tipo celular implicado. De acuerdo con estas observaciones, los investigadores propusieron que debía existir algún tipo de molécula en la superficie de las células animales que se una solo a las células de la misma especie y tipo celular o tisular.

El descubrimiento de las cadherinas ¿Cuál es la base molecular de la adhesión selectiva? La hipótesis inicial, propuesta en la década de 1970, era que podrían estar implicadas ciertas proteínas de membrana. La idea era que si distintos tipos de células producen distintos tipos de proteínas de adhesión en sus membranas, las moléculas podrían interaccionar de un modo que las células del mismo tipo se unieran unas a otras.

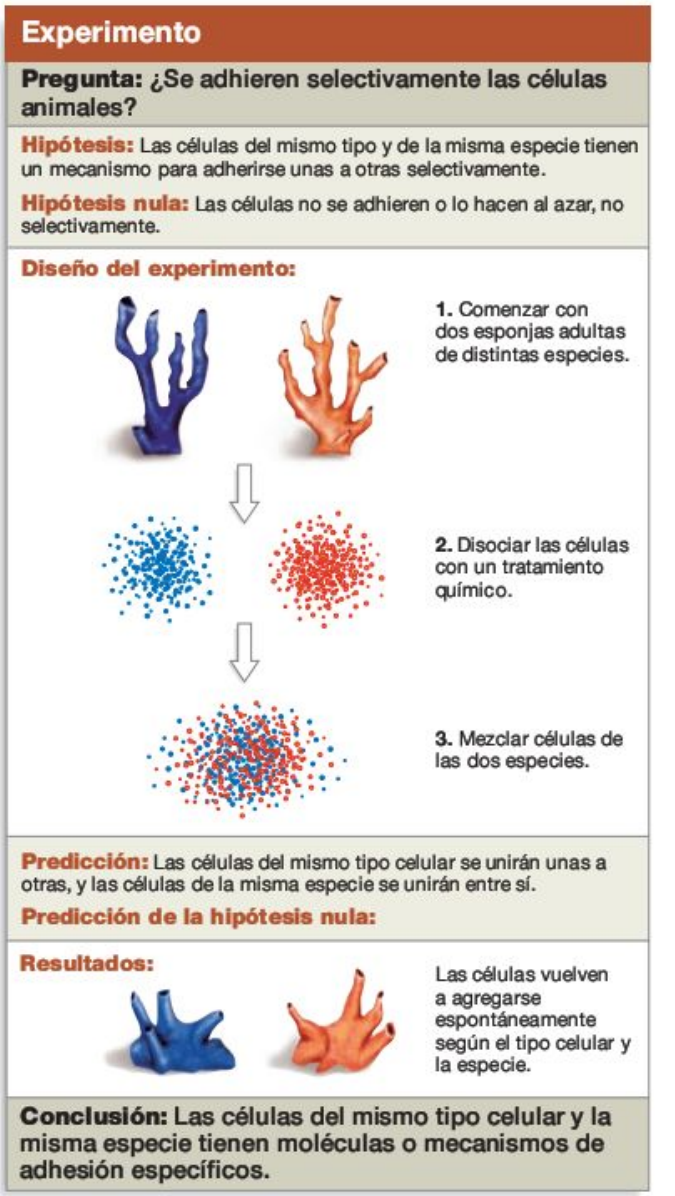


FIGURA 8.12 ¿Se adhieren selectivamente las células animales?

EJERCICIO Rellena la predicción de la hipótesis nula en el espacio proporcionado.

Esta hipótesis se puso a prueba con experimentos que contaron con unas moléculas llamadas anticuerpos. Un **anticuerpo** es una proteína que se une específicamente a una sección de otra proteína. Como se unen a ciertas proteínas tan específicamente, se pueden emplear anticuerpos para bloquear ciertos fragmentos proteicos o marcar proteínas para que puedan verse. Para comprobar la hipótesis de que la adhesión intercelular tiene lugar mediante interacciones entre proteínas de membrana, los investigadores siguieron esta estrategia (**Figura 8.13**):

1. Aislar las proteínas de membrana de un cierto tipo celular. Crear preparados puros de cada proteína.
2. Inyectar una de las proteínas de membrana a un conejo. Las células del sistema inmunitario del conejo responden

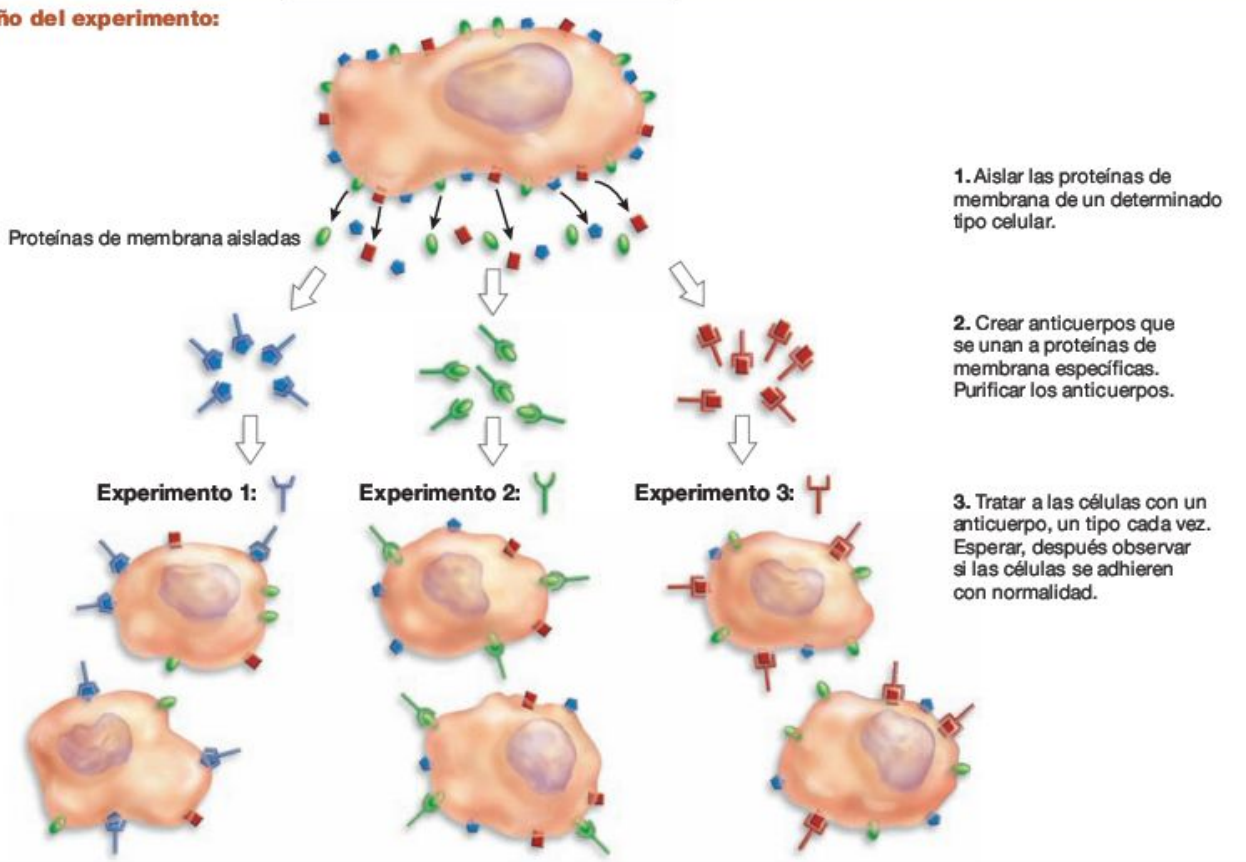
Experimento

Pregunta: ¿Tienen las células animales proteínas de adhesión en su superficie?

Hipótesis: La adhesión selectiva se debe a proteínas de membrana específicas.

Hipótesis nula: La adhesión selectiva no se debe a proteínas de membrana específicas.

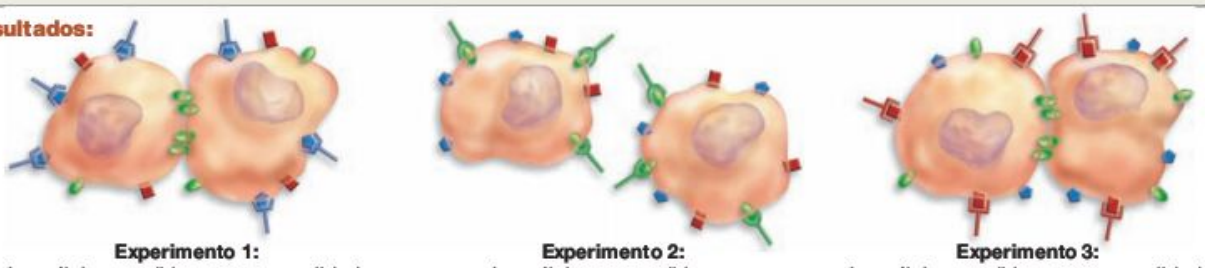
Diseño del experimento:



Predicción:

Predicción de la hipótesis nula:

Resultados:



Experimento 1:
Las células se adhieren con normalidad.

Experimento 2:
Las células no se adhieren.

Experimento 3:
Las células se adhieren con normalidad.

Conclusión: La proteína bloqueada en el Experimento 2 (llamada cadherina) participa en la adhesión intercelular.

FIGURA 8.13 ¿Tienen las células animales proteínas de adhesión en su superficie?

EJERCICIO Rellena las predicciones de las hipótesis.

creando anticuerpos contra la proteína de membrana. Purificar los anticuerpos que se unen estrechamente a la proteína de membrana inyectada. Repetir este procedimiento con las otras proteínas de membrana aisladas. Obtener así un gran conjunto de anticuerpos, cada uno de los cuales se une específicamente a un tipo (y solo a uno) de proteína de membrana.

3. Añadir un tipo de anticuerpo a la mezcla de células disociadas. Observar si las células son capaces de volver a agregarse normalmente. Repetir este experimento con los otros anticuerpos, un tipo cada vez (en la Figura 8.13 se muestran tres anticuerpos diferentes, de modo que se necesitan tres tratamientos experimentales).
4. Si el tratamiento con un anticuerpo concreto impide que las células se unan, el anticuerpo probablemente estará unido a una proteína de adhesión. La hipótesis es que la interacción entre anticuerpo y proteína de adhesión bloquea la proteína de adhesión y la impide funcionar bien. En efecto, el anticuerpo «se da la mano» con la proteína de adhesión, lo que impide a la proteína de adhesión «darse la mano» con otras proteínas de adhesión para unir las células.

Basándose en estudios como este, los investigadores han identificado varios grupos principales de proteínas de adhesión celular. Las moléculas de los desmosomas pertenecen a un grupo que fue llamado **cadherinas.** Investigaciones posteriores han demostrado que cada tipo celular básico del organismo tiene un tipo distinto de cadherina en su membrana plasmática, y cada tipo de cadherina solo se puede unir a cadherinas del mismo tipo. De este modo, las células del mismo tipo de tejido se unen específicamente unas a otras.

En resumen: las células animales se unen unas a otras de forma selectiva porque distintos tipos de proteínas de adhesión celular pueden unir y remachar ciertas células. Las cadherinas constituyen la base física de la adhesión selectiva en muchas

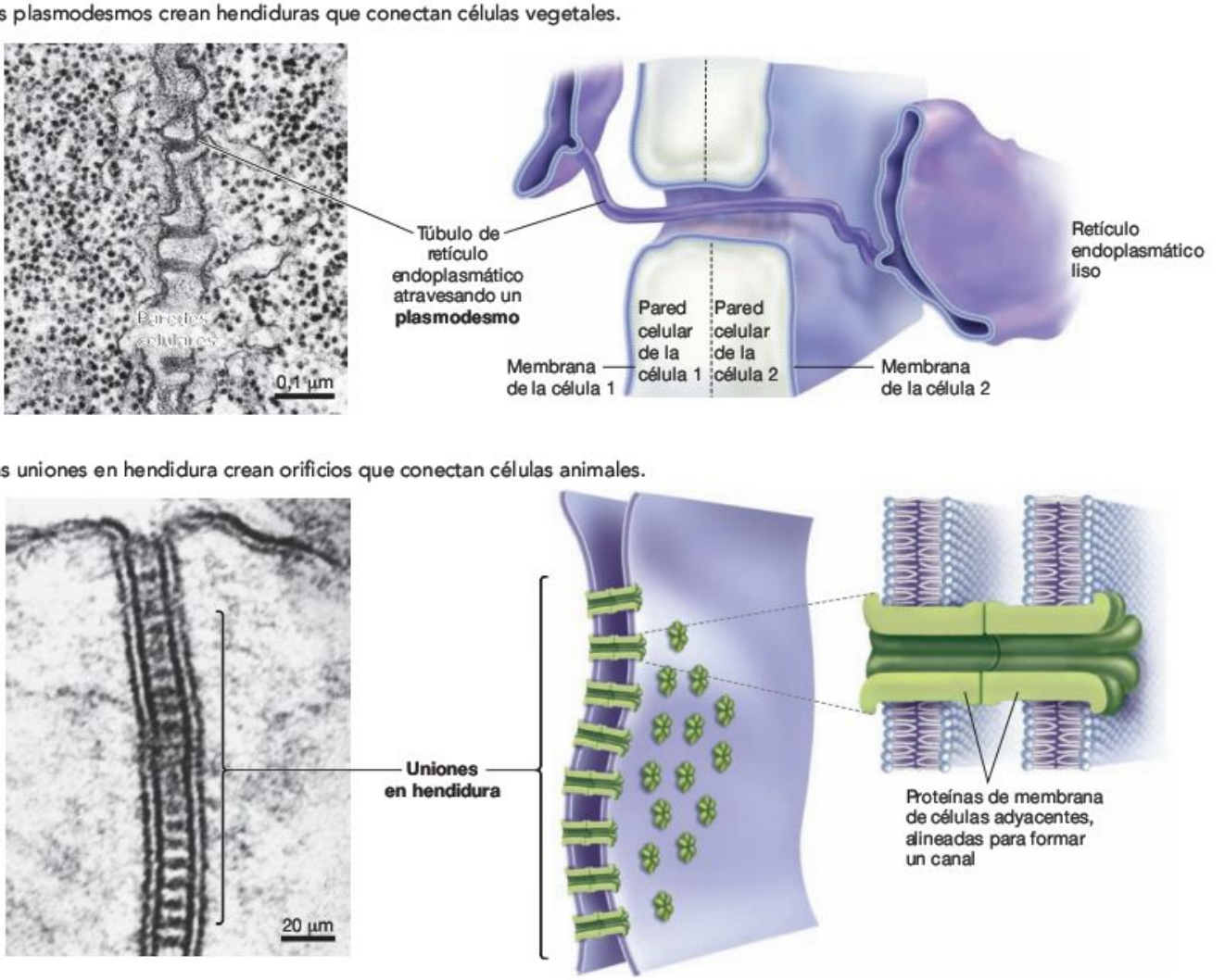


FIGURA 8.14 Las células adyacentes, vegetales y animales, se comunican directamente. (a) Los plasmodesmos son orificios en las membranas plasmáticas y paredes celulares de células vegetales adyacentes. Un túbulo de ER liso discurre a través del orificio. **(b)** Las uniones en hendidura son conjuntos de orificios recubiertos por proteínas en las membranas de células animales adyacentes.

células y son un componente crucial de los desmosomas que unen células maduras. Si entiendes las uniones intercelulares, deberías ser capaz de predecir (1) si las moléculas pueden pasar entre células adyacentes a través de la lámina media y las uniones estrechas, y (2) qué pasaría si trataras células de un embrión de rana con una molécula que bloqueara una cadherina presente en el tejido muscular.

Orificios intercelulares

La presencia de una lámina media, una ECM continua, uniones estrechas, desmosomas y cadherinas une células adyacentes entre sí. ¿Cómo se comunican? En plantas y animales, las conexiones directas entre células del mismo tejido ayudan a las células a funcionar de forma coordinada. La primera pista surgió del análisis detallado de microfotografías electrónicas.

En las plantas, las hendiduras entre paredes celulares crean conexiones directas entre los citoplasmas de dos células adyacentes. En esas conexiones, llamadas **plasmodesmos,** la membrana plasmática y el citoplasma de las dos células son continuos. A través de esos orificios discurre el retículo endoplasmático (ER) liso (**Figura 8.14a**). Cada vez más datos indican que los plasmodesmos también contienen proteínas que regulan el paso de proteínas concretas, haciendo que las conexiones tengan una función similar al complejo del poro nuclear descrito en el Capítulo 7. Al menos algunas de las proteínas transportadas a través de los plasmodesmos participan en la coordinación de la actividad de células adyacentes. Los plasmodesmos son portales de comunicación.

En la mayoría de los tejidos animales, las células adyacentes están conectadas por estructuras llamadas **uniones en hendidura** *(gap junctions)*. La característica clave de estas uniones son las proteínas especializadas que crean canales entre las células (**Figura 8.14b**). Estos canales permiten que el agua, los iones y pequeñas moléculas como aminoácidos, azúcares y nucleótidos, pasen de una célula a otra. El flujo de pequeñas moléculas puede ayudar a las células adyacentes a comunicarse y coordinar su actividad al permitir el paso rápido de iones o moléculas reguladores. En las células musculares del corazón, por ejemplo, el flujo de iones a través de las uniones en hendidura funciona como una señal que coordina las contracciones. Sin esta comunicación intercelular, sería imposible el latido cardiaco normal.

De hecho, las células vegetales y animales adyacentes comparten la mayoría o todos los iones y las pequeñas moléculas de sus citoplasmas, pero retienen sus propias organelas, proteínas y ácidos nucleicos. La existencia de agujeros intercelulares hace posible que las células vecinas se comuniquen eficientemente. Un tejido puede actuar como un todo integrado si sus células están conectadas por hendiduras en su material extracelular y en sus membranas plasmáticas (**Figura 8.15**).

¿Cómo se comunican células más distantes de un organismo pluricelular? Por ejemplo, imagina que las células de una hoja de un arce están siendo atacadas por orugas, o que las células musculares de tu brazo están haciendo tanto ejercicio que empiezan a quedarse sin azúcar. ¿Cómo envían señales estas células a otros tejidos y órganos del cuerpo para que liberen los materiales que puedan ser necesarios para defenderse de las orugas o del agotamiento? La comunicación entre células lejanas es el objeto de estudio de la Sección 8.3.

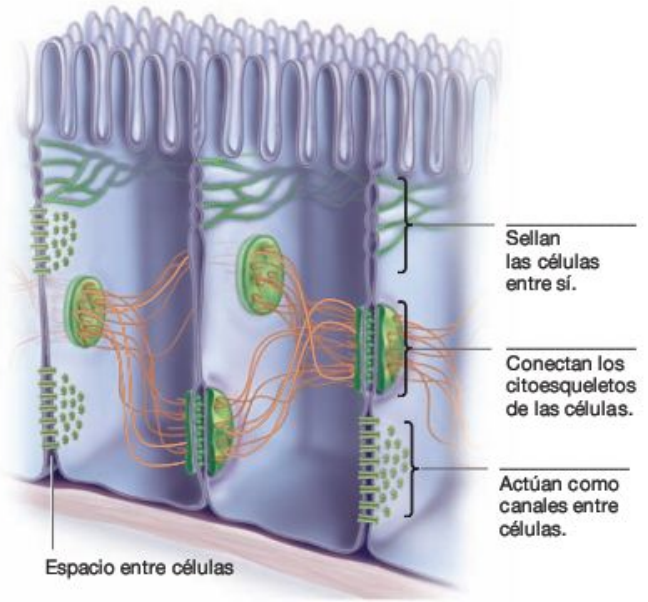


FIGURA 8.15 Variedad de estructuras involucradas la adhesión y comunicación entre células.

EJERCICIO Escribe en las rayas de la derecha el nombre de cada tipo de unión entre células.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En plantas y animales, las células adyacentes están conectadas físicamente y se comunican entre sí mediante aperturas en sus membranas plasmáticas.

Deberías ser capaz de...

1) Comparar y diferenciar la estructura y la función de la lámina media de las plantas y las uniones estrechas y desmosomas de los animales.
2) Describir la estructura y la función de los plasmodesmos y las uniones en hendidura.
3) Explicar el mecanismo molecular de la adhesión selectiva.

8.3 ¿Cómo se comunican las células lejanas?

Los seres humanos, las secuoyas y otros grandes organismos pluricelulares contienen billones de células, cientos de órganos diferentes, y docenas de tipos distintos de tejidos. Para que todas esas partes funcionen como un todo unido, hay que in-

tercambiar información. Como ejemplo, imagina que las células de tu cerebro captan que estás comenzando a deshidratarte. Las células cerebrales no pueden hacer mucho por el agua que pierdes al orinar, pero las células del riñón sí pueden. En respuesta a la deshidratación, ciertas células cerebrales envían una molécula señal que viaja hasta los riñones. La llegada de la señal cambia la actividad de las células que controlan la cantidad de agua excretada en la orina. La respuesta a la señal provoca que se pierda menos agua y se retenga más agua, un aspecto importante de la lucha contra la deshidratación.

Gracias a las señales a larga distancia se coordinan las actividades de células, tejidos y órganos en distintos lugares de un organismo pluricelular. De hecho, incluso mientras estás leyendo esto, moléculas con información acerca de las condiciones de todo tu organismo están viajando por la corriente sanguínea y alcanzando células de la cabeza a los pies.

¿Cómo reciben y responden las células esas señales que llegan de células lejanas? Se responderá a esta pregunta paso a paso, empezando con un resumen de la naturaleza de las señales químicas de largo recorrido.

Las hormonas son mensajeros de largo recorrido

Las señales intercelulares son mensajeros químicos. Existen varios tipos distintos de señales intercelulares, pero este punto está dedicado a las hormonas, las moléculas implicadas en la transmisión de señales a larga distancia. Una **hormona** es una molécula transportadora de información que es secretada desde una célula, circula por el organismo, y actúa en otra célula diana lejos de la célula original que envió la señal. Las hormonas suelen ser moléculas pequeñas y generalmente sus concentraciones son muy pequeñas. Aun así, tienen una gran influencia en la actividad de las células diana y de todo el organismo. Las hormonas son como un aroma fugaz o una frase susurrada de alguien que te atrae: una señal minúscula, pero que te hace enrojecer y que tu corazón lata más rápido.

Como indica la **Tabla 8.1,** las hormonas tienen muchos efectos. En humanos son las responsables de regular la mayoría de los aspectos de la química corporal y de activar la maduración sexual y la actividad sexual. En las plantas dirigen la mayoría de los aspectos del crecimiento y el desarrollo y movilizan las defensas contra ataques de insectos y otras amenazas.

La Tabla 8.1 también debería convencerte de que las hormonas tienen una estructura química muy variada. El punto más importante de la estructura de una hormona, sin embargo, no es si se trata de un gas o un péptido o glucoproteína, sino si es liposoluble. Los esteroides y otros tipos de hormonas liposolubles se difunden por la membrana plasmática y entran en el citoplasma de las células diana. Las hormonas hidrófilas, en cambio, no atraviesan la membrana plasmática. Esto es importante porque una hormona tiene que ser reconocida para ejercer su acción en la célula diana. ¿Dónde sucede este paso de reconocimiento y recepción: fuera o dentro de la célula?

TABLA **8.1** **Las hormonas tienen distintas estructuras y funciones**

Nombre de la hormona	Estructura química	Función de la señal
Etileno	C_2H_4 (gas)	Estimula la maduración de los frutos; regula el envejecimiento.
Insulina	Proteína, 51 aminoácidos	Estimula la captación de glucosa del torrente sanguíneo en animales.
Sistemina	Péptido, 18 aminoácidos	Estimula las defensas de las plantas frente a los herbívoros.
Estrógeno	Esteroide	Estimula el desarrollo de las características femeninas en animales.
Brasinoesteroides	Esteroide	Estimula la elongación de las células vegetales.
Prostaglandinas	Ácido graso modificado	Realizan varias funciones en las células animales.
Tiroxina (T4)	Aminoácido modificado	Regula el metabolismo en animales.
FSH	Glucoproteína	Estimula la maduración del óvulo y la producción de espermatozoides en animales.
Auxina	Pequeño compuesto orgánico	Señaliza cambios en el eje largo del cuerpo de las plantas.

Recepción de la señal

Las hormonas y otros tipos de señales intercelulares entregan su mensaje uniéndose a moléculas receptoras. Cuando la molécula que lleva el mensaje de «nos estamos deshidratando, conserva agua» alcanza los riñones, solo ciertas células responden porque solo ciertas células tienen el receptor adecuado. La presencia de un receptor adecuado dicta qué células podrán responder a una hormona concreta. Las células óseas y musculares no responden al mensaje de «conservar agua», porque no tienen un receptor para él.

La asociación entre señal y receptor plantea otro punto importante de las señales a larga distancia entre células. En muchos casos, las células de un amplio grupo de órganos y tejidos responden a la misma señal. Esto es posible porque todas tienen el receptor adecuado. Por ejemplo, si te sobresaltas por un ruido fuerte, las células de tus glándulas suprarrenales secretan una hormona que lleva este mensaje: «Prepárate para pelear o huir». En respuesta, aumenta la frecuencia cardiaca y respiratoria, y las células del hígado liberan azúcares que los músculos pueden emplear para hacer que te muevas rápidamente. Esta es la base de un «subidón de adrenalina». El corazón, los pulmones y las células hepáticas responden a la adrenalina porque tienen un receptor para esta. El mensaje global de este punto es que las señales de largo recorrido coordinan las actividades celulares por todo un organismo pluricelular.

Si los receptores son la clave de la respuesta celular, ¿cómo funcionan? Los **receptores de señales** son proteínas que cambian su conformación (es decir, su forma global) o su actividad al unirse a una molécula señal. Los receptores de señal que responden a las hormonas esteroideas están situados dentro de la célula, porque las hormonas esteroideas son liposolubles y, por tanto, se difunden fácilmente a través de la membrana plasmática. Pero casi todos los receptores de señal están situados en la membrana plasmática dado que la mayoría de las hormonas no es liposoluble. Independientemente de donde estén situados, es importante destacar otros dos aspectos de los receptores de señal:

- Los receptores son dinámicos. El número de receptores de una célula específica puede disminuir cuando se produce una estimulación hormonal intensa durante mucho tiempo. La capacidad de una molécula de receptor de unirse estrechamente a una hormona también puede disminuir en respuesta a la estimulación intensa. Como resultado, la sensibilidad de una célula a una hormona concreta puede cambiar con el tiempo.
- Los receptores pueden bloquearse. Los fármacos llamados betabloqueantes, por ejemplo, se unen a ciertos receptores de la hormona adrenalina (la adrenalina también se llama epinefrina). Cuando la adrenalina se une a sus receptores en las células cardiacas, estimula a esas células para contraerse. De modo que si un médico desea reducir la contracción de las células cardiacas con el fin de disminuir la frecuencia cardiaca y, por tanto, la presión arterial, es probable que prescriba un betabloqueante.

No obstante, la característica más importante y global de los receptores de señal es que su conformación física cambia cuando se unen a una hormona. Éste es un paso crítico en las señales intercelulares. El cambio de estructura del receptor significa que se ha recibido la señal. Es como apretar el botón de encendido. ¿Qué pasa después?

Procesamiento de la señal

Una vez que una célula recibe una señal, algo tiene que suceder para iniciar la respuesta celular. En algunos casos, ese «algo» sucede directamente. Por ejemplo, hormonas esteroideas como la testosterona y los estrógenos se difunden por la membrana plasmática y llegan al citoplasma, donde se unen a una proteína receptora. El complejo hormona-receptor se transporta entonces al núcleo, donde activa cambios en los genes expresados en la célula (**Figura 8.16**). Al inicio del desarrollo humano, la llegada de testosterona a ciertas células provoca la expresión de genes que activan el desarrollo de los órganos reproductivos masculinos (en ausencia de testosterona, se desarrollan órganos reproductivos femeninos). En una etapa posterior de la vida, una oleada de testosterona activa los cambios asociados a la pubertad en los chicos, mientras que la llegada de moléculas de estrógenos estimula el desarrollo de las características femeninas adultas en las chicas.

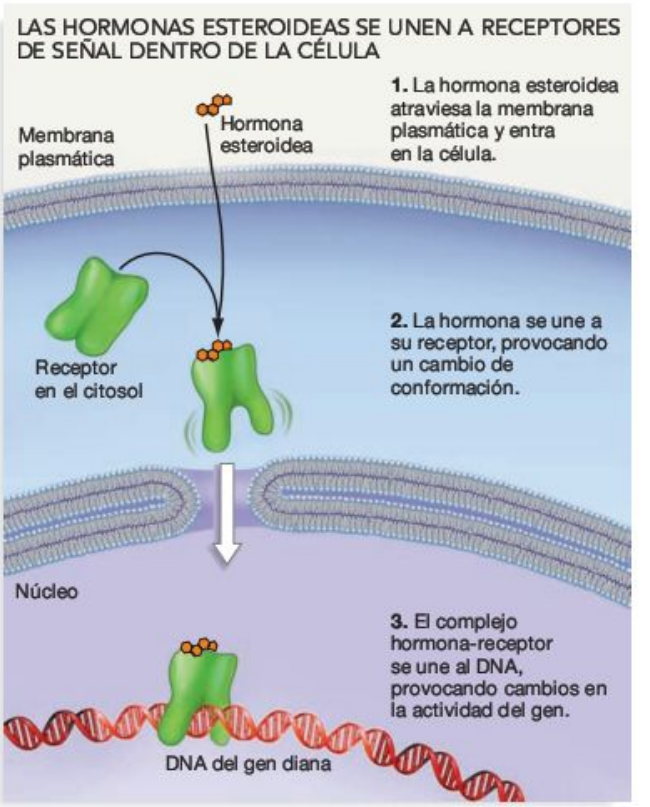


FIGURA 8.16 Algunas señales intercelulares entran en la célula y se unen a receptores del citoplasma. Como son lípidos, las hormonas esteroideas pueden atravesar la membrana plasmática y unirse a receptores de la señal dentro de la célula. El complejo hormona-receptor se transporta al núcleo y se une a genes, modificando su actividad.

El mensaje global de este punto es qué cuando las hormonas liposolubles se unen a receptores situados dentro de la célula, suelen producir directamente un cambio en la actividad de esa célula. El cambio en la actividad puede suponer que ciertos tipos de genes se activen o inactiven, o que determinadas bombas de la membrana plasmática se estimulen. En todo caso, el complejo hormona-receptor activa directamente el cambio uniéndose a los genes o a las bombas.

Los efectos de las hormonas que *no pueden* difundirse por la membrana plasmática y entrar en el citoplasma no son tan directos. No es posible que las hormonas que se unen a receptores de la membrana plasmática cambien directamente la actividad de bombas, genes o de otras moléculas y estructuras dentro de la célula. En cambio, la señal que llega a la superficie celular tiene que convertirse en una señal intracelular. La llamada a la puerta tiene que contestarse desde dentro. Así pues, la llegada de una hormona a la superficie celular activa la **transducción de la señal,** conversión de la señal de una forma a otra. A continuación sigue una larga y a menudo compleja serie de pasos, llamados conjuntamente «vía de transducción de la señal».

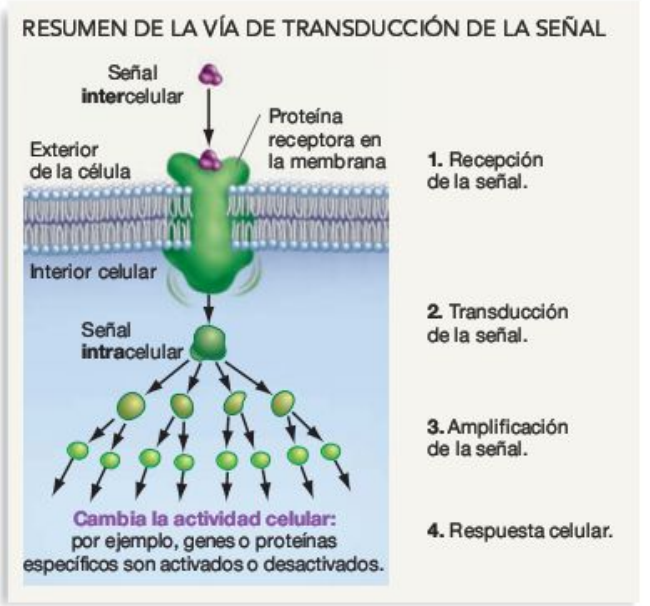


FIGURA 8.17 La transducción de la señal convierte una señal intercelular en una señal intracelular. La transducción de la señal es un proceso con varios pasos.

PREGUNTA ¿Qué significan las raíces léxicas inter- e intra-?

La transducción de señales es algo común en la vida diaria. Por ejemplo, los mensajes de correo electrónico que recibes se transmiten de un ordenador a otro por cables o transmisiones inalámbricas. Estos tipos de señales electrónicas o electromagnéticas pueden transmitirse eficazmente a grandes distancias. Pero para ti no tienen sentido. El *software* de tu ordenador tiene que convertir las señales (transducción) en letras y palabras en la pantalla, en algo que puedas entender y responder. Si tienes un reproductor de música portátil, las canciones codificadas como «unos» y «ceros» se convierten a ondas de sonido que escuchas. Leer los unos y los ceros directamente no tendría ningún sentido.

Las vías de transducción de la señal funcionan del mismo modo. En una célula, la transducción de la señal convierte una señal extracelular en una señal intracelular (**Figura 8.17**). Como en la transmisión de un correo electrónico, una señal fácil de transmitir se convierte en una señal fácil de comprender y que activa una respuesta. Hay otro aspecto importante de la transducción, además del cambio de forma. Cuando una hormona llega a la superficie celular, el mensaje que lleva se amplifica a medida que cambia su forma. Recuerda que las hormonas están presentes en concentraciones minúsculas pero activan grandes respuestas de las células. La amplificación de la señal es uno de los motivos que hacen esto posible.

En la vida cotidiana, el amplificador de un reproductor de música portátil tiene una función análoga. Una vez amplificado, una minúscula señal de sonido puede hacer bailar a todos en una habitación llena de gente.

En las células, la transducción de la señal tiene lugar en la membrana plasmática; la amplificación se produce dentro. Un tipo principal de sistema de transducción de la señal consiste en canales de membrana que se abren para permitir la entrada de iones en la célula, cambiando así las propiedades eléctricas de la membrana. Este tipo de transducción de la señal se analiza con detalle en el Capítulo 45. Aquí nos centraremos en los otros tipos principales de sistemas de transducción de la señal. Cada uno implica a un tipo distinto de proteína de membrana: (1) las proteínas G, y (2) los receptores ligados a enzimas. Las proteínas G funcionan activando la producción de un mensajero intracelular o «segundo» mensajero. Los receptores ligados a enzimas funcionan estimulando la activación de una serie de proteínas dentro de la célula, mediante la adición de grupos fosfato. Hay muchos tipos de proteínas G y de receptores ligados a enzimas, pero todas esas familias proteicas funcionan según el mismo modelo general. Analicemos estos dos sistemas de transducción de la señal.

Proteínas G Muchos receptores de señal atraviesan la membrana plasmática y están asociados estrechamente con unas proteínas periféricas de membrana dentro de la célula llamadas **proteínas G.** Es apropiado llamarlas «G» porque estas proteínas se unen al guanosín trifosfato (GTP) y al guanosín difosfato (GDP).

El GTP es un nucleósido trifosfato similar en estructura al adenosín trifosfato (ATP). Como indicaba el Capítulo 4, los nucleósidos trifosfato tienen un gran potencial energético porque sus tres grupos fosfatos tienen cuatro cargas negativas juntas. La nube de cargas resulta en electrones repeliéndose entre sí y moviéndose más y más lejos de los núcleos cercanos. Como señaló el Capítulo 6 respecto a la bomba sodio-potasio, la gran energía potencial del ATP permite que sucedan cosas en las células, como bombear iones en contra de un gradiente electroquímico. Cuando el ATP se une a una proteína, o cuando un grupo fosfato del ATP se une a una proteína, la adición de las cargas negativas hace que la proteína cambie de forma. Los cambios de forma provocan cambios de actividad. El GTP funciona del mismo modo. Cuando el GTP se une a una proteína, esta cambia de estructura y función. Las proteínas G se «encienden» o activan cuando se unen al GTP; se «apagan» o inactivan al perder un grupo fosfato y formar GDP. Una proteína G activada provoca la producción de un segundo mensajero dentro de la célula.

Para entender cómo funcionan las proteínas G, sigue los pasos dibujados en la **Figura 8.18.** Como indica el paso 1 de la figura, la secuencia empieza cuando llega una hormona y se une a un receptor en la membrana plasmática. Observa que el receptor es una proteína transmembranaria, y que está acoplado a una proteína G periférica en la superficie interna de la membrana. En respuesta a la unión de la hormona, el receptor cambia de forma. El cambio de forma es un interruptor que activa su proteína G. Más concretamente, la proteína G libera la molécula de GDP que la mantenía en un estado inactivo y se une al GTP. Comparado con el GDP, el GTP tiene un grupo fosfato más con dos cargas negativas. Cuando se une el GTP, la proteína G responde con un cambio de forma radical: se divide en dos partes (véase el paso 2). Una de estas partes

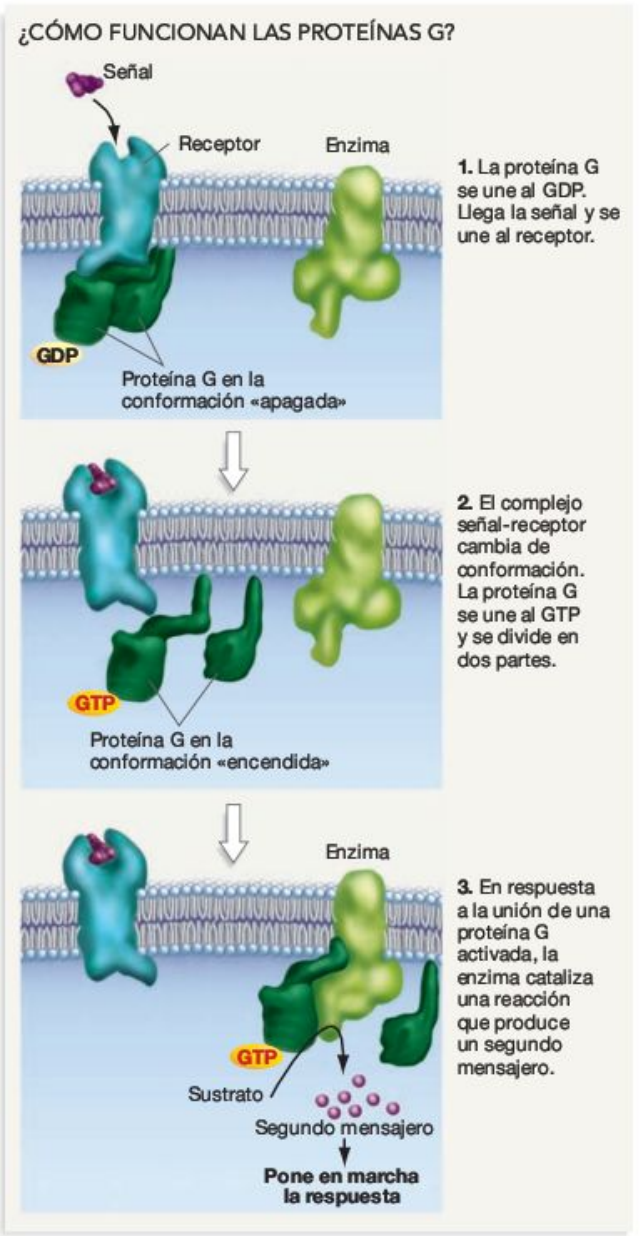


FIGURA 8.18 Las proteínas G activan la producción de un segundo mensajero. Si un receptor acoplado a una proteína G es activado por una señal, la proteína G se une al guanosín trifosfato (GTP) y se divide en dos partes. El cambio de la proteína G activa una enzima cercana y resulta en la producción de un segundo mensajero.

activa una enzima cercana que está incrustada en la membrana plasmática.

Las enzimas activadas por las proteínas G catalizan la producción de pequeñas moléculas llamadas segundos mensajeros. El «primer mensajero» es la hormona que llega a la superficie celular; los **segundos mensajeros** son moléculas señal no proteicas que aumentan de concentración dentro de una célula y provocan una respuesta al primer mensajero. Son señales intracelulares que difunden el mensaje transportado por la señal extracelular (la hormona).

Los segundos mensajeros son eficaces porque son pequeños y se difunden fácilmente para extender la señal por toda la célula. Además, se pueden producir en grandes cantidades en poco tiempo. Esta característica es importante. Como la llegada de una sola molécula de hormona puede estimular la producción de muchas moléculas del segundo mensajero, la transducción de la señal amplifica la señal original.

En las células, varios tipos de pequeñas moléculas actúan como segundos mensajeros. La **Tabla 8.2** recoge algunos de los segundos mensajeros mejor estudiados y da ejemplos de cómo responden las células a cada segundo mensajero. Observa que varios segundos mensajeros activan **proteín-cinasas:** enzimas que activan o inactivan otras proteínas añadiéndoles un grupo fosfato. Si lees la tabla atentamente, verás datos que apoyan dos importantes conclusiones: (1) los segundos mensajeros no están restringidos a una única función o un único tipo celular; el mismo segundo mensajero puede provocar procesos radicalmente distintos en diferentes tipos celulares; y (2) es frecuente que esté implicado más de un segundo mensajero en activar la respuesta de una célula a la misma señal extracelular.

Para asegurarte de que entiendes cómo funcionan las proteínas G y los segundos mensajeros, imagina la siguiente escena de película: un espía llega a la puerta de un castillo. El guardia recibe una nota del espía, pero no puede leer el mensaje cifrado. En cambio, el guardia recurre a la reina. Esta lee la nota y llama a un maestro cercano, diciéndole que envíe a niños del colegio por todo el castillo para avisar a todos del peligro que acecha. Deberías ser capaz de identificar qué personajes de la película corresponden al segundo mensajero, la proteína G, la hormona, el receptor y la enzima activada por la proteína G.

También es importante apreciar qué sucede cuando un sistema de transducción de la señal como este no funciona. Por ejemplo, imagina que el guardia de la película se niega a reconocer la llegada del espía. ¿Responderían los habitantes del castillo al ejército invasor? Un defecto análogo puede causar en humanos la enfermedad llamada diabetes *mellitus* tipo II,

TABLA 8.2 **Ejemplos de segundos mensajeros**

Nombre	Tipo de respuesta
Guanosín monofosfato cíclico (cGMP)	Abre canales iónicos; activa ciertas proteín-cinasas.
Diacilglicerol (DAG)	Activa ciertas proteín-cinasas.
Inositol trifosfato (IP_3)	Abre canales de calcio: moviliza iones de calcio almacenados.
Adenosín monofosfato cíclico (cAMP)	Activa ciertas proteín-cinasas.
Iones de calcio (Ca^{2+})	Se une a un receptor llamado calmodulina; entonces, el complejo Ca^{2+}/calmodulina activa ciertas proteínas.

un trastorno analizado en detalle en el Capítulo 43. En muchos casos, la diabetes tipo II se desarrolla cuando los receptores para la hormona insulina situados en la superficie celular no funcionan correctamente. Como resultado, las células no reciben el mensaje transportado por la insulina y no ponen en marcha su respuesta normal (importar glucosa de la corriente sanguínea). Así pues, las concentraciones de glucosa siguen altas en la sangre, provocando daños a los tejidos y enfermedades.

Receptores ligados a enzimas Otra clase principal de sistemas de transducción de la señal se basa en lo que los biólogos llaman receptores ligados a enzimas. En vez de activar una proteína G cercana, los receptores ligados a enzimas realizan la transducción de la señal de una hormona catalizando directamente una reacción dentro de la célula. Para ver cómo funciona esto y entender las consecuencias, sigue los pasos de la **Figura 8.19.** La figura se centra en el grupo mejor estudiado, quizá, de receptores ligados a enzimas: los **receptores tirosín-cinasas (RTK).**

Cuando una hormona se une a un RTK, la proteína responde formando un dímero (paso 1). En esta conformación, el receptor tiene un lugar de unión para un grupo fosfato del ATP del interior celular (véase el paso 2). Una vez fosforilado, un RTK se convierte en una enzima activa. Entonces, proteínas del interior celular forman un puente entre el RTK activado y una proteína periférica de membrana llamada **Ras,** que funciona como una proteína G (paso 3). La formación del puente de RTK activa la Ras. En concreto, el GTP se une a la Ras. Esta unión provoca la fosforilación de otra proteína, activándola (paso 4). La proteína fosforilada cataliza entonces la fosforilación de otras proteínas más, que a su vez fosforilan otro grupo de proteínas (paso 5).

La secuencia de acontecimientos se llama **cascada de fosforilación.** Como cada enzima de la cascada cataliza la fosforilación de numerosas enzimas «por debajo», la señal original se amplifica muchas veces. Un receptor tirosín-cinasa activado puede estimular la activación de miles de proteínas al final de la cascada. En la mayoría de los casos, las proteínas que participan en una cascada de fosforilación se mantienen físicamente muy cerca gracias a proteínas que actúan como andamiajes. La presencia de esta estructura aumenta la velocidad y la eficiencia de la secuencia de reacciones.

Para asegurarte de que entiendes cómo funcionan las cascadas de RTK y fosforilación, imagina que tienes una ficha de dominó roja, otra negra y una gran cantidad de fichas verdes, azules, amarillas, rosas y naranjas. La ficha roja representa un RTK, y la negra representa la Ras. Cada uno de los otros colores representa un tipo de proteína en una cascada de fosforilación. Deberías ser capaz de explicar (1) cómo dispondrías las fichas para simular una cascada de fosforilación, y (2) por qué tirar la ficha roja simula lo que sucede cuando el RTK se fosforila en respuesta a la unión de la hormona.

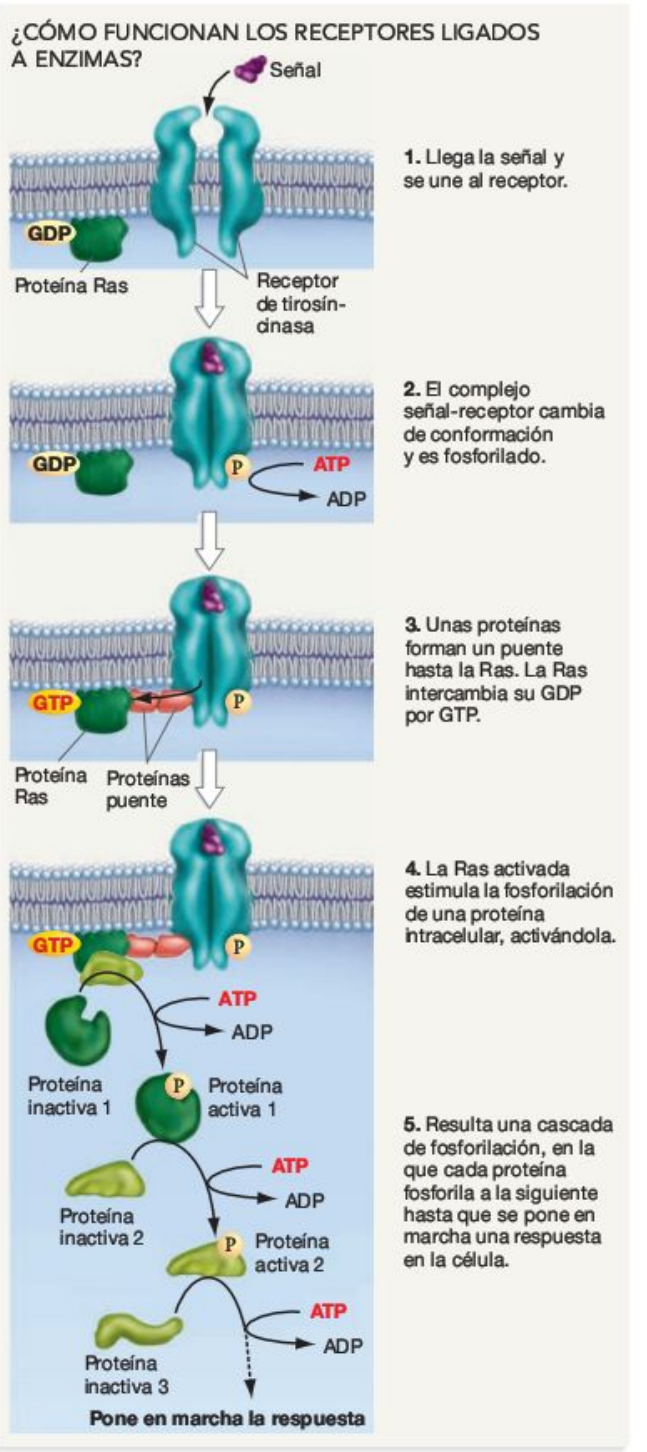


FIGURA 8.19 Los receptores ligados a enzimas activan una cascada de fosforilación.

Aunque este apartado vincula a las proteínas G con la producción de segundos mensajeros y los receptores ligados a enzimas con cascadas de fosforilación, es importante tener en cuenta que algunas proteínas G activan cascadas de fosforilación y que algunas cascadas de fosforilación resultan en la producción de segundos mensajeros. Además, es frecuente que existan muchas vías de señales en la misma célula, y que las señales intracelulares que pertenecen a una vía participen tam-

bién en otras vías. Como resultado, las vías de transducción de la señal se cruzan y conectan. En vez de ser estrictamente lineales como las vías ilustradas en las Figuras 8.17-19, en realidad, las vías de transducción de la señal forman algo más parecido a una red. Esta complejidad es importante: permite a las células responder a un conjunto de señales extracelulares de una forma integrada.

En resumen: muchos de los procesos clave de transducción de la señal observados en células se producen mediante proteínas G o receptores ligados a enzimas. La transducción de la señal tiene dos resultados: (1) convierte un mensaje extracelular fácilmente transmitido en un mensaje intracelular, y (2) amplifica el mensaje original muchas veces. Aunque la hormona en la superficie celular finalmente se desengancha de su receptor y se aleja o desintegra, una señal intracelular «más alta» (un gran número de moléculas del segundo mensajero o una gran población de proteínas fosforiladas) lleva la información por toda la célula y activa una respuesta.

Respuesta a la señal

¿Cuál es la respuesta final a los mensajes transportados por las hormonas? La respuesta varía según la señal y la célula en cuestión. Recuerda que las hormonas esteroideas se unen a receptores intracelulares y cambian directamente los genes activos en la célula. Como resultado, la actividad de la célula cambia. Pueden ocurrir cambios similares en la expresión génica en respuesta a segundos mensajeros o una cascada de fosforilación de proteínas.

En las semillas del trigo, por ejemplo, los embriones secretan una hormona llamada GA_1 cuando empiezan a crecer. La hormona se une a los receptores en células cercanas a la porción de la semilla que almacena almidón. Una vez que ocurre la unión hormona-receptor, la concentración de un segundo mensajero llamado cGMP aumenta dentro de las células. El segundo mensajero estimula la producción de una proteína que activa el gen de una enzima que digiere el almidón. Una vez el gen está activado, grandes cantidades de α-amilasa (enzima que degrada el almidón) empiezan a entrar en el sistema de endomembranas de la célula. Pero la proteína G activada por la GA_1 también provoca un aumento del Ca^{2+} intracelular. Las altas concentraciones de Ca^{2+} permiten a las vesículas llenas de α-amilasa fusionarse con la membrana plasmática y liberar su contenido en la zona de almacenamiento del almidón. Así pues, las células diana empiezan a producir *y* secretar una enzima que degrada el almidón almacenado. Cuando las enzimas empiezan a trabajar en el almidón, se liberan azúcares. Mediante la liberación de una hormona, el embrión que está germinando ha lanzado la señal para liberar los nutrientes que necesita para crecer.

Los segundos mensajeros y las cascadas de fosforilación resultan en la activación o desactivación de una proteína diana concreta que ya está presente en la célula: una enzima, un canal de la membrana, o una proteína que activa ciertos genes. Por todos esos mecanismos, la actividad de la célula diana cambia espectacularmente en respuesta a la llegada de la señal.

Se ha analizado la comunicación intercelular a largas distancias como un sistema de tres pasos: recepción de la señal, transducción y amplificación de la señal, y respuesta. Ahora, la pregunta es: ¿cómo se apaga la señal? Las células cercanas al depósito de almidón de las semillas de trigo no necesitan secretar una cantidad ilimitada de α-amilasa. Si los cambios morfológicos provocados por la testosterona y los estrógenos continuaran después de la adolescencia, en la edad adulta, se producirían anormalidades. ¿Qué impide que las señales se amplifiquen indefinidamente?

Desactivación de la señal

Las células tienen sistemas integrados para apagar las señales intracelulares. Por ejemplo, las proteínas G activadas convierten el GTP en GDP en una reacción que libera un grupo fosfato. Como resultado, la conformación de la proteína G cambia. La activación de su enzima asociada finaliza, y cesa la producción del segundo mensajero. Los mensajeros en el citosol también son fugaces. Por ejemplo, las bombas de la membrana del ER liso devuelven los iones de calcio al almacén, y unas enzimas llamadas fosfodiesterasas convierten el cAMP activo (véase la Tabla 8.2) y el cGMP activo en AMP y GMP inactivos.

Las cascadas de fosforilación se apagan de un modo similar. Unas enzimas llamadas fosfatasas siempre están presentes en las células, en las que catalizan reacciones que eliminan grupos fosfato de las proteínas. Si termina la estimulación hormonal de un receptor tirosín-cinasa, las fosfatasas son capaces de desfosforilar suficientes componentes de la cascada de fosforilación como para que la respuesta empiece a enlentecerse. Finalmente se detiene.

Aunque hay muchos mecanismos específicos implicados, esta es la observación general: los sistemas de transducción de la señal activan una respuesta veloz y pueden apagarse rápidamente. Como resultado, son tremendamente sensibles a pequeños cambios de la concentración de hormonas o del número o la actividad de los receptores de señal.

Es crucial, no obstante, apreciar lo que sucede cuando un sistema de transducción de la señal no se apaga adecuadamente. Por ejemplo, recuerda que la Ras activa una cascada de fosforilación cuando se une al GTP, pero se desactiva al unirse al GDP. Con sorprendente frecuencia, las células humanas empiezan a producir proteínas Ras defectuosas y no convierten el GTP en GDP cuando son activadas. Como resultado, el GTP permanece unido y la proteína Ras defectuosa se queda «encendida». Continúan estimulando una cascada de fosforilación incluso cuando no hay hormonas del crecimiento presentes. Es probable que, como resultado, las células con Ras defectuosas sigan dividiéndose, lo que puede llevar a desarrollar un cáncer. Se estima que en el 25-30 por ciento de todos los cánceres humanos participan células con este tipo de proteína Ras defectuosa. La familia de enfermedades llamada cáncer se explora con mucho más detalle en los Capítulos 11 y 18.

Los cuatro pasos de las señales intercelulares (recepción, procesamiento, respuesta y desactivación) permiten que las células secretoras de hormonas provoquen una respuesta es-

pecífica en células de tejidos cercanos o distantes. A pesar de esta diversidad en estructura y función, todas las hormonas tienen el mismo papel general en el organismo: coordinan las actividades de células en respuesta a información proveniente de fuera o de dentro del organismo. En los organismos pluricelulares, desde el trigo hasta las personas, las señales intercelulares ayudan a millones de células individuales a funcionar como un todo integrado. El resultado es que los organismos pluricelulares pueden responder de forma adecuada cuando las condiciones cambian.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Cell-Cell Communication

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las señales intercelulares coordinan las actividades de las células por todo el cuerpo en respuesta a los cambios de las condiciones externas o internas.
- Si las señales intercelulares no entran en la célula, se enlazan a un receptor de la membrana plasmática. Como respuesta, la señal intercelular se transduce en una señal intracelular a la que responde la célula.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar lo que ocurre durante cada uno de los cuatro pasos de la transducción de señales (recepción, procesamiento, respuesta y desactivación).
2) Dibujar un diagrama de la cascada de fosforilación en contraposición a la producción de un segundo mensajero.
3) Explicar por qué solo ciertas células responden a señales determinadas.
4) Explicar cómo se amplifican las señales.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

El material extracelular fortalece a las células y ayuda a unirlas.

La gran mayoría de células secreta una capa extracelular: en bacterias, arqueas, algas y plantas, el material extracelular es rígido y se llama pared celular. En animales, la capa secretada es flexible y se llama matriz extracelular (EMC). Aunque los tipos de moléculas presentes en la cubierta externa son muy variables, la estructura y la función básicas de la capa extracelular son iguales: es un compuesto de fibras que define la forma de la célula y ayuda a protegerla de posibles daños. Los compuestos de fibras consisten en filamentos entrecruzados que proporcionan fuerza tensional y en una sustancia fundamental que rellena el espacio y resiste a la compresión. En plantas los filamentos extracelulares son microfibrillas de celulosa; en animales, los filamentos más abundantes están compuestos de colágeno, una proteína. Tanto en plantas como animales, la sustancia fundamental está compuesta de polisacáridos que forman un gel.

Deberías ser capaz de predecir qué les sucede a las células animales cuando (1) son tratadas con una enzima que rompe las moléculas de integrinas, o (2) se degradan las fibras de colágeno.

Las conexiones intercelulares permiten que células adyacentes se adhieran. Las hendiduras intercelulares permiten que células adyacentes se comuniquen.

En organismos unicelulares y pluricelulares, las interacciones intercelulares están mediadas por moléculas de la capa extracelular y la membrana plasmática. La mayoría de interacciones entre especies unicelulares son de naturaleza competitiva, pero las células de organismos pluricelulares son intensamente sociales y cooperan entre sí. Muchas células de organismos pluricelulares están unidas físicamente a otras mediante la lámina media (parecida al pegamento) que se forma entre células vegetales y las uniones estrechas y desmosomas de las células animales. El citoplasma de células adyacentes está en contacto directo a través de aperturas llamadas plasmodesmos en vegetales, y uniones en hendidura en animales.

Deberías ser capaz de explicar por qué la hipótesis de que la pluricelularidad evolucionó independientemente en plantas y animales se apoya en la observación de que tienen distintas estructuras con funciones similares en la adhesión y la comunicación intercelular.

Las señales intercelulares son las responsables de crear un todo integrado a partir de muchos miles de partes independientes.

Las células distantes de organismos pluricelulares se comunican mediante moléculas señal que se unen a receptores presentes en la superficie o en el interior de las células diana. Una vez recibidas estas señales, a menudo se convierten en un nuevo tipo de señal intracelular, que se amplifica. Esta señal interna activa una secuencia de acontecimientos que conduce a la activación de ciertas enzimas, la liberación o captación de determinados iones o moléculas, o un cambio de actividad de los genes diana. Como las enzimas intracelulares desactivan rápidamente la señal, la respuesta de la célula está muy regulada. Una respuesta continuada generalmente depende de una estimulación continua por parte de la molécula señal. Así pues, la comunicación intercelular es un proceso con cuatro pasos: (1) recepción de la señal, (2) procesamiento de la señal, (3) respuesta a la señal y (4) desactivación de la señal. Como resultado, las células y los tejidos de todo el cuerpo pueden alterar su actividad en respuesta a un cambio de las condiciones, y hacerlo de forma coordinada.

Deberías ser capaz de explicar por qué la hormona adrenalina puede estimular células en el corazón y en el hígado, pero provoca distintas respuestas (aumentar la frecuencia cardiaca y liberar glucosa).

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Cell-cell Comunication

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de las siguientes frases representa una diferencia fundamental entre las fibras presentes en las capas extracelulares de las plantas y las de los animales?
   a. Las fibras vegetales son más gruesas; también son más fuertes porque tienen más uniones cruzadas.
   b. Las fibras animales están compuestas por proteínas; las fibras vegetales, en cambio, consisten en polisacáridos.
   c. Las fibras extracelulares de las plantas nunca se mueven; las fibras animales pueden deslizarse unas sobre otras.
   d. Las microfibrillas de celulosa discurren paralelas entre sí; los filamentos de colágeno están entrecruzados.
2. En animales, ¿dónde se sintetiza la mayoría de los componentes del material extracelular?
   a. En el ER liso.
   b. En el ER rugoso y en el aparato de Golgi.
   c. En la propia capa extracelular.
   d. En la membrana plasmática.
3. Tratar células aisladas con ciertos anticuerpos impide que las células se vuelvan a agregar. ¿Por qué?
   a. Los anticuerpos se unen a unas proteínas de adhesión celular llamadas cadherinas.
   b. Los anticuerpos se unen al componente fibroso de la matriz extracelular.
   c. Los anticuerpos se unen a receptores de la superficie celular.
   d. Los anticuerpos funcionan como enzimas que degradan los desmosomas.
4. ¿Qué quiere decir que la señal sufre una transducción?
   a. La señal entra en la célula directamente y se une a un receptor del interior.
   b. La forma física de la señal cambia entre el exterior de la célula y el interior.
   c. La señal se amplifica, de modo que incluso una sola molécula provoca una gran respuesta.
   d. La señal activa una secuencia de fosforilaciones dentro de la célula.
5. ¿Por qué las uniones estrechas solo se encuentran en ciertos tipos de tejidos, mientras que los desmosomas están presentes en un amplio grupo de células?
   a. Las uniones estrechas solo son necesarias en células en las que la comunicación entre células adyacentes es especialmente importante.
   b. Las uniones estrechas no son tan fuertes como los desmosomas.
   c. Las uniones estrechas tienen distintas estructuras pero las mismas funciones.
   d. Las uniones estrechas solo están presentes en células epiteliales que deben ser impermeables.
6. ¿Qué acontecimiento físico representa la recepción de una señal intercelular?
   a. El paso de iones a través de un desmosoma.
   b. La activación de la primera proteína en una cascada de fosforilación.
   c. La unión de una hormona a un receptor de señal, receptor que cambia de conformación en respuesta a esta unión.
   d. La activación de una proteína G asociada a un receptor de señal.

Respuestas: 1. b; 2. b; 3. a; 4. b; 5. d; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Por qué es difícil dañar un compuesto de fibras?
2. ¿Por qué una cascada de fosforilación amplifica una señal intercelular?
3. Comenta las similitudes y diferencias entre una unión estrecha y un desmosoma. Haz lo mismo con desmosomas y plasmodesmos.
4. Las células animales se adhieren unas a otras selectivamente. Resume los datos experimentales que apoyan esta noción. Explica las bases moleculares de la adhesión selectiva.
5. La señal intercelular llamada insulina actúa mediante el receptor tirosín-cinasa. Haz un mapa conceptual que muestre los pasos de recepción, procesamiento y respuesta en la vía de transducción de la señal de la insulina. Tu diagrama debe incluir también los conceptos de amplificación, cascada de fosforilación, proteínas de transporte activadas y captación de glucosa del torrente sanguíneo.
6. ¿Por qué emplean los investigadores el término vía para referirse a la transducción de la señal? ¿Cuál es el significado de la observación de que muchas vías de transducción de la señal se cruzan o superponen, creando una red?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Imagina que una especie animal y otra vegetal carecieran de la capacidad de secretar una matriz extracelular. ¿Cómo serían esas especies y cómo vivirían?
2. Imagina que una señal liberada de una célula activara una respuesta en otra célula en *ausencia* de transducción de la señal. Dibuja la secuencia de acontecimientos que ocurrirían entre la llegada de la señal y la respuesta de la célula. Comenta las similitudes y las diferencias con la respuesta a una señal que sí implique transducción de la señal.
3. En la mayoría de las especies de hongos, la quitina es uno de los principales polisacáridos de las paredes celulares. Repasa la estructura de la quitina (descrita en el Capítulo 5) y después dibuja un esquema de la estructura de la pared celular fúngica.
4. Imagina que creas un anticuerpo que se une al receptor mostrado en la Figura 8.18. ¿Cómo resultaría afectada la vía de transducción de la señal? ¿Cómo resultaría afectada la vía de transducción de la señal por una sustancia que se uniera permanentemente al receptor?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

9 Respiración celular y fermentación

CONCEPTOS CLAVE

- En las células, las reacciones endergónicas necesarias para la vida tienen lugar conjuntamente con una reacción exergónica en la que participa el ATP.
- La respiración celular produce ATP a partir de moléculas con mucha energía potencial, a menudo la glucosa.
- El procesamiento de la glucosa tiene cuatro componentes: (1) glucólisis, (2) procesamiento del piruvato, (3) ciclo de Krebs y (4) transporte de electrones acoplado a fosforilación oxidativa.
- Las vías de la fermentación permiten que la glucólisis continúe cuando la ausencia de un receptor de electrones cierra las cadenas de transporte de electrones.
- La respiración y la fermentación están cuidadosamente reguladas.

Cuando el azúcar de mesa se calienta, sufre la reacción incontrolada de oxidación llamada combustión. La combustión desprende calor. En las células, el azúcar simple llamado glucosa se oxida mediante una larga serie de reacciones estrechamente reguladas. En vez de desprenderse en forma de calor, parte de la energía producida por esas reacciones se utiliza para sintetizar ATP.

Las células son dinámicas. Las vesículas transportan materiales desde el aparato de Golgi hasta la membrana plasmática y otros destinos, las enzimas sintetizan una compleja selección de macromoléculas y millones de proteínas de la membrana bombean iones y otras moléculas para crear un entorno favorable para la vida. Estas actividades celulares cambian casi constantemente en respuesta a señales de otras células o del entorno. ¿Qué alimenta todas estas acciones? La respuesta está en la molécula **adenosín trifosfato (ATP).** El ATP tiene un gran potencial de energía y funciona como la principal moneda energética de las células.

En los capítulos anteriores se ha estudiado el papel que desempeña el ATP en el transporte de materiales por las células, en el movimiento de las propias células por el entorno y en la respuesta a las señales. Recuerda que los grupos fosfato tienen una carga negativa. Cuando un grupo fosfato del ATP se transfiere a una proteína, la adición de la carga negativa hace que la proteína recién fosforilada cambie de forma. Cuando una bomba proteica es fosforilada, su forma cambia de tal manera que transporta iones o moléculas a través de la membrana plasmática en contra de un gradiente electroquímico (véase el Capítulo 6). En algunos casos, toda una molécula de ATP (que contiene cuatro cargas negativas muy juntas) se añade a una proteína. Cuando el ATP se une a una proteína motora como la cinesina, la dineína o la miosina, la proteína se mueve de tal modo que transporta materiales o cambia la forma de la célula (Capítulo 7). Cuando el ATP o un grupo fosfato del ATP se une a un lugar específico de una enzima, la forma y la actividad de la enzima pueden cambiar de un modo tal que se activa la síntesis de un segundo mensajero o contribuye a una cascada de fosforilación (Capítulo 8).

En resumen, el ATP permite que las células hagan su trabajo. Como seguir vivo cuesta trabajo, no hay vida sin ATP.

El objetivo de este capítulo es investigar cómo producen las células el adenosín trifosfato, a partir de azúcares y otros compuestos con alto potencial de energía. La energía liberada como azúcar se procesa en las células y se utiliza para transferir un grupo fosfato al **adenosín difosfato (ADP),** generando ATP. La Sección 9.1 introduce los pasos del proceso mediante la revisión de algunos puntos fundamentales sobre la energía libre, el análisis de cómo se utiliza la mayor parte del ATP en las células y la exploración de los principios de las reacciones de oxidación-reducción, que son las responsables de producir el ATP. A continuación, la Sección 9.2 expone un resumen de las reacciones implicadas en el procesamiento de la glucosa, el combustible más común de los organismos. Las «secciones de la 9.3 hasta la 9.6 se ocupan en detalle de las reacciones del procesamiento de la glucosa. La Sección 9.7 introduce una ruta alternativa para producir ATP, llamada fermentación, que tiene lugar en muchas bacterias, arqueas y eucariotas. La Sección 9.8, que cierra el capítulo, examina cómo las células desvían ciertos compuestos con carbono de la producción de ATP a la síntesis de DNA, RNA, aminoácidos y otras moléculas. Este capítulo constituye una introducción al **metabolismo,** es decir, a las reacciones químicas que tienen lugar en las células vivas.

9.1 Naturaleza de la energía química y reacciones redox

Recuerda del Capítulo 2 que la energía química es una forma de energía potencial. La energía potencial es la energía asociada a la posición o a la configuración. En las células, los electrones son la fuente más importante de energía química. La cantidad de energía potencial que tiene un electrón se basa en su posición con respecto a otros electrones y a los protones del núcleo de átomos cercanos. Si un electrón está cerca de cargas negativas de otros electrones y lejos de las cargas positivas de los núcleos, tiene mucha energía potencial. En general, la energía potencial de una molécula depende de la forma en que estén configurados o situados sus electrones.

El ATP hace que se produzcan reacciones en las células porque tiene muchísima energía potencial. Para entender por qué es así, estudia la fórmula estructural en la **Figura 9.1a.** Observa que los tres grupos fosfato del ATP contienen en total cuatro cargas negativas, y que estas cargas están confinadas a una pequeña zona. En parte porque estas cargas negativas se repelen entre sí, la energía potencial de los electrones de los grupos fosfato es extraordinariamente alta.

Cuando el ATP reacciona con agua durante una reacción de hidrólisis, el enlace entre el grupo fosfato más externo del ATP y su vecino se rompe, y da como resultado la formación de ADP y fosfato inorgánico, P_i, que tiene la fórmula $H_2PO_4^-$ (**Figura 9.1b**). Esta reacción es altamente exergónica. Recuerda que las reacciones **exergónicas** liberan energía, mientras que las reacciones **endergónicas** requieren un aporte de energía. En condiciones estándar de presión y temperatura en el laboratorio, durante la reacción se libera un total de 7,3 kilocalorías (kcal) de energía por cada mol de ATP.

Quizá recuerdes del Capítulo 2 que los cambios de la energía libre determinan si una reacción es exergónica o endergónica. El cambio de la energía libre, a su vez, depende de la relación entre reactantes y productos en lo que se refiere a energía potencial y entropía (desorden). La hidrólisis del ATP es exergónica porque la entropía de las moléculas producto es mucho mayor que la de los reactantes, y porque la energía potencial disminuye mucho cuando se forman ADP y P_i a partir del ATP. El cambio de energía potencial ocurre en parte porque los electrones de los grupos fosfato del ATP están ahora divididos entre dos moléculas en vez de agrupados en una sola molécula, lo que significa que hay menos repulsión eléctrica.

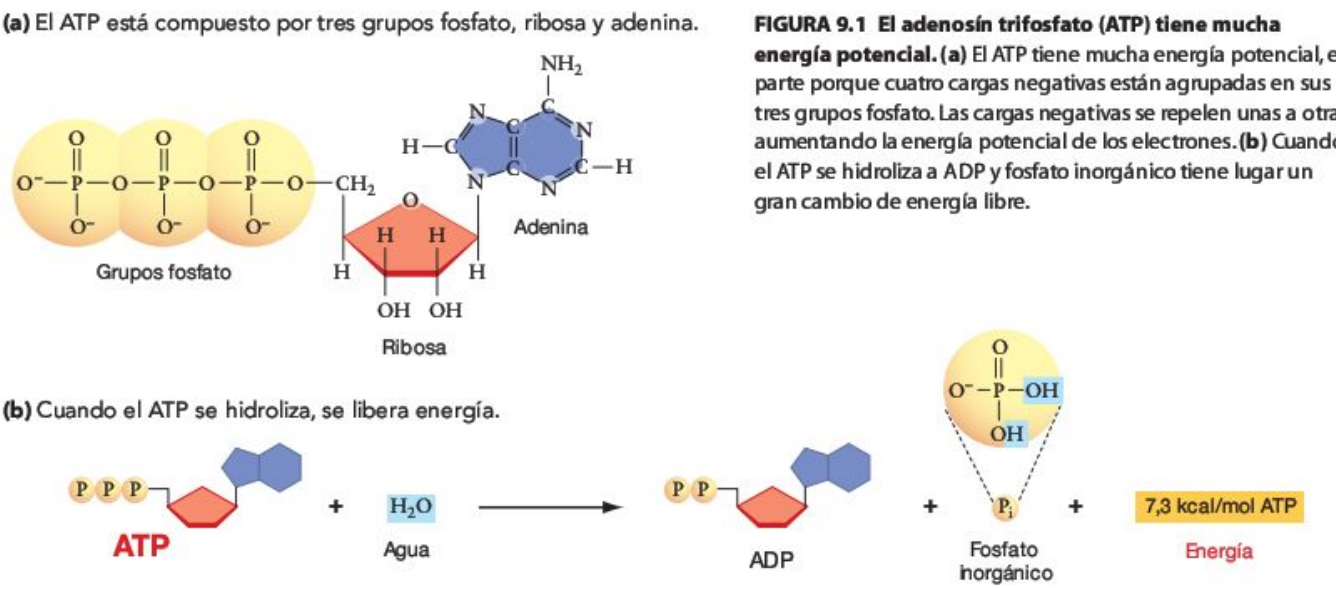


FIGURA 9.1 El adenosín trifosfato (ATP) tiene mucha energía potencial. (a) El ATP tiene mucha energía potencial, en parte porque cuatro cargas negativas están agrupadas en sus tres grupos fosfato. Las cargas negativas se repelen unas a otras, aumentando la energía potencial de los electrones. **(b)** Cuando el ATP se hidroliza a ADP y fosfato inorgánico tiene lugar un gran cambio de energía libre.

Además, las cargas negativas del ADP y P_i se estabilizan mucho más eficazmente mediante interacciones con las cargas positivas parciales de las moléculas de agua circundantes que con las cargas del ATP.

Si la reacción esquematizada en la Figura 9.1b ocurriera en un tubo de ensayo, la energía liberada se perdería en forma de calor. Pero las células no pierden esas 7,3 kcal/mol en calor. En cambio, las utilizan para hacer que se produzcan reacciones. Más concretamente, empiezan a suceder cosas cuando el ATP se hidroliza y se transfiere un grupo fosfato a una proteína. La adición de un grupo fosfato a un sustrato se llama **fosforilación.** La fosforilación de proteínas es exergónica porque los electrones del ADP y el grupo fosfato tienen mucha menos energía potencial de la que tenían en el ATP.

Cuando la fosforilación añade una carga negativa a una proteína, los electrones de la proteína cambian de configuración en respuesta. La forma global de la molécula, o conformación, también suele alterarse (**Figura 9.2**). Parte de la proteína se mueve. El movimiento de la proteína (en respuesta a la fosforilación o tras unirse a una molécula completa de ATP) transporta materiales dentro de las células, mueve cilios y flagelos, y bombea iones a través de las membranas. También es el responsable de impulsar las reacciones endergónicas necesarias para la vida.

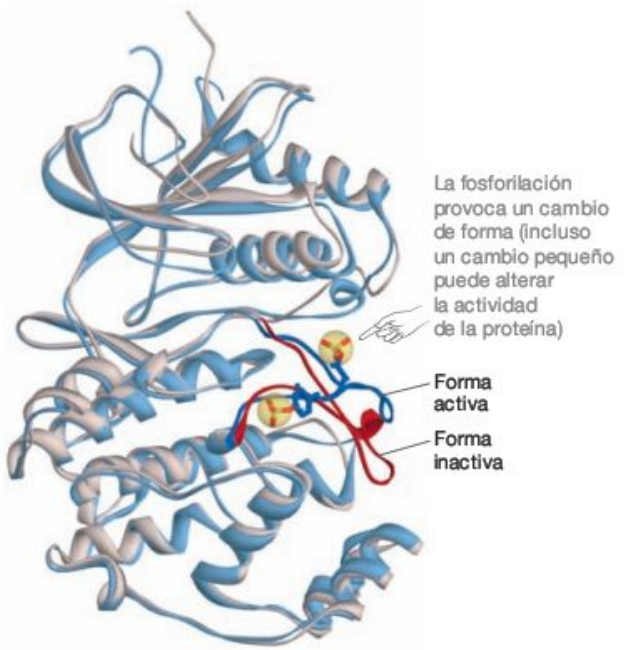


FIGURA 9.2 La fosforilación cambia la forma y la actividad de las proteínas. Cuando las proteínas se fosforilan o se les une una molécula de ATP, suelen cambiar de forma de tal modo que su actividad se altera. Los cambios de forma pueden parecer mínimos, pero a escala atómica, en la que suceden las reacciones, son enormes. La figura muestra una enzima llamada MAP cinasa. Observa que dos grupos fosfato (en amarillo) activan esta molécula.

¿Cómo impulsa el ATP las reacciones endergónicas?

En el tiempo que tardas en leer esta frase, en tus células habrán ocurrido millones de reacciones endergónicas. Esta actividad química es posible porque moléculas completas de ATP o grupos fosfato del ATP se añaden a moléculas reactantes o enzimas. Para ver cómo funciona este proceso, considera una reacción endergónica entre un compuesto A y un compuesto B que resulta en un producto AB necesario para tus células. Esta reacción solo puede suceder cuando el ATP reacciona con el sustrato para producir una molécula fosforilada y ADP. Si el reactante fosforilado es el compuesto B, se llama entonces sustrato activado. Los sustratos activados contienen un grupo fosfato y tienen mucha energía libre, la suficiente para que la reacción entre el compuesto A y la forma activada del compuesto B sea exergónica. A continuación, los dos compuestos siguen reaccionando y forman la molécula producto AB.

En algunos casos, la enzima que cataliza la reacción es la fosforilada, en vez de un reactante. Cuando un sustrato o una enzima es fosforilada, se dice que la reacción de fosforilación exergónica se acopla a una reacción endergónica. En las células, las reacciones endergónicas se convierten en exergónicas cuando los sustratos o las enzimas implicadas son fosforiladas.

La **Figura 9.3** muestra un gráfico del funcionamiento del **acoplamiento energético** entre una reacción exergónica y otra endergónica. Para empezar a leer este gráfico, observa que la reacción entre A y B es endergónica: ΔG es positivo. Pero cuando ocurre la reacción exergónica de la que resulta que un grupo fosfato abandona el ATP y se une a B, la energía libre de los reactantes A y B es ahora la suficiente para hacer que la reacción que forma AB sea exergónica. Esto es lo que hace el acoplamiento entre fosforilación y reacciones endergónicas.

Si entiendes los principios del acoplamiento energético, considera la siguiente reacción endergónica: ribulosa + $CO_2 \rightarrow$ 2 glicerato. Deberías ser capaz de:

(1) Dibujar una enzima y añadir ribulosa y CO_2 cerca (no te preocupes por cómo es realmente la ribulosa). Explica por qué la reacción no puede ocurrir.

(2) Muestra dos ATP añadiendo dos grupos fosfato a la ribulosa. Explica por qué la molécula resultante, llamada ribulosa bifosfato, se denomina sustrato activado. Dibuja el sustrato activado y el CO_2 uniéndose a la enzima.

(3) A continuación dibuja el resultado de la reacción: dos moléculas de glicerato, cada una con un grupo fosfato unido, saliendo de la enzima. Resume cómo tuvo lugar el acoplamiento de una reacción exergónica y una endergónica.

Es difícil sobrestimar la importancia del acoplamiento energético. Sin él, la vida es imposible. Si te quedaras sin ATP, ya no se pueden fosforilar las enzimas ni los reactantes. Si esto sucediera, morirías en cuestión de minutos. El acoplamiento energético que se está produciendo ahora mismo en tus células te mantiene vivo.

Ahora la cuestión es que si se libera una gran cantidad de energía cuando el ATP pierde un grupo fosfato y una proteína

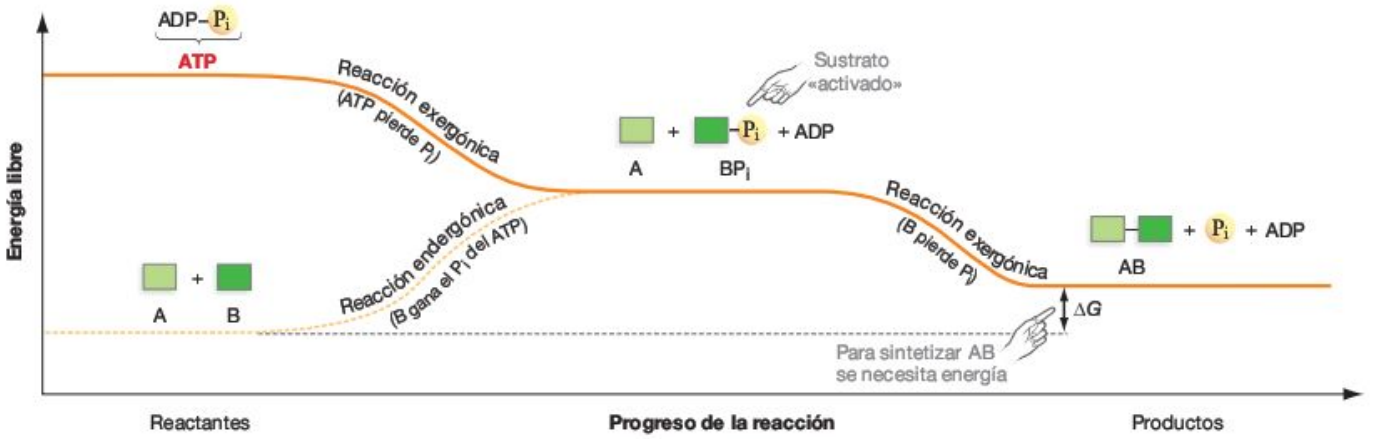


FIGURA 9.3 Las reacciones de fosforilación exergónicas se acoplan a reacciones endergónicas. En las células, las reacciones endergónicas tienen lugar si un reactante (o una enzima) se fosforila (adición de un grupo fosfato del ATP). El reactante fosforilado tiene la suficiente energía libre como para que la reacción subsiguiente sea exergónica.

se fosforila, entonces debe ser necesaria una gran cantidad de energía para sintetizar ATP a partir de ADP, mediante la adición de P_i. Pero, ¿de dónde viene esta energía? La respuesta es de las reacciones redox.

¿Qué es una reacción redox?

Las **reacciones de oxidación-reducción,** o **reacciones redox,** son un tipo de reacciones químicas que suponen la pérdida o ganancia de uno o más electrones. Muchas reacciones, como las reacciones ácido-base explicadas en el Capítulo 2, no implican la pérdida o ganancia de electrones. Sin embargo, las reacciones redox son fundamentales en biología porque son las que producen ATP.

En una reacción redox, se dice que el átomo que pierde uno o más electrones se oxida, y el que gana uno o más electrones, se reduce. Para recordar mejor este punto, los químicos usan la regla mnemotécnica «OEP-REG»: **oxidación** es pérdida, **reducción** es ganancia. Las oxidaciones siempre están acopladas a una reducción; si un átomo pierde un electrón, otro tiene que ganarlo. Dicho de otro modo, un reactante que actúa como **donante de electrones** siempre se empareja con un reactante que actúa como **receptor de electrones.**

No obstante, la ganancia o la pérdida de un electrón puede ser relativa. Durante una reacción redox, los electrones pueden ser transferidos por completo de un átomo a otro, o pueden simplemente cambiar de posición en enlaces covalentes. Por ejemplo, considera la reacción global de la fotosíntesis mostrada en la **Figura 9.4.** Las plantas toman dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O); y con la ayuda de la luz solar, sintetizan hidratos de carbono [en este ejemplo, el azúcar glu-

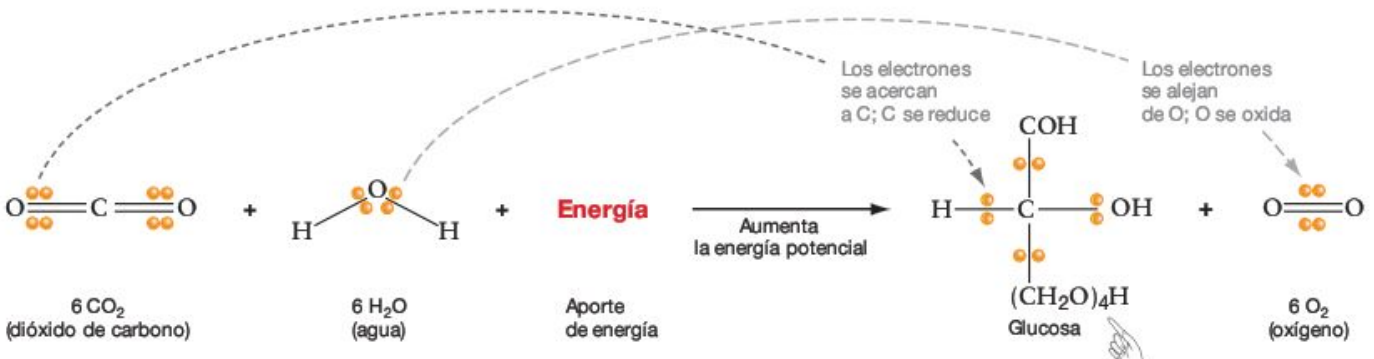


FIGURA 9.4 Las reacciones redox suponen la ganancia o pérdida de uno o más electrones. Este diagrama muestra cómo cambia la posición de los electrones en la reacción global de la fotosíntesis. Durante la fotosíntesis, los átomos de carbono del CO_2 se reducen para formar glucosa y otros azúcares. El proceso es endergónico y requiere un aporte de energía. La glucosa tiene mucha más energía potencial que el dióxido de carbono.

EJERCICIO Dibuja el resto de la estructura de la glucosa (los cuatro grupos CH_2O, con el último carbono unido también a un H) y añade la posición de los electrones. Rodea y señala un átomo que se ha reducido (ha «ganado» electrones) y un átomo que se ha oxidado (ha «perdido» electrones).

cosa ($C_6H_{12}O_6$)] y liberan oxígeno molecular (O_2) y agua. Los puntos naranja de la ilustración representan las posiciones de los electrones que participan en los enlaces covalentes. Ahora compara la posición de los electrones en el primer reactante, el dióxido de carbono, con la posición en el primer producto, la glucosa. Observa que muchos de los electrones se han acercado al núcleo de carbono de la glucosa. Esto significa que el carbono ha sido reducido. Ha «ganado» electrones. El cambio ocurrió porque los átomos de carbono y oxígeno del CO_2 no comparten los electrones equitativamente, mientras que los átomos de carbono e hidrógeno de glucosa sí lo hacen. En el CO_2, la gran electronegatividad de los átomos de oxígeno ha empujado a los electrones lejos del átomo de carbono. Ahora compara la posición de los electrones en las moléculas de agua reactantes con su posición en las moléculas de O_2 del producto. En el O_2, los electrones están más lejos del núcleo de oxígeno de lo que lo estaban en las moléculas de agua, lo que significa que los átomos de oxígeno se han oxidado. El oxígeno ha «perdido» electrones. En la reacción total de la fotosíntesis, los átomos de carbono se reducen y los de oxígeno se oxidan.

Estos cambios de posición de los electrones hacen variar la cantidad de energía química de reactantes y productos. Cuando se produce la fotosíntesis, los electrones son atraídos con mucha menos fuerza en los productos que en los reactantes. Esto significa que su energía potencial ha aumentado. La entropía de los productos también es mucho menor que la de los reactantes. Como resultado, la reacción es endergónica. Solo puede suceder con el aporte de energía de la luz solar.

Otras formas de entender las reacciones redox Las reacciones redox son absolutamente cruciales para la vida, así que es fundamental entender bien la química redox. Para que entiendas mejor cómo funcionan estas reacciones, aquí están otras descripciones de la dinámica redox:

- Los electrones y enlaces que participan en las reacciones redox se pueden asemejar a un balancín. En esta analogía, un par de electrones compartido por igual entre dos átomos es como un balancín equilibrado en su punto de apoyo.

Como este estado es inherentemente inestable, tiene mucha energía potencial. Los electrones implicados en un enlace covalente entre carbono e hidrógeno se corresponden con esta situación: son compartidos por igual, porque el carbono y el hidrógeno tienen la misma electronegatividad. Ahora imagina que se produce una reacción redox, y los electrones se transfieren a un átomo más electronegativo como el oxígeno. En este caso, el enlace es como un balancín con un extremo en el suelo.

En este estado, el sube y baja permanece estable, lo que significa que tiene mucha menos energía potencial. Esto es lo que sucede en las reacciones redox cuando los electrones que participaban inicialmente en enlaces covalentes entre hidrógeno y carbono pasan a formar parte de enlaces entre carbono y oxígeno. En una reacción como esta, la diferencia de energía potencial entre los dos estados se libera en forma de calor o se transfiere a otro átomo.

- Durante las reacciones redox que ocurren en las células, los electrones (e^-) a menudo se transfieren de un átomo de una molécula a un átomo de una molécula distinta. Cuando esto ocurre, el electrón suele estar acompañado de H^+. La transferencia del protón no es una reacción de reducción, pero el resultado es que la molécula que contiene el átomo reducido gana un átomo de hidrógeno (H). Estas moléculas tienden a tener mucha energía potencial, porque los electrones de los enlaces C-H están relativamente lejos de las cargas positivas del núcleo. Esta observación puede resultar familiar, de la introducción a los hidratos de carbono del Capítulo 5. Las moléculas que tienen un gran número de enlaces C-H, como los hidratos de carbono y las grasas, almacenan mucha energía potencial.

Por el contrario, las moléculas oxidadas en las células suelen perder un protón junto con el electrón. En vez de tener muchos enlaces C-H, las moléculas oxidadas suelen tener muchos enlaces C-O. Esas moléculas también tienen menos energía potencial. Para entender por qué, recuerda que los átomos de oxígeno son extremadamente electronegativos. Puesto que los átomos de oxígeno atraen los electrones con mucha fuerza, los electrones que participan en enlaces con átomos de oxígeno tienen poca energía potencial.

En muchas reacciones redox en biología, saber dónde han tenido lugar oxidaciones y reducciones significa seguir los átomos de hidrógeno. En muchos sistemas biológicos, reducción significa «añadir H» y oxidación quiere decir «eliminar H».

¿Qué sucede cuando se oxida la glucosa? Para comprobar si has entendido las reacciones redox, considera lo que sucede cuando la glucosa sufre la reacción de oxidación incontrolada llamada combustión:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_20 + \text{energía}$$

La fotografía de la primera página del capítulo muestra esta reacción, y la **Figura 9.5** ofrece un esquema de su funcionamiento. Si entiendes los principios fundamentales de la oxidación-reducción, deberías ser capaz de añadir las posiciones de los electrones en cada enlace de la Figura 9.5 y responder a las siguientes preguntas:

1. Los átomos de carbono de la glucosa, ¿se oxidan o se reducen?
2. Los átomos de oxígeno de la molécula de oxígeno (O_2), ¿se oxidan o se reducen?
3. La glucosa es la molécula que actúa como donante de electrones en esta reacción. ¿Qué molécula actúa como receptor de electrones?
4. ¿Cuáles tienen más energía potencial, los reactantes o los productos? Acorde con tu respuesta, añade «Energía» al lado apropiado de la ecuación, después añade un rótulo de «Aporte de energía» o «Liberación de energía».

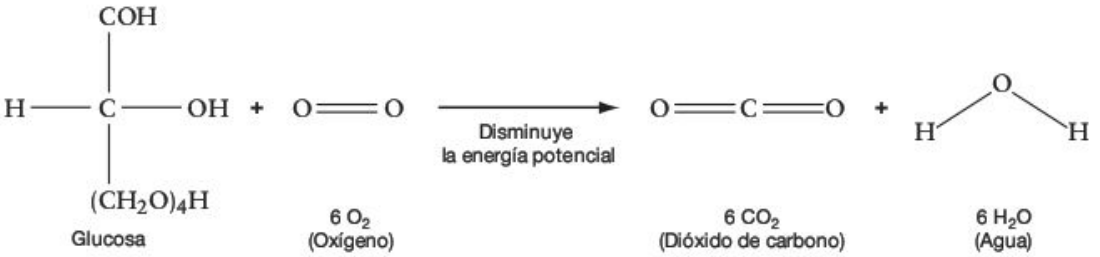


FIGURA 9.5 Transferencia de electrones durante la oxidación de la glucosa.

EJERCICIO Dibuja los electrones de cada enlace; a continuación utiliza estos datos para explicar por qué la reacción es exergónica. (Compruébalo con los electrones dibujados en la Figura 9.4).

En la combustión de la glucosa, el cambio de energía potencial se transforma en energía cinética en forma de calor. En concreto, se liberan un total de 686 kcal de calor cuando se oxida un mol de este azúcar.

No obstante, la glucosa no arde en las células. En cambio, la glucosa se oxida en las células mediante una larga serie de reacciones redox estrechamente controladas. Estas reacciones están sucediendo ahora mismo en tus células, millones de veces por minuto. En vez de descomponerse como calor, buena parte de la energía liberada por la reducción de energía potencial se está usando para producir el ATP que necesitas para leer, pensar, moverte y continuar vivo. En las células, el cambio de energía libre que tiene lugar durante la oxidación de la glucosa se utiliza para sintetizar ATP a partir de ADP y P_i.

9.2 Revisión de la respiración celular

Lo primero que hay que apreciar con respecto al procesamiento de la glucosa y la producción de ATP en las células es lo dinámico que es. En general, una célula solo contiene el ATP necesario para durar de 30 segundos a unos pocos minutos. Como muchos otros procesos celulares, la producción y el uso del ATP son rápidos.

Un segundo punto que se debe tener en cuenta es de dónde procede la glucosa. La mayor parte de la glucosa es producida por las plantas y otras especies fotosintéticas, que usan la energía de la luz solar para reducir el dióxido de carbono (CO_2) a glucosa y otros hidratos de carbono. Cuando las especies fotosintéticas se descomponen o se ingieren, proporcionan glucosa a los animales, a los hongos, y a muchas bacterias y arqueas. Todos los organismos utilizan la glucosa como pilar básico en la síntesis de grasas, hidratos de carbono como el almidón y el glucógeno, y otros compuestos que almacenan energía. La energía química almacenada en las grasas e hidratos de carbono funciona como una cuenta de ahorro. El ATP, en cambio, es como el dinero en metálico. Para fabricar ATP y conseguir dinero, los hidratos de carbono deben convertirse primero en glucosa (**Figura 9.6**). Cuando una célula necesita energía, se utiliza glucosa para producir ATP mediante los procesos llamados respiración celular y fermentación.

El Capítulo 10 se centra en cómo las plantas y otros organismos fotosintéticos producen glucosa a partir de dióxido de carbono, agua y luz solar. Este capítulo trata de la respiración celular y la fermentación. Parte de la química implicada en el

FIGURA 9.6 La glucosa es el centro del procesamiento energético de las células. La glucosa es el producto final de la fotosíntesis. Plantas y animales almacenan glucosa y la oxidan para conseguir energía química en forma de ATP.

EJERCICIO El CO_2 producido por la respiración celular es utilizado por las plantas en la fotosíntesis. El O_2 producido por la fotosíntesis es utilizado durante la respiración celular. Añade flechas a este diagrama para señalar estas relaciones.

procesamiento de la glucosa en realidad es anterior a la evolución de la fotosíntesis. Ciertamente, es muy probable que las reacciones analizadas al inicio de este capítulo ya estuvieran ocurriendo cuando la primera célula cobró vida. Los ancestros de algunas de las enzimas mencionadas en este capítulo datan de hace unos 3.500 millones de años.

¿Cómo ocurre la oxidación de la glucosa de tal modo que logre la producción del ATP? En muchos organismos, la respiración celular es un proceso de cuatro pasos: (1) la glucosa se descompone en un compuesto de tres carbonos llamado piruvato; (2) el piruvato se procesa para formar un compuesto llamado acetil-CoA; (3) el acetil-CoA se oxida a CO_2; y (4) los compuestos reducidos en los tres primeros pasos se oxidan en reacciones que conducen a la producción de ATP. Revisemos cómo funcionan estos pasos, para después analizarlos con más detalle en las Secciones 9.3 a 9.6.

Procesamiento de la glucosa: glucólisis

Una enorme diversidad de organismos utiliza el monosacárido **glucosa** como principal combustible. En prácticamente todas las especies estudiadas hasta ahora, el primer paso de la oxidación de la glucosa es una secuencia de diez reacciones químicas llamadas conjuntamente **glucólisis** (literalmente, «destrucción del azúcar»). Estas reacciones tienen lugar en el citosol celular. Durante la glucólisis, una molécula de glucosa, azúcar de seis carbonos, se descompone en dos moléculas de piruvato, un compuesto de tres carbonos. Parte de la energía potencial liberada por esta secuencia de reacciones se utiliza para fosforilar moléculas de ADP, formando así ATP. Además, una de las reacciones de la secuencia reduce una molécula llamada **nicotinamida adenina dinucleótido,** simbolizada por **NAD^+.** Como muestra la **Figura 9.7,** la adición de dos electrones y un protón al NAD^+ produce **NADH.** Pronto veremos que el NADH cede electrones a otras moléculas con facilidad. Por eso se le llama **transportador de electrones** y se dice que tiene «potencia reductora».

La **Figura 9.8a** resume los resultados de las reacciones de la glucólisis. Observa que entra glucosa y que salen ATP, NADH y piruvato.

Procesamiento del piruvato

¿Qué sucede con el piruvato producido por la glucólisis? Si un receptor de electrones como el oxígeno está presente en la célula, el piruvato se somete a una serie de reacciones que resultan en la molécula-producto de acetil-CoA. Estas reacciones redox tienen dos resultados: (1) se sintetiza otra molécula de NADH y (2) uno de los tres átomos de carbono del piruvato se oxida a dióxido de carbono. Esta molécula de CO_2 contribuye al dióxido de carbono expulsado en cada respiración.

En los eucariotas, el procesamiento del piruvato se produce en la matriz de las mitocondrias. Durante este paso del proceso de oxidación de la glucosa, entra piruvato y salen NADH, CO_2 y acetil-CoA (**Figura 9.8b**).

Ciclo de Krebs

El acetil-CoA producido por el procesamiento del piruvato participa en una secuencia crucial de reacciones llamada **ciclo de Krebs.** En las células eucariotas, las enzimas del ciclo de Krebs están situadas dentro de las mitocondrias. Algunas de esas enzimas están en la matriz interna de la organela, mientras que otras están asociadas a la superficie de la membrana interna de la mitocondria.

Durante el ciclo de Krebs, cada molécula de acetil-CoA se oxida en dos moléculas de dióxido de carbono. Parte de la energía potencial liberada por estas reacciones se utiliza para (1) reducir el NAD^+ a NADH; (2) reducir otro transportador de electrones, llamado **flavín adenina dinucleótido (FAD),** a **$FADH_2$;** y (3) fosforilar el ADP, para formar ATP (**Figura 9.8c**). En esta secuencia de reacciones entra acetil-CoA y salen dióxido de carbono, NADH, $FADH_2$ y ATP.

Al completarse el ciclo de Krebs, la glucosa se ha oxidado por completo a CO_2. No obstante, esta observación suscita varias preguntas. De acuerdo con la reacción global de la oxidación de la glucosa ($C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$ + energía), el oxígeno molecular (O_2) es un reactante. ¿Dónde interviene el oxígeno? ¿Y qué les sucede a todos los electrones transferidos desde la glucosa al NADH y al $FADH_2$?

Transporte de electrones

En las células, la alta energía potencial de los electrones transportados por el NADH y el $FADH_2$ «desciende» gradualmente gracias a moléculas que participan en una serie de reacciones redox. Dicho de otro modo, la energía potencial de los electrones disminuye gradualmente mediante una serie de reacciones paso a paso. Las proteínas que participan en las reacciones redox forman lo que se conoce como **cadena de transporte de electrones (ETC).** A medida que los electrones pasan por la cadena de transporte, su energía potencial disminuye gradualmente. En los eucariotas, los componentes de la ETC están situados en la membrana interna de las mitocondrias; en bacterias y arqueas se encuentran en la membrana plasmática.

La transferencia de un electrón a cada molécula de la cadena de transporte de electrones cambia la forma y la actividad de la molécula. En varios casos, la molécula que recibe el electrón responde cambiando de forma de tal manera que transfiere un protón a través de la membrana interna de la mitocondria. Esto es crucial. En efecto, el movimiento de electrones a través de la cadena resulta en el bombeo de protones fuera de la membrana. Es un poco como utilizar electricidad para bombear agua a un depósito situado por encima de una noria. La concentración de protones resultante provoca un gran gradiente electroquímico en la membrana mitocondrial. El gradiente conduce los protones a través de una proteína de la membrana llamada ATP sintasa. En los eucariotas, la ATP sintasa está situada en la membrana interna de las mitocondrias. La fuerza generada por el flujo de protones a través de la ATP sintasa hace que parte de la proteína gire. Este cambio de forma provoca la fosforilación del ADP. Así pues, la secuencia de reacciones redox en la cadena de transporte de electrones resulta indirectamente en la producción de ATP (**Figura 9.8d**).

En resumen: una serie de reacciones de oxidación-reducción permiten a las proteínas de la cadena de transporte de

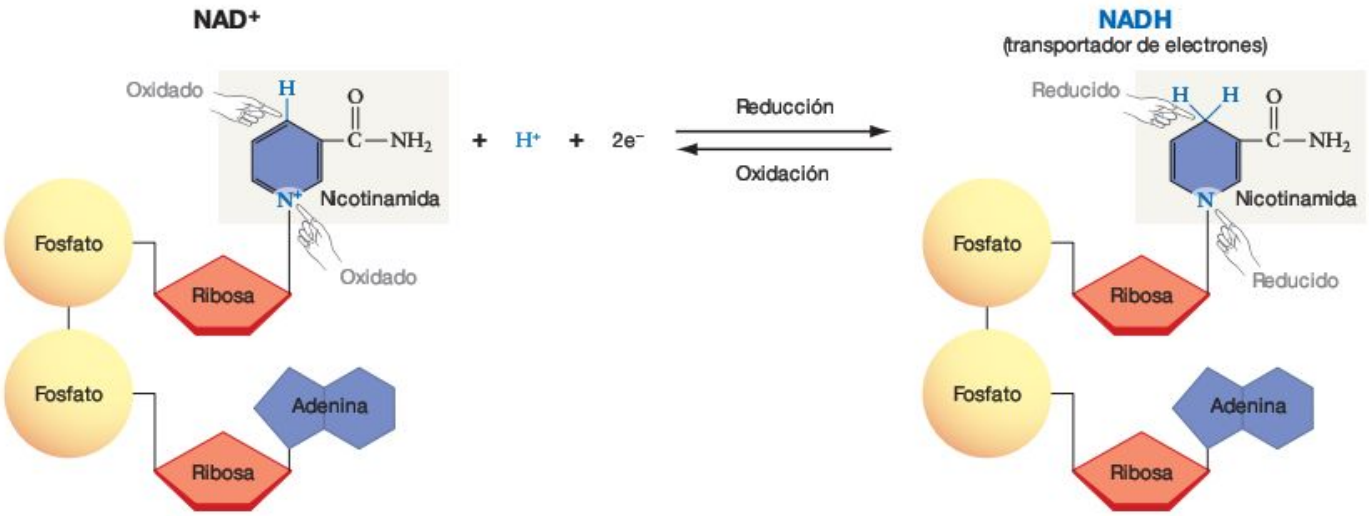


FIGURA 9.7 NAD⁺ y NADH y sus formas oxidada y reducida. El NADH es la forma reducida del NAD^+.

PREGUNTA Compara la estructura del NAD^+ con la estructura del ATP en la Figura 9.1. ¿Qué partes de las dos moléculas son idénticas?

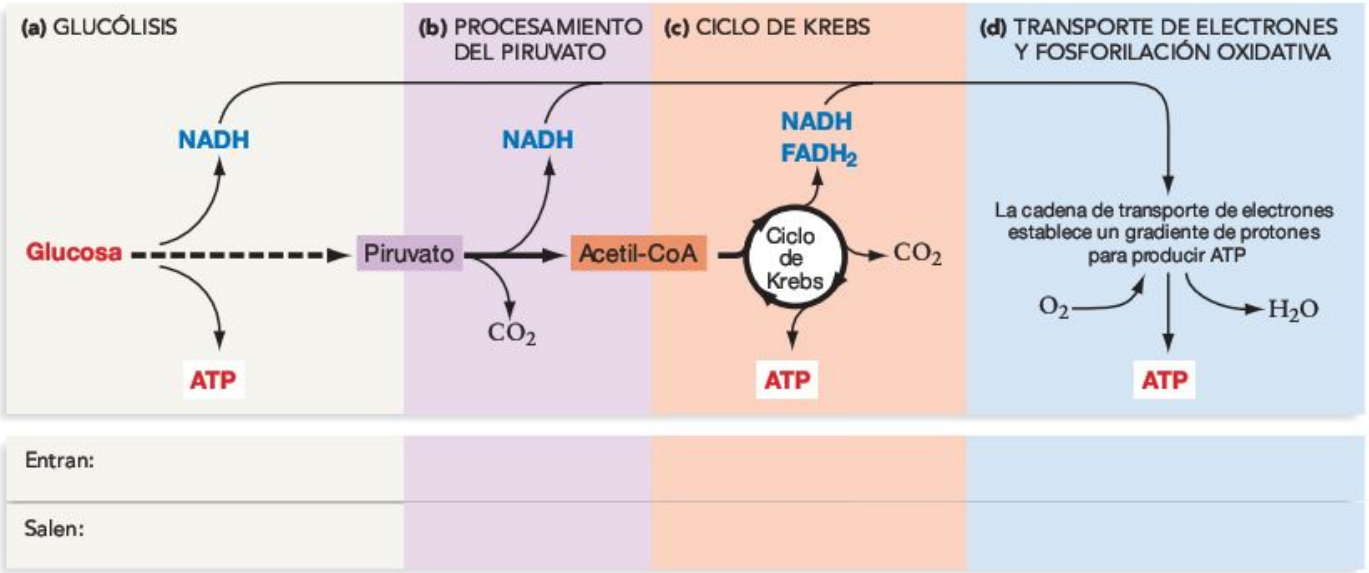


FIGURA 9.8 Repaso de la oxidación de la glucosa. Las células producen ATP a partir de la glucosa mediante una serie de procesos: **(a)** glucólisis, **(b)** procesamiento del piruvato; **(c)** ciclo de Krebs y **(d)** transporte de electrones combinado con fosforilación oxidativa. Cada componente produce al menos algún ATP o NADH. Como los cuatro componentes están conectados, la oxidación de la glucosa es una vía metabólica integrada. La glucólisis, el procesamiento del piruvato y el ciclo de Krebs completan la oxidación de la glucosa. A continuación, el NADH y $FADH_2$ que producen se emplean en la cadena de transporte de electrones.

EJERCICIO Rellena la parte inferior de la tabla.

electrones bombear protones a través de la membrana interna de las mitocondrias. Cuando los protones vuelven a fluir por la membrana a través de la ATP sintasa, se sintetiza ATP a partir de ADP. El ADP entra en las mitocondrias por un gradiente de concentración; el ATP sale por un gradiente de concentración.

Al principio, a la mayoría de las personas (tú incluido!) les cuesta entender cómo funciona la cadena de transporte de electrones. Para asegurarte de que entiendes lo que sucede, piensa en esta analogía: las proteínas de la cadena de transporte de electrones son como una bomba eléctrica, pues utilizan un flujo de electrones para bombear el agua hacia un depósito situado por encima de una noria (**Figura 9.9**), que a su vez gira y hace girar una piedra de molino que muele harina. Deberías ser capaz de identificar qué partes de esta analogía se corresponden con la cadena de transporte de electrones, la producción de ATP, el bombeo de protones, la ATP sintasa y el gradiente de protones.

Una vez que los electrones donados por el NADH y el $FADH_2$ han pasado por la cadena de transporte de electrones, se transfieren a un receptor final de electrones, que en muchos organismos es el oxígeno. La transferencia de estos electrones al oxígeno, junto con los protones, resulta en la formación de agua como producto final. Ahora se completan las cuatro moléculas de la reacción general de oxidación de la glucosa: glucosa, oxígeno, dióxido de carbono y agua. La energía química se ha transferido de la glucosa al ATP, mediante el NADH y el $FADH_2$. Estas reacciones te están manteniendo vivo ahora mismo.

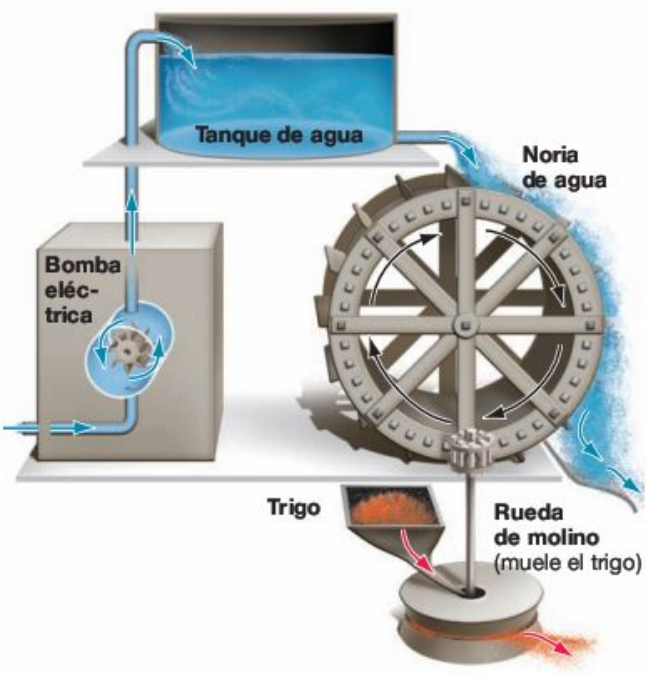


FIGURA 9.9 Una analogía de la fosforilación oxidativa.

PREGUNTA ¿Qué partes del diagrama representan reacciones endergónicas? ¿Qué partes representan reacciones exergónicas?

EJERCICIO Una vez que sepas qué componentes de este dibujo se corresponden con la ETC, los protones, el gradiente de protones, y la ATP sintasa, dibuja la membrana interna mitocondrial donde pienses que corresponde.

La mayor parte de la producción de ATP en las células resulta de las reacciones en la cadena de transporte de electrones. Así pues, la glucólisis y el ciclo de Krebs se pueden considerar mecanismos para quitarle electrones a la glucosa y dárselos a la cadena de transporte de electrones. Los biólogos utilizan el término **respiración celular** para referirse a todos los procesos de producción de ATP que impliquen todos los elementos siguientes: un compuesto que actúe como donante de electrones, una cadena de transporte de electrones y un receptor de electrones.

Métodos de producción del ATP

El combustible de las fosforilaciones catalizadas por la ATP sintasa es el flujo de protones. El gradiente que conduce esos protones está determinado por una cadena de transporte de electrones que utiliza una molécula con poca energía libre (habitualmente el oxígeno) como receptor de electrones final. Como esta forma de producción de ATP une la fosforilación del ADP con la oxidación del NADH y el $FADH_2$, se llama **fosforilación oxidativa.**

Durante la glucólisis y el ciclo de Krebs, sin embargo, el ATP se produce por reacciones de fosforilación catalizadas por enzimas. Estas reacciones se llaman **fosforilación a nivel de sustrato.** En la fosforilación a nivel de sustrato, una enzima cataliza la transferencia de un grupo fosfato desde una sustancia fosforilada al ADP, que resulta en la producción de ATP (**Figura 9.10**). La diferencia crucial aquí es que la energía para producir el ATP proviene de la sustancia fosforilada, no del gradiente de protones, como sucede en la fosforilación oxidativa.

En muchos organismos, la respiración celular comienza con la oxidación de la glucosa y termina con un flujo de electrones a través una cadena de transporte de electrones hasta un receptor final de electrones. El proceso empieza con la glucólisis y el ciclo de Krebs, que oxidan la glucosa a CO_2. Como muestra la **Figura 9.11,** estas reacciones producen cambios espectaculares de la energía libre. Ten en cuenta que, comparada con los demás compuestos de la glucólisis y el ciclo de Krebs, la glucosa tiene mucha energía libre y poca entropía. Durante la glucólisis y el ciclo de Krebs, la energía libre de cada compuesto va reduciéndose a medida que avanzan las reacciones, unas veces poco a poco y otras en grandes pasos. Las pequeñas

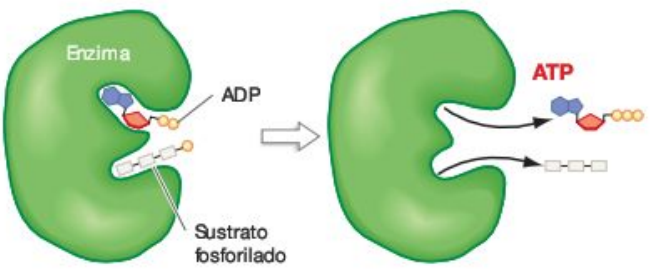


FIGURA 9.10 En la fosforilación a nivel de sustrato participan una enzima y un sustrato fosforilado. La fosforilación a nivel de sustrato tiene lugar cuando una enzima cataliza la transferencia de un grupo fosfato desde un sustrato fosforilado al ADP, formando ATP.

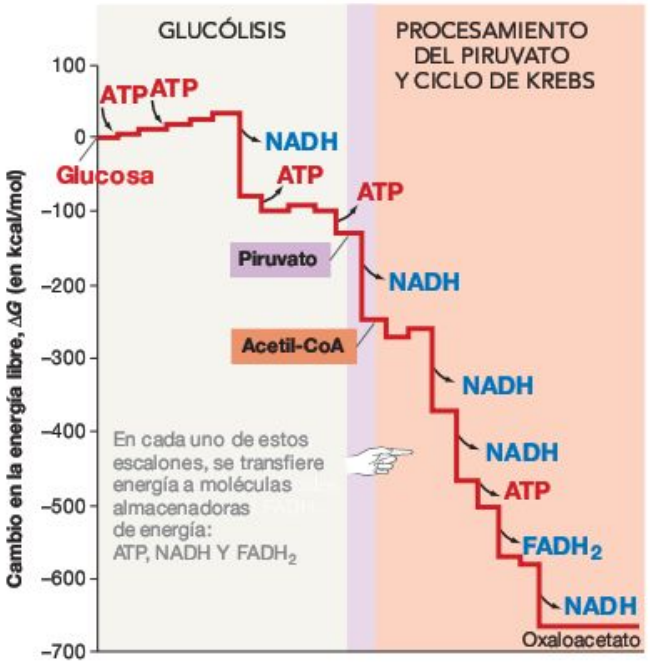


FIGURA 9.11 Cambios en la energía libre durante la oxidación de la glucosa. Gráfico de los cambios en la energía libre durante la glucólisis y el ciclo de Krebs. Las reducciones de energía libre se asocian con la producción de ATP, NADH y $FADH_2$. El oxalacetato es el producto final del ciclo de Krebs.

PREGUNTA ¿Qué se asocia a cambios mayores en la energía libre, la producción de ATP o la producción de NADH y $FADH_2$? ¿En qué partes de la célula tienen lugar la glucólisis, el procesamiento del piruvato y el ciclo de Krebs?

disminuciones de energía libre están acopladas a la producción de ATP; las grandes se asocian a la síntesis de NADH y $FADH_2$. De hecho, entonces, la energía libre presente en la glucosa se transfiere a ATP, NADH y $FADH_2$. En la tercera y última fase de la respiración celular, NADH y $FADH_2$ llevan esos electrones a la cadena de transporte de electrones.

No obstante, si la molécula que funciona como receptor final de electrones no está disponible, entonces no puede haber respiración celular. En este caso, otras reacciones alternativas, llamadas reacciones de fermentación, toman el mando (**Figura 9.12**). En los eucariotas, por ejemplo, la fermentación ocurre cuando falta oxígeno. Como veremos en la Sección 9.5, la fermentación consiste en reacciones que permiten que la glucólisis continúe incluso aunque no se extraiga piruvato para procesarse a acetil-CoA. De las vías de fermentación presentes en varias especies de eucariotas se obtienen subproductos como el etanol (el componente activo de las bebidas alcohólicas) y el ácido láctico. En bacterias y arqueas son posibles otras vías de fermentación y otros productos.

Esta revisión de la respiración celular simplemente intenta introducir el proceso responsable de la mayor parte de la producción de ATP en las células. Ahora tenemos que explorar la glucólisis, el procesamiento del piruvato, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones con más detalle. Analicemos detenidamente cada proceso.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La oxidación de la glucosa empieza con la glucólisis y continúa con el procesamiento del piruvato y el ciclo de Krebs. Los productos de estos procesos incluyen CO_2, ATP y los transportadores de electrones NADH y $FADH_2$.
- El NADH y el $FADH_2$ donan electrones a una cadena de transporte de electrones, que bombea protones para crear un gradiente de protones. El oxígeno, u otro compuesto con baja energía libre, sirve de receptor final de electrones.
- Los protones que se difunden gracias al gradiente establecido por la cadena de transporte de electrones permiten que la ATP sintasa produzca ATP.

Deberías ser capaz de...

Explicar en qué se diferencian la fosforilación oxidativa y la fosforilación a nivel de sustrato en lo que respecta a:

1) La naturaleza de la enzima o mecanismo físico implicado.
2) Si ocurren durante el procesamiento de la glucosa.
3) La fuente de energía necesaria para realizar la reacción endergónica que forma ATP.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Cellular Respiration

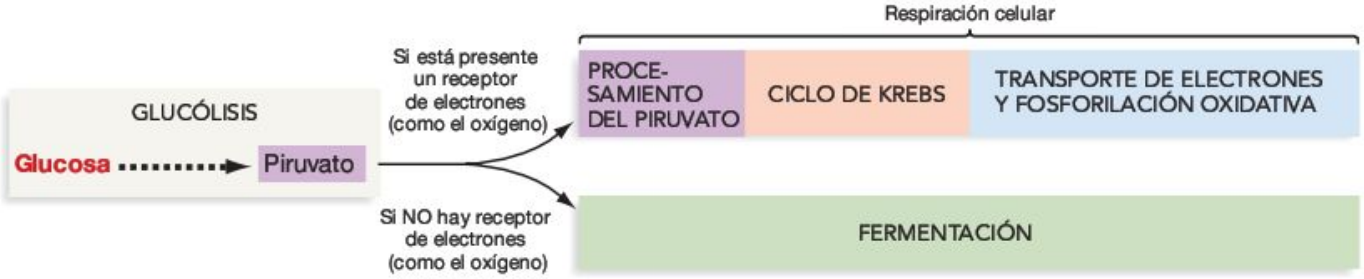


FIGURA 9.12 La respiración celular y la fermentación son vías alternativas para producir energía. Cuando en una célula está presente el oxígeno o bien otro receptor de electrones usado por la ETC, el piruvato producido por la glucólisis entra en el ciclo de Krebs y el sistema de transporte de electrones está activo. Pero si no hay ningún receptor de electrones para mantener la ETC funcionando, el piruvato sufre unas reacciones conocidas como fermentación.

9.3 Glucólisis

La glucólisis es quizá la más importante de todas las vías metabólicas, pero se descubrió por casualidad. A finales de la década de 1890, Hans y Edward Buchner estaban investigando técnicas para manufacturar extractos de levadura de panadería con fines comerciales o medicinales. (Todavía se añaden extractos de levadura a algunos alimentos como potenciadores del sabor o suplementos nutricionales). En un grupo de experimentos, los Buchner añadieron sacarosa, o azúcar de mesa, a sus extractos. La sacarosa es un disacárido compuesto por glucosa unida a fructosa, otro azúcar de seis carbonos. En ese momento, la sacarosa se utilizaba habitualmente como conservante (sustancia usada para impedir que la comida se estropee). Pero los Buchner descubrieron que en vez de conservar los extractos de levadura, la sacarosa se descomponía rápidamente y fermentaba, apareciendo alcohol como subproducto. Este fue un hallazgo crucial porque mostró que la fermentación y otras formas de metabolismo celular podían ser estudiadas *in vitro* (fuera del organismo). Hasta entonces, los investigadores creían que el metabolismo solo podía tener lugar en organismos intactos.

Los Buchner y otros investigadores siguieron con esta observación intentando determinar cómo se procesaba el azúcar. Una importante observación temprana fue que las reacciones podían continuar durante mucho más tiempo del habitual si se añadía fosfato inorgánico a la mezcla. Este hallazgo suponía que algunos de los compuestos implicados se estaban fosforilando. Poco después se aisló una molécula llamada fructosa bifosfato. (El prefijo *bi-* significa que dos grupos fosfato están unidos a la molécula de fructosa en distintos lugares). Trabajos posteriores mostraron que, excepto dos, todos los compuestos implicados en la glucólisis (las moléculas inicial y final: glucosa y piruvato) están fosforilados.

Un tercer descubrimiento principal salió a la luz en 1905, cuando los investigadores descubrieron que el procesamiento del azúcar por parte de los extractos de levadura se detenía al hervir la mezcla de reacción. Como se sabía que las enzimas se inactivan con el calor, este descubrimiento indicaba que había enzimas implicadas al menos en algunas de las fases del proceso. Años después, los investigadores descubrieron que cada paso de la glucólisis está catalizado por una enzima distinta.

Durante los 35 años siguientes, varios investigadores fueron descubriendo poco a poco todas las reacciones y enzimas implicadas en la glucólisis. Puesto que Gustav Embden y Otto Meyerhof identificaron muchos de los pasos de la glucólisis, este proceso también se conoce como la vía de Embden-Meyerhof.

Análisis detallado de las reacciones glucolíticas

Rompiendo células, separando los componentes celulares mediante centrifugación diferencial (descrita en el Capítulo 7) y probando qué componentes podían realizar la glucólisis, los biólogos descubrieron algo interesante: las diez reacciones suceden en el citosol. La **Figura 9.13** detalla las diez reacciones de la glucólisis. Hay tres puntos importantes que se deben destacar acerca de la secuencia de reacciones:

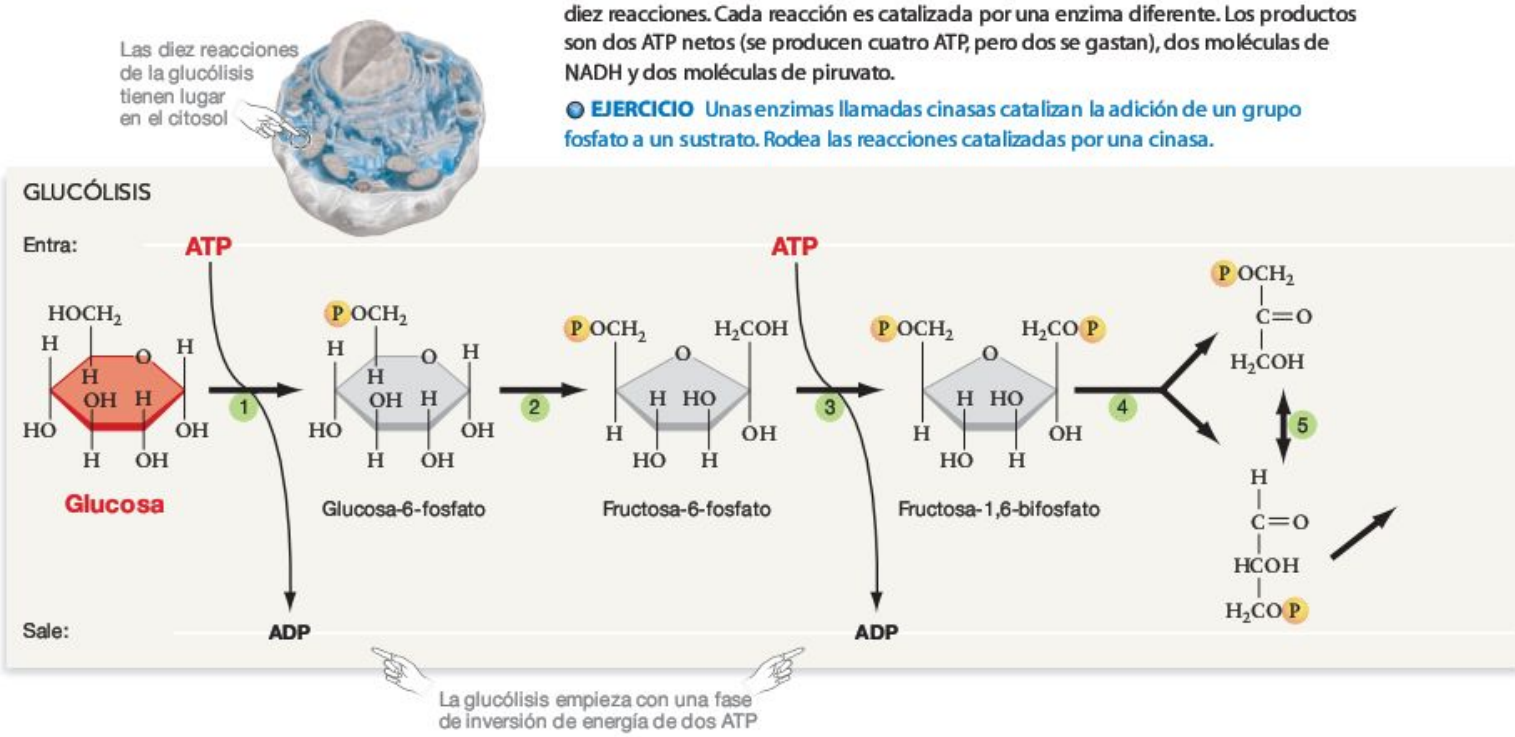


FIGURA 9.13 Glucólisis. La glucosa se oxida a piruvato mediante esta secuencia de diez reacciones. Cada reacción es catalizada por una enzima diferente. Los productos son dos ATP netos (se producen cuatro ATP, pero dos se gastan), dos moléculas de NADH y dos moléculas de piruvato.

EJERCICIO Unas enzimas llamadas cinasas catalizan la adición de un grupo fosfato a un sustrato. Rodea las reacciones catalizadas por una cinasa.

1. Al contrario de lo que esperaba la mayoría de los investigadores, la glucólisis empieza *utilizando* ATP, no produciéndolo. En el paso inicial, la glucosa se fosforila para formar glucosa-6-fosfato. Después de que una enzima transforme esta molécula en fructosa-6-fosfato en el segundo paso, el tercer paso de la secuencia es la adición de un segundo grupo fosfato, formando la fructosa-1,6-bifosfato observada por los primeros investigadores. Así pues, se gastan dos moléculas de ATP antes de que la glucólisis produzca ATP.
2. Una vez completada esta fase de inversión energética de la glucólisis, las siguientes reacciones representan una fase de recompensa energética. La sexta reacción de la secuencia resulta en la reducción de dos moléculas de NAD^+; la séptima produce dos moléculas de ATP y anula la «deuda» energética de las dos moléculas de ATP invertidas al principio de la glucólisis. La reacción final de la secuencia produce otros dos ATP. Por cada molécula de glucosa procesada, el resultado neto es dos moléculas de NADH, dos de ATP y dos de piruvato.
3. La producción de ATP durante la glucólisis tiene lugar por fosforilación a nivel de sustrato. En las reacciones 7 y 10 de la Figura 9.13, una enzima cataliza la tansferencia de un grupo fosfato de un intermediario fosforilado en la glucólisis directamente al ADP.

El descubrimiento y la clarificación de la glucólisis ocupa uno de los mayores logros en la historia de la bioquímica. Como las enzimas implicadas se han observado en casi todas las bacterias, arqueas y eucariotas estudiadas, es lógico inferir que el ancestro de todos los organismos vivos actuales fabricaba ATP mediante la glucólisis. Las reacciones de la Figura 9.13 son uno de los procesos vitales más antiguos y básicos.

¿Cómo se regula la glucólisis?

Una vez dilucidada la vía glucolítica, los investigadores abordaron las estructuras y funciones de las enzimas implicadas y de qué modo se regula la secuencia. Parecía lógico predecir que la glucólisis no ocurre siempre a la máxima velocidad. En cambio, los investigadores predijeron que la glucólisis solo ocurriría cuando las células necesitaran nuevos aportes de ATP. Un importante avance tuvo lugar cuando los biólogos observaron que altas concentraciones de ATP inhiben una enzima glucolítica clave llamada fosfofructocinasa. La **fosfofructocinasa** cataliza el paso 3 de la Figura 9.13, la síntesis de fructosa-1,6-bifosfato a partir de fructosa-6-fosfato.

El descubrimiento de que el ATP inhibe la fosfofructocinasa fue importante porque esta enzima cataliza un paso crucial de la secuencia de reacciones. Una vez completados los pasos 1 y 2, un conjunto de enzimas que no participan en la glucólisis pueden convertir los productos de las reacciones en reactantes utilizados en otras vías metabólicas. Entonces, antes del paso 3 la secuencia se puede interrumpir y los subproductos pueden utilizarse eficazmente en otra parte de la célula. Esto no es así para los siguientes pasos de la glucólisis. Una vez se sintetiza fructosa-1,6-bifosfato ya no hay forma de detener el proceso. De acuerdo con estas observaciones, tiene sentido que la vía se «encienda» o se «apague» en el paso 3.

No obstante, la observación de que el ATP inhibe la fosfofructocinasa suscita una pregunta importante: ¿por qué inhibe la reacción también el ATP, un sustrato necesario para la reacción en el paso 3? En la inmensa mayoría de los casos, la adición de un sustrato *acelera* la velocidad de una reacción química, en vez de enlentecerla.

Para explicar esta situación extraña, los biólogos hipotetizaron que las altas concentraciones de ATP son una señal de que la célula no necesita producir más ATP. Cuando una en-

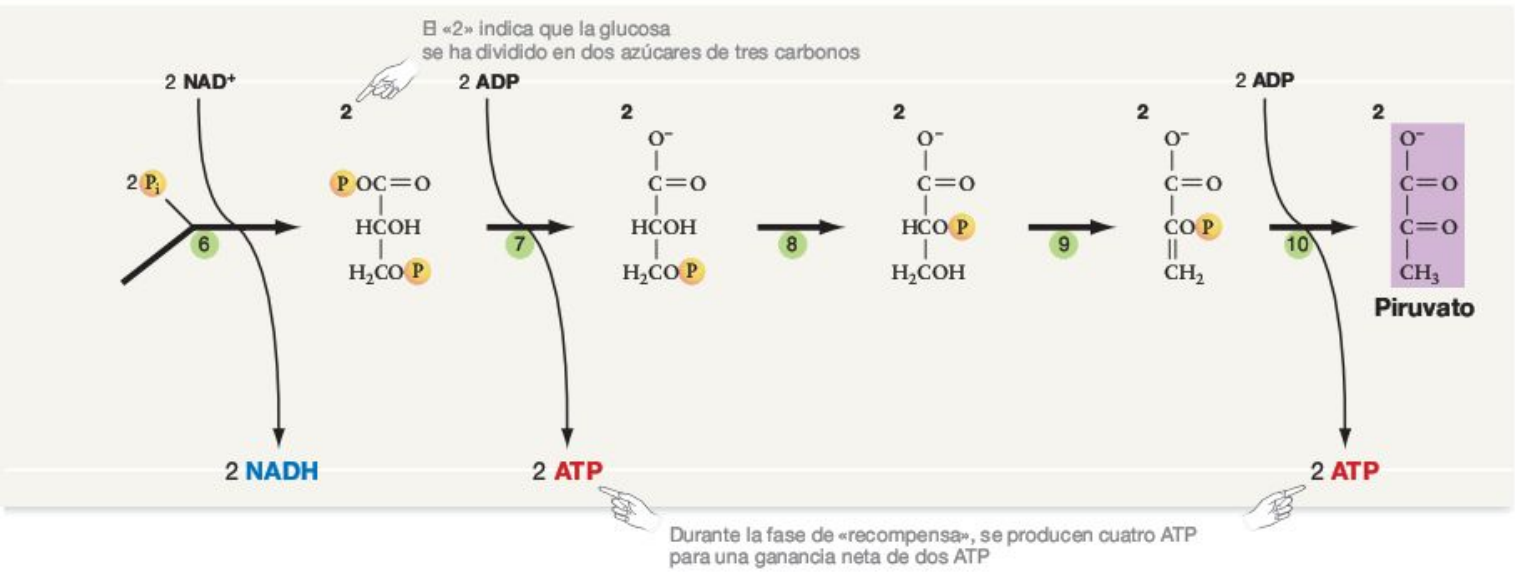


FIGURA 9.14 Las vías metabólicas pueden estar reguladas por inhibición por retroalimentación. La inhibición por retroalimentación ocurre cuando el producto de una vía metabólica inhibe una enzima activa en una fase anterior de la vía.

PREGUNTA ¿Por qué la regulación sería menos eficaz si el producto inhibiera la enzima 3 en vez de la enzima 1?

zima de una vía es inhibida por el producto de la secuencia de reacciones, se dice que tiene lugar una **inhibición por retroalimentación** (**Figura 9.14**). La molécula producto se «retroalimenta» para interrumpir la secuencia de reacciones cuando el producto es abundante. En la glucólisis, las células capaces de interrumpir las reacciones cuando el ATP abunda pueden guardar sus depósitos de glucosa para cuando el ATP escasee. Como resultado, la selección natural favorecería a los individuos que tengan moléculas de fosfofructocinasa que se inhiban por altas concentraciones de ATP.

Esta hipótesis ofrecía una explicación satisfactoria a la pregunta de por qué el ATP inhibe el paso crucial de la glucólisis, pero no explicaba *cómo* las altas concentraciones del sustrato inhiben la enzima. La respuesta llegó después, cuando los investigadores pudieron determinar la estructura tridimensional de la fosfofructocinasa. Como muestra la **Figura 9.15,** la fosfofructocinasa tiene dos lugares de unión distintos para el ATP. El ATP se puede unir al lugar activo de la enzima o a un lugar que cambia la actividad de la enzima, un **lugar regulador.** En

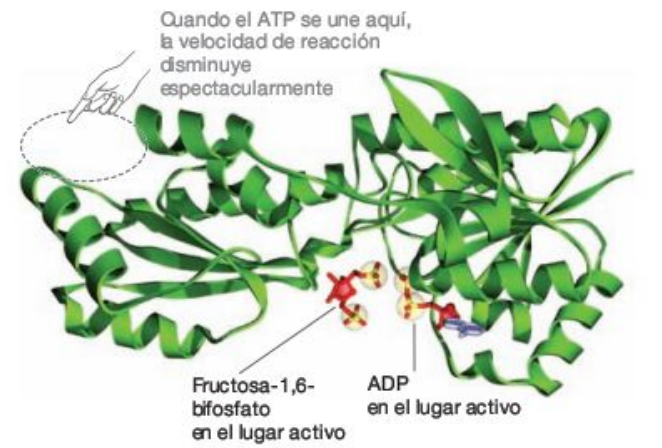


FIGURA 9.15 La fosfofructocinasa tiene dos lugares de unión para el ATP. Modelo de una de las cuatro subunidades idénticas de la fosfofructocinasa. Observa el lugar activo, donde se transfiere un grupo fosfato del ATP para formar fructosa-1,6-bifosfato, y el lugar regulador, donde se une el ATP.

PREGUNTA El lugar activo tiene mucha más afinidad por el ATP que el lugar regulador. ¿Cuáles serían las consecuencias si el lugar regulador tuviera más afinidad por el ATP que el lugar activo?

el lugar activo, el ATP se convierte en ADP y el grupo fosfato se transfiere a la fructosa-6-fosfato. Esta reacción resulta en la síntesis de fructosa-1,6-bifosfato. Sin embargo, cuando las concentraciones de ATP son altas, la molécula también se une al lugar regulador de la fosfofructocinasa. Cuando el ATP se une en este segundo lugar, la conformación de la enzima cambia de tal forma que provoca que la velocidad de reacción en el lugar activo disminuya de manera espectacular. En este caso, el ATP actúa como un regulador alostérico (véase el Capítulo 3).

Gracias a avances como estos, la glucólisis es una de las vías metabólicas mejor estudiadas. Ahora bien, la siguiente pregunta es: ¿qué pasa con el producto? ¿Cómo se procesa el piruvato?

9.4 Procesamiento del piruvato

En los eucariotas, el piruvato producido por la glucólisis se transporta del citosol a las mitocondrias. Como se indicó en el Capítulo 7, las mitocondrias son organelas presentes en prácticamente todos los eucariotas. La **Figura 9.16** muestra un diagrama y una imagen de esta organela generada con una técnica llamada tomografía crioelectrónica[1]. Observa que la mitocondria tiene dos membranas y que la interior está llena de capas de estructuras saculares llamadas **crestas.** Las crestas están conectadas con la parte principal de la membrana interna por tubos cortos. La región dentro de la membrana interna pero fuera de las crestas se llama **matriz mitocondrial**.

El piruvato producido por la glucólisis atraviesa la membrana mitocondrial externa y entra en el espacio intermembranoso por unos pequeños poros. La entrada a la matriz se produce por transporte activo, gracias a una proteína de membrana llamada transportador de piruvato, situada en la membrana interna. Como el transporte de piruvato a la mitocondria es un proceso activo, constituye un paso de la oxidación de la glucosa que necesita energía.

¿Qué le sucede al piruvato una vez dentro de la mitocondria? Esta pregunta no tuvo respuesta hasta que se descubrió que un compuesto orgánico llamado **coenzima A (CoA)** funciona como cofactor en una gran variedad de reacciones catalizadas por enzimas celulares. Quizá recuerdes del Capítulo 3 que muchas enzimas requieren algún tipo de cofactor para funcionar. Los cofactores suelen ser un ion metálico o una molécula orgánica relativamente pequeña llamada coenzima. A menudo, las coenzimas se unen al lugar activo de la enzima y estabilizan el estado de transición de la reacción. Algunas coenzimas, por ejemplo, donan o aceptan electrones durante una reacción redox; otras transfieren un grupo acetilo ($-COCH_3$) o cadenas de carbono. La CoA funciona como una coenzima aceptando primero y después transfiriendo un grupo acetilo a un sustrato. De hecho, la «A» de «CoA» significa acetilación. Cuando un grupo acetilo se une a un átomo de azufre en un extremo de la molécula de CoA, se forma **acetil-CoA**. Cuando un grupo acetilo se une al CoA, el grupo acetilo se activa y puede transferirse fácilmente a una molécula receptora.

[1]La tomografía crioelectrónica ha proporcionado una visión mucho más precisa de la morfología mitocondrial, comparado con lo deducido a partir de la microscopia electrónica de transmisión. Véase una revisión reciente en C. Mannella, *Biochemica et Biophysica Acta* 1762 (2006): 140-147.

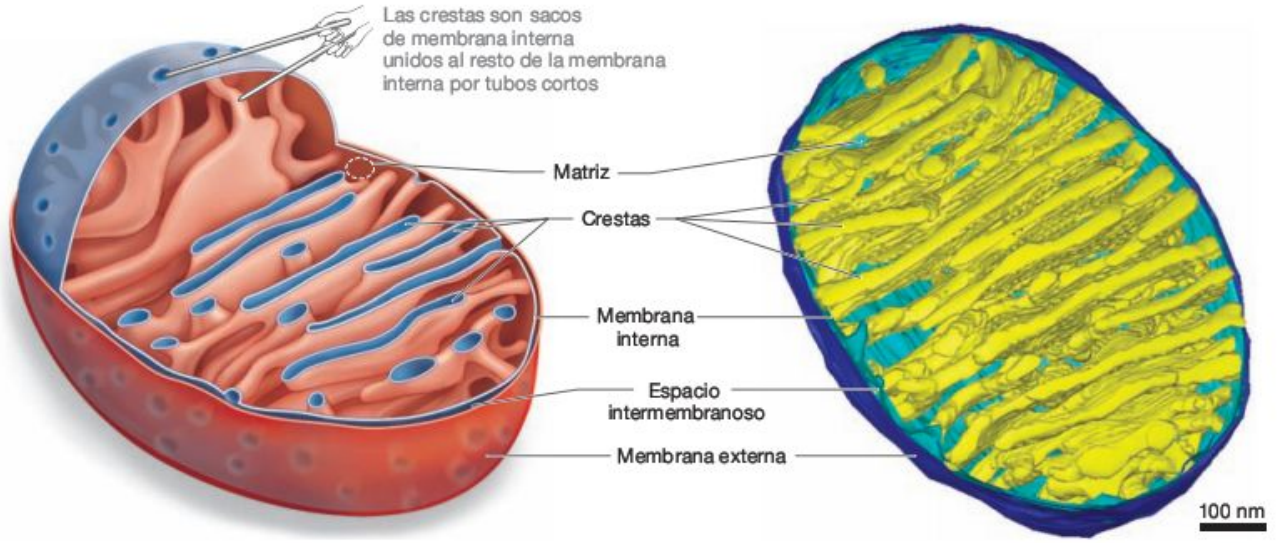


FIGURA 9.16 Estructura de la mitocondria. Estas imágenes están basadas en investigaciones recientes mediante una técnica de imagen llamada tomografía crioelectrónica. Observa que las mitocondrias tienen membranas externas e internas, y que la membrana interna está unida mediante tubos cortos a unas estructuras saculares llamadas crestas. El procesamiento del piruvato tiene lugar dentro de la matriz mitocondrial.

Poco después de que se revelara la función de la CoA como coenzima, otros investigadores descubrieron que el piruvato reacciona con la CoA para producir acetil-CoA. Trabajos de seguimiento mostraron que la conversión del piruvato en acetil-CoA se produce en una serie de pasos dentro de un complejo enzimático intricado y enorme llamado **piruvato deshidrogenasa.** En los eucariotas, la piruvato deshidrogenasa está situada en la matriz mitocondrial. En bacterias y arqueas, se encuentra en el citosol.

A medida que se procesa el piruvato, el NAD^+ se reduce a NADH y uno de los carbonos del piruvato se oxida a CO_2. El acetilo de dos carbonos que queda se transfiere a la CoA (**Figura 9.17**). El acetil-CoA es el producto final del procesamiento del piruvato en la oxidación de la glucosa.

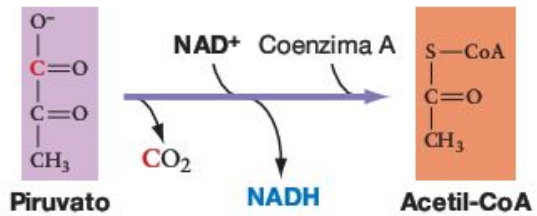


FIGURA 9.17 El piruvato se oxida a acetil-CoA. La reacción aquí mostrada está catalizada por la piruvato deshidrogenasa

EJERCICIO Encima de la reacción, escribe el nombre de tres moléculas cuya presencia acelera la reacción. Márcalas como «control positivo». Por debajo de la reacción, escribe tres moléculas cuya presencia enlentece la reacción. Márcalas como «inhibición por retroalimentación».

EJERCICIO Señala el grupo acetilo ($-C_2H_3O$) del acetil-CoA. Marca el átomo de azufre de la CoA donde se une el grupo acetilo.

Sin embargo, cuando hay mucho ATP los pasos descritos no tienen lugar. El procesamiento del piruvato se detiene cuando la piruvato deshidrogenasa resulta fosforilada. En este caso, la fosforilación cambia la forma de la piruvato deshidrogenasa de tal modo que su capacidad catalítica se inhibe. Altas concentraciones de otros productos (en concreto, de acetil-CoA y NADH) también aumentan la fosforilación del complejo enzimático. Al igual que el control de la actividad de la fosfofructocinasa en la glucólisis, estos son ejemplos de inhibición por retroalimentación. Los productos de la reacción se retroalimentan para interrumpir o enlentecer la vía.

Por el contrario, la presencia de altas concentraciones de NAD^+, CoA o adenosín monofosfato (AMP), indicativas de reservas de ATP bajas, acelera las reacciones catalizadas por el complejo de la piruvato deshidrogenasa. Para englobar este punto, los biólogos dicen que el procesamiento del piruvato está bajo un control positivo y otro negativo. Grandes concentraciones de productos inhiben el complejo enzimático; grandes concentraciones de reactantes y bajas concentraciones de productos lo estimulan. El procesamiento del piruvato es un punto regulador crucial en la oxidación de la glucosa.

No obstante, si las concentraciones de ATP son bajas en una célula, el complejo produce activamente mucho acetil-CoA. Este compuesto participa en una reacción que da comienzo al siguiente paso de la oxidación de la glucosa: el ciclo de Krebs.

9.5 El ciclo de Krebs

Mientras Embden, Meyerhof y otros estaban descubriendo la secuencia de reacciones de la glucólisis, los biólogos de distintos laboratorios se centraban en un conjunto diferente de reacciones redox que se producían en células que respiraban activamente. En estas reacciones participan pequeños ácidos

orgánicos como el citrato, el malato y el succinato. Puesto que tienen la forma R-COOH, estas moléculas se llaman ácidos carboxílicos. En algunos casos, las reacciones redox que producen ácidos carboxílicos también resultan en la formación de dióxido de carbono. Recuerda de la Sección 9.1 que el dióxido de carbono es una forma de carbono muy oxidada que constituye el producto final del metabolismo de la glucosa. Así pues, era lógico que los investigadores propusieran que la oxidación de pequeños ácidos carboxílicos podía ser un componente importante de la oxidación de la glucosa.

Los primeros investigadores hicieron varias observaciones cruciales acerca de estas reacciones. En primer lugar, un total de ocho pequeños ácidos carboxílicos se oxidan lo suficientemente rápido como para deducir que participan en el metabolismo de la glucosa, que se postula como el conjunto de reacciones de oxidación más rápido en las células. En segundo lugar, cuando se añade a las células uno de estos ácidos carboxílicos, la velocidad de oxidación de la glucosa aumenta. Sin embargo, las moléculas añadidas no parecían agotarse. En cambio, prácticamente todos los ácidos carboxílicos añadidos parecían recuperarse después. La razón era un enigma. Aunque esta observación seguía sin respuesta, los bioquímicos que trabajaban en las reacciones pudieron determinar el orden en que se oxidaban los ocho ácidos. El resultado es la vía de la reacción mostrada en la **Figura 9.18a.**

El misterio de por qué los productos intermedios de la vía no se agotaban se resolvió cuando Hans Krebs se dio cuenta de que la secuencia de reacción podría ser cíclica en vez de lineal. Krebs hizo otra aportación fundamental cuando propuso que la secuencia de reacción estaba unida directamente al procesamiento del piruvato producido por la glucólisis. Para probar estas hipótesis, Krebs y un colaborador se dispusieron a determinar si el piruvato (el producto final de la glucólisis) podía reaccionar con el oxalacetato (el ácido carboxílico más oxidado). Dado que el oxalacetato era el producto final de la vía de la Figura 9.18a, la hipótesis del ciclo predecía que una reacción del oxalacetato con el piruvato debería producir el producto inicial de la vía: el ácido carboxílico de seis carbonos llamado citrato (**Figura 9.18b**).

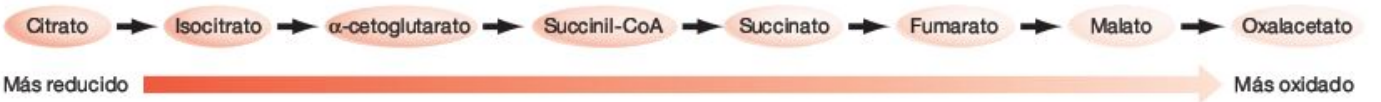
¿Cuál fue el resultado? Como habían predicho, cuando los biólogos añadían oxalacetato y piruvato a las células se formaba citrato. Basándose en este resultado, Krebs propuso que el piruvato se oxida a dióxido de carbono mediante un ciclo de reacciones. En honor a ese descubrimiento, la vía se llamó ciclo de Krebs[2].

Al comienzo de la década de 1940, cuando se dispuso de isótopos radiactivos, los investigadores de varios laboratorios los utilizaron para confirmar la naturaleza cíclica del ciclo de Krebs. Por ejemplo, mediante la adición de citrato o piruvato marcados con radiactividad y el análisis de los compuestos radiactivos resultantes, fue posible demostrar que los átomos de carbono pasan por el ciclo de reacciones que Krebs había propuesto. Después, el descubrimiento del complejo de la piruvato deshidrogenasa demostró que el compuesto clave del ciclo de Krebs es el acetil-CoA, no el piruvato.

Para resumir las Secciones 9.4 y 9.5, las reacciones catalizadas por la piruvato deshidrogenasa actúan como un paso preparatorio del ciclo de Krebs. El acetil-CoA producido por el procesamiento del piruvato reacciona a continuación con el oxalacetato, formando citrato. Una vez completado el procesamiento del piruvato en la mitocondria, los tres carbonos del piruvato se oxidan a dióxido de carbono. Uno de los carbo-

[2]El ciclo de Krebs también se conoce como el *ciclo del ácido cítrico* porque empieza con el citrato, que se convierte en ácido cítrico al recibir protones. Puesto que el ácido cítrico tiene tres grupos carboxilo, la secuencia de reacciones también se llama *ciclo del ácido tricarboxílico (TCA)*.

(a) Los ácidos carboxílicos oxidados durante la respiración celular.



(b) Hipótesis del ciclo de Krebs.

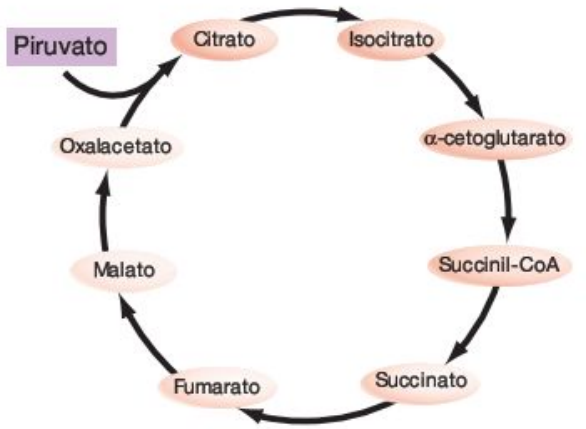


FIGURA 9.18 En el ciclo de Krebs se oxida una serie de ácidos carboxílicos. **(a)** Las ocho moléculas oxidadas en células con respiración activa están representadas en orden según su tendencia a donar o aceptar electrones en reacciones redox. **(b)** Hans Krebs propuso que si el piruvato de la glucólisis reaccionaba con el oxalacetato para formar citrato, entonces las ocho reacciones del apartado (a) formarían un ciclo.

EJERCICIO Krebs realmente se equivocaba afirmando que el piruvato empezaba el ciclo. En la parte (b), añade la molécula correcta que vincula el piruvato con el ciclo.

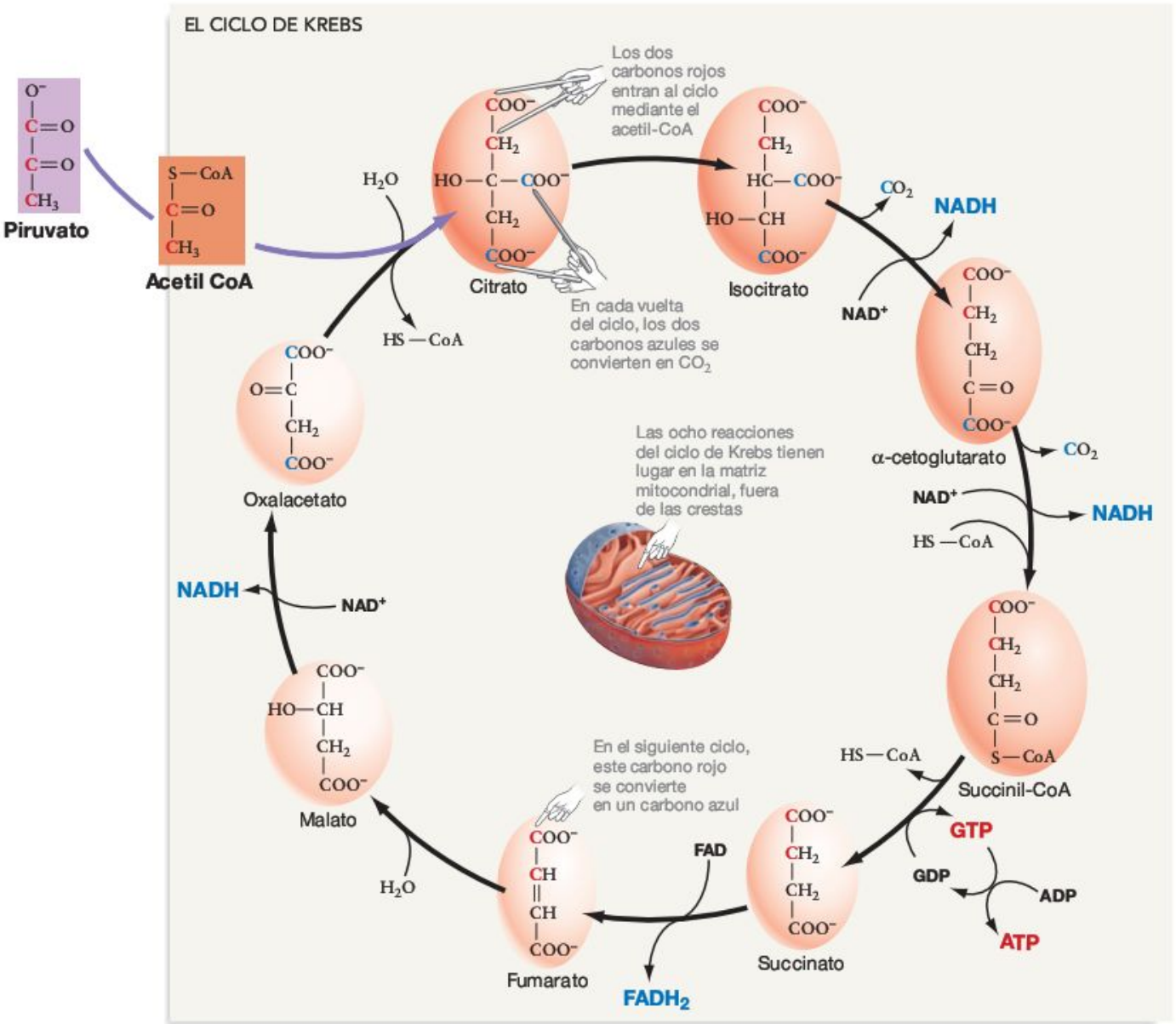


FIGURA 9.19 El ciclo de Krebs completa la oxidación de la glucosa. El acetil-CoA entra en el ciclo de Krebs y salen dióxido de carbono, NADH, $FADH_2$ y GTP. El GTP se produce por fosforilación a nivel de sustrato y después se convierte en ATP. Si sigues cada átomo de carbono en su viaje por el ciclo varias veces, llegarás a una conclusión importante: todos los carbonos del ciclo se posicionan finalmente como «carbonos azules» que se liberan como CO_2. Esto sucede así porque los «carbonos rojos» del fumarato (que es simétrico) pueden cambiar de posición cuando se forma el malato.

nos se oxida en el complejo de la piruvato deshidrogenasa, y dos en el propio ciclo de Krebs. Como indica la **Figura 9.19,** la energía liberada por la oxidación de una molécula de acetil-CoA se utiliza para producir tres moléculas de NADH, una de $FADH_2$ y una de **guanosín trifosfato (GTP)** mediante fosforilación a nivel de sustrato. El GTP se convierte luego en ATP. El piruvato y la CoA entran en la secuencia de reacciones; salen CoA, dióxido de carbono, ATP, NADH y $FADH_2$. En bacterias y arqueas, las enzimas responsables del procesamiento del piruvato y el ciclo de Krebs están situadas en el citosol. En los eucariotas, la mayoría de las enzimas responsables del ciclo de Krebs están en la matriz mitocondrial.

¿Cómo se regula el ciclo de Krebs?

Como la glucólisis y el procesamiento del piruvato, el ciclo de Krebs está cuidadosamente regulado. Las velocidades de reacción son altas cuando escasea el ATP, y bajas cuando abunda. En la **Figura 9.20** están destacados los principales puntos de control. Observa que la enzima que convierte el acetil-CoA en

FIGURA 9.20 El ciclo de Krebs se regula mediante inhibición por retroalimentación. El ciclo de Krebs se enlentece cuando hay mucho ATP y NADH. El ATP actúa como un regulador alostérico, mientras que el NADH funciona como un inhibidor competitivo.

PREGUNTA ¿En qué se diferencian la regulación alostérica y la inhibición competitiva? (La respuesta debería incluir un bosquejo de cómo funcionan).

citrato se inactiva cuando el ATP se une a ella. Al igual que el control de la actividad de la fosfofructocinasa en la glucólisis y la actividad de la piruvato deshidrogenasa, este es un ejemplo de inhibición por retroalimentación. Los productos de la reacción se retroalimentan para interrumpir o enlentecer la vía.

Como indica la Figura 9.20, la inhibición por retroalimentación también sucede en otros dos puntos posteriores del ciclo. En el primero de esos dos puntos, el NADH se une al lugar activo de la enzima. Este es un ejemplo de inhibición competitiva (véase el Capítulo 3). En el segundo punto, el ATP se une a un lugar regulador alostérico. Así pues, el ciclo de Krebs puede interrumpirse en muchos puntos, mediante distintos mecanismos de inhibición por retroalimentación.

Gracias a la aceleración de la oxidación de la glucosa cuando escasea el ATP y el enlentecimiento de las reacciones cuando hay mucho ATP, las células acoplan cuidadosamente la tasa de respiración celular a sus requerimientos energéticos. La selección natural ha favorecido la evolución de enzimas que permiten a las células conservar glucosa, piruvato y acetil-CoA. El ATP se produce a demanda.

¿Qué sucede con el NADH y el $FADH_2$?

La **Figura 9.21** revisa las relaciones entre glucólisis, procesamiento del piruvato y ciclo de Krebs, e identifica dónde sucede cada proceso en células eucariotas. Por cada molécula de glucosa completamente oxidada a seis moléculas de dióxido de carbono, la célula produce diez moléculas de NADH, dos de $FADH_2$, y cuatro de ATP. La reacción total de la glucólisis y el ciclo de Krebs se puede formular así:

$$C_6H_{12}O_6 + 10\ NAD^+ + 2\ FAD + 4\ ADP + 4\ P_i \rightarrow 6\ CO_2 + 10\ NADH + 2\ FADH_2 + 4\ ATP$$

Las moléculas de ATP se producen mediante fosforilación a nivel de sustrato y se pueden usar para provocar reacciones endergónicas, movimiento, o hacer funcionar bombas de membrana. Las moléculas de dióxido de carbono son un gas que se elimina como desecho, se expulsa en la espiración; las plantas lo liberan o lo utilizan como reactante de la fotosíntesis.

¿Qué sucede con el NADH y el $FADH_2$ producidos por la glucólisis y el ciclo de Krebs? Recuerda que la reacción global de la oxidación de la glucosa es:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_20 + \text{energía}$$

La glucólisis y el ciclo de Krebs explican la glucosa, el CO_2 y parte de la energía química que resulta de la reacción global (porque se produce ATP). Pero el O_2 y H_2O que aparecen en la reacción global de oxidación de la glucosa no han apare-

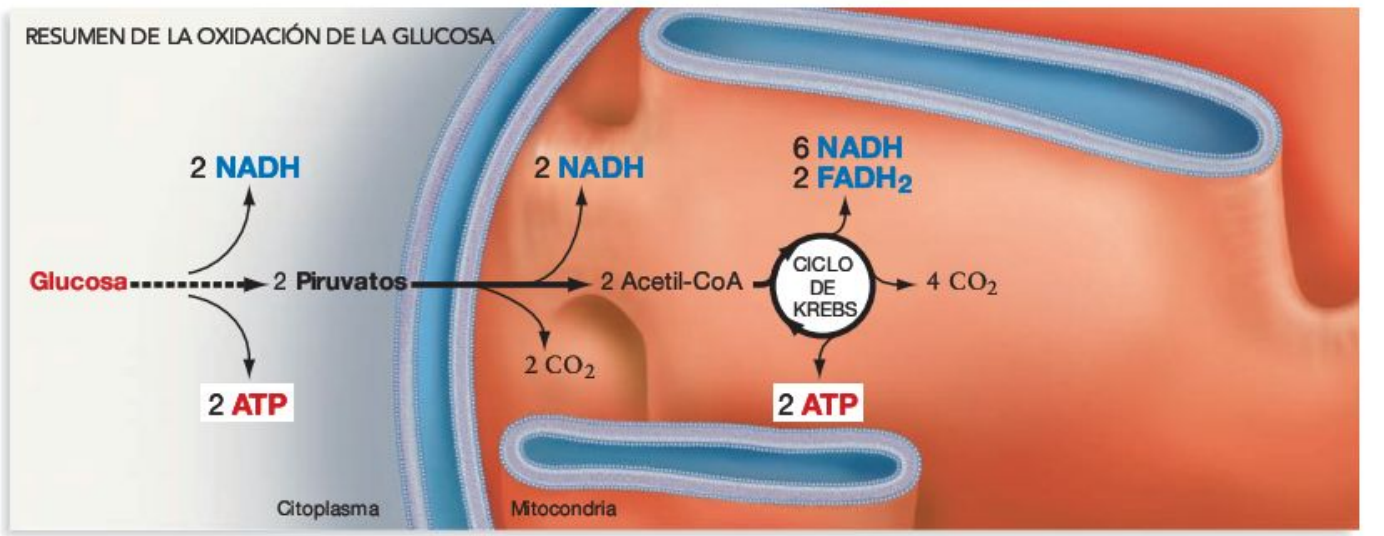


FIGURA 9.21 Resumen de la oxidación de la glucosa. La glucosa se oxida completamente a dióxido de carbono mediante la glucólisis, la posterior oxidación del piruvato, y después el ciclo de Krebs. En los eucariotas, la glucólisis se produce en el citosol; la oxidación del piruvato y el ciclo de Krebs tienen lugar en la matriz mitocondrial.

EJERCICIO Señala la membrana externa, la membrana interna y las crestas saculares de la mitocondria.

cido todavía. Tampoco la mayor parte de la energía química. La reacción que falta es:

$$NADH + FADH_2 + O_2 + ADP + P_i \rightarrow NAD^+ + FAD + H_2O + ATP$$

En esta reacción, el oxígeno se reduce para formar agua. Los electrones que provocan la reacción redox provienen del NADH y del $FADH_2$. Estas moléculas se oxidan a NAD^+ y FAD.

De hecho, la glucólisis, el procesamiento del piruvato y el ciclo de Krebs transfieren electrones de la glucosa al NAD^+ y al FAD, creando NADH y $FADH_2$. Después, estas moléculas llevan los electrones al oxígeno, que funciona como el receptor final de electrones en las células eucariotas. Cuando el oxígeno acepta los electrones, se produce agua. Ahora están explicados todos los componentes de la reacción global de oxidación de la glucosa.

¿Cómo se produce la parte final del proceso? Y en concreto, ¿cómo se genera ATP cuando los electrones se transfieren del NADH y el $FADH_2$ al O_2? En la década de 1960, muchos años después de que se descubrieran los detalles de la glucólisis y el ciclo de Krebs, surgió una sorprendente respuesta, muy polémica, a estas preguntas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Durante la glucólisis, el procesamiento del piruvato, y el ciclo de Krebs, una molécula de glucosa ($C_6H_{12}O_6$) se oxida completamente a seis moléculas de dióxido de carbono (CO_2).

Deberías ser capaz de...

Hacer un modelo de los siguientes componentes de la respiración celular, tomando un trozo de papel grande como si fuera una célula. Dibuja una gran mitocondria. Recorta pequeños cuadrados e identifícalos como glucosa, reacciones glucolíticas, reacciones del ciclo de Krebs, complejo de la piruvato deshidrogenasa, acetil-CoA, CO_2, ADP → ATP, NAD → NADH y FAD → $FADH_2$.

1) Sitúa cada cuadrado en los lugares adecuados de la célula.
2) Dibuja flechas para conectar las moléculas y las reacciones apropiadas.
3) Representa los electrones con monedas, y demuestra cómo se oxida la glucosa a CO_2.
4) Señala los puntos donde hay regulación.

Una vez que tu modelo funcione, estarás listo para considerar qué sucede con el NADH y el $FADH_2$ que has producido.

9.6 Transporte de electrones y quimiósmosis

La respuesta a una pregunta básica de la oxidación del NADH y el $FADH_2$ resultó ser muy sencilla. Para determinar dónde ocurren las reacciones de oxidación en los eucariotas, los investigadores aislaron mitocondrias mediante técnicas de centrifugación diferencial (descritas en el Capítulo 7). Después rompieron las organelas y separaron las membranas interna y externa de la matriz mitocondrial y de la solución en el espacio intermembranoso. Descubrieron que el NADH podía oxidarse en las membranas aisladas, pero no en la matriz ni en el líquido intermembranoso. Trabajos de seguimiento demostraron que el proceso de oxidación ocurre en la membrana mitocondrial interna y en las membranas de las crestas. En los procariotas, la oxidación del NADH tiene lugar en la membrana plasmática.

Los biólogos que analizaron los componentes de esas membranas hicieron un descubrimiento crucial cuando aislaron moléculas que pasan de estar reducidas a oxidadas (y viceversa) durante la respiración. Se propuso que estas moléculas eran la clave del procesamiento del NADH y el $FADH_2$. Pero, ¿cuáles son esas moléculas y cómo funcionan?

Componentes de la cadena de transporte de electrones

En conjunto, las moléculas responsables de la oxidación del NADH y el $FADH_2$ se denominan «cadena de transporte de electrones» (ETC). Mientras los electrones pasan de una proteína a otra de la cadena, la energía liberada por las reacciones redox se utiliza para bombear protones a través de la membrana interna de la mitocondria. Una vez establecido este gradiente de protones, un flujo de protones a través de la enzima ATP sintasa provoca la formación de ATP a partir de ADP y P_i. Una vez que los electrones del final de la cadena son aceptados por parte del oxígeno para formar agua, la oxidación de la glucosa se completa.

Para entender cómo funciona la ETC, resultan cruciales varios puntos:

- La mayoría de estas moléculas son proteínas que contienen grupos químicos distintivos donde tienen lugar las reacciones redox. Los grupos activos incluyen estructuras en anillo llamadas flavinas, complejos hierro-azufre y grupos hemo que contienen hierro. Todos esos grupos se reducen y oxidan fácilmente.
- La membrana interna de la mitocondria también contiene una molécula llamada **ubiquinona,** que no es una proteína. La ubiquinona recibió ese nombre porque pertenece a una familia de compuestos llamados quinonas y porque es prácticamente ubicua en los organismos. También se llama **coenzima Q** o simplemente **Q.** La ubiquinona consiste en un anillo carbonado unido a una larga cola formada por subunidades de isopreno. La estructura de Q determina la función de la molécula. La larga cola, rica en isopreno, es hidrófoba. Como resultado, Q es liposoluble y puede moverse eficazmente por toda la membrana mitocondrial. Por el contrario, todas las proteínas de la ETC excepto una están incrustadas en la membrana.
- Las moléculas implicadas en el procesamiento del NADH y el $FADH_2$ se diferencian en su electronegatividad, o tendencia a mantener los electrones.

Como Q y las proteínas de la ETC pueden virar entre un estado reducido y otro oxidado, y dado que se diferencian en su electronegatividad, los investigadores se dieron cuenta de

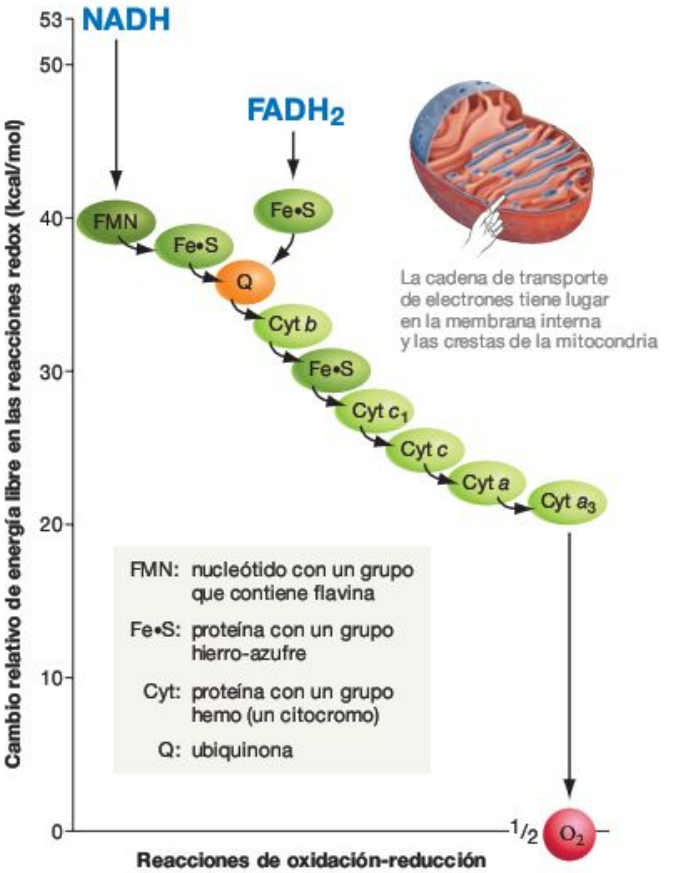


FIGURA 9.22 En una cadena de transporte de electrones tiene lugar una serie de reacciones de oxidación-reducción. Los electrones disminuyen de energía potencial desde los transportadores de electrones NADH y $FADH_2$ a través de la cadena de transporte de electrones, hasta un receptor final de electrones. Cuando el oxígeno es el receptor final de electrones, se forma agua. El cambio global de energía libre de 53 kcal/mol (desde el NADH hasta el oxígeno) está dividido en pequeños pasos.

EJERCICIO Señala las moléculas con la máxima y la mínima electronegatividad de la figura.

que debería ser posible disponer esas moléculas en una secuencia lógica. La idea era que los electrones pasarían de una molécula con menor electronegatividad a otra más electronegativa, mediante una reacción redox. A medida que los electrones se movieran por la cadena, participarían en enlaces covalentes cada vez más fuertes. En cada reacción se liberaría una pequeña cantidad de energía, y la energía potencial de cada enlace disminuiría progresivamente.

La **Figura 9.22** muestra cómo los electrones disminuyen de energía potencial desde los transportadores de electrones NADH y $FADH_2$ hasta el O_2. Los investigadores descubrieron la secuencia de compuestos en la cadena experimentando con venenos que inhiben proteínas concretas de la membrana interna. Por ejemplo, cuando se trata una cadena de transporte de electrones con antimicina A, se reducen el citocromo *b* y Q, pero todos los demás elementos de la cadena permanecen oxidados. Este hallazgo solo tiene sentido si los electrones fluyen del NADH y $FADH_2$ al citocromo *b* y Q antes de pasar a otros componentes.

Experimentos con otros venenos demostraron que el NADH dona un electrón a una proteína que contiene flavina al principio de la cadena, mientras que el $FADH_2$ dona electrones a una proteína con hierro-azufre que a continuación los pasa directamente a Q. Una vez han pasado por todos los demás componentes de la cadena, los electrones son aceptados finalmente por el oxígeno. En condiciones estándar de presión y temperatura en el laboratorio, la diferencia total de energía potencial entre NADH y oxígeno es enorme: 53 kcal/mol.

En resumen, los electrones del NADH yel $FADH_2$ pasan por una cadena de transporte de electrones compuesta por una serie de proteínas y por el Q. Cada molécula sucesiva de la cadena tiene una electronegatividad ligeramente mayor que la anterior. Como los electrones se mueven de un enlace a otro en la cadena, son atraídos cada vez con más fuerza y su energía potencial disminuye. Una molécula especialmente electronegativa (el oxígeno en plantas, animales, hongos, y muchas bacterias y arqueas) actúa como el receptor final de electrones. El transporte de electrones tiene lugar en la membrana interna de las mitocondrias.

Una vez aclarada la naturaleza de la cadena de transporte de electrones, los biólogos conocieron el destino de los electrones del NADH y el $FADH_2$ y la función del oxígeno como receptor final de los electrones. Ahora están explicados todos los electrones presentes originalmente en la glucosa. Esto es satisfactorio, excepto por una pregunta crucial: ¿cómo generan ATP estas reacciones redox? ¿Tiene lugar la fosforilación a nivel de sustrato en la cadena de transporte de electrones, tal como sucede en la glucólisis y el ciclo de Krebs?

Hipótesis quimiosmótica

Durante la década de 1950 la mayoría de los biólogos que trabajaban en la respiración celular asumía que las cadenas de transporte de electrones contienen enzimas que catalizan la fosforilación a nivel de sustrato. Sin embargo, a pesar del intenso trabajo realizado, nadie pudo encontrar un componente de la ETC que fosforilara el ADP para producir ATP.

En 1961, Peter Mitchell rompió radicalmente con las teorías prevalecientes al proponer que la conexión entre el transporte de electrones y la producción de ATP es indirecta. Su hipótesis: la función real de la cadena de transporte de electrones es bombear protones desde la matriz mitocondrial a través de la membrana interna hasta el espacio intermembranoso o el interior de las crestas. Según Mitchell, la actividad de bombeo de la cadena de transporte de electrones conduciría a una acumulación de protones en esas zonas. De esta manera, el espacio intermembranoso o el interior de las crestas se cargaría positivamente respecto a la matriz y tendría una concentración de protones mucho mayor. El resultado sería un fuerte gradiente electroquímico que favorecería la vuelta de los protones a la matriz. Según su hipóteis, una enzima de la membrana interna usaría esta **fuerza protónica** para sintetizar ATP.

Mitchell llamó **quimiósmosis** a la producción de ATP mediante un gradiente de protones, y su propuesta de un nexo indirecto entre el transporte de electrones y la producción de ATP es la hipótesis quimiosmótica. Aunque los defensores de

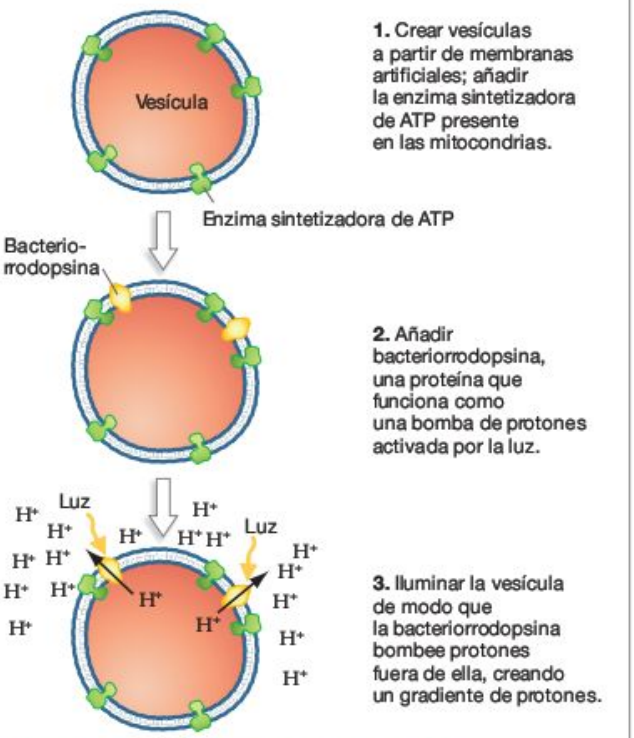
Experimento

Pregunta: ¿Cómo están vinculadas la cadena de transporte de electrones y la producción de ATP?

Hipótesis quimiosmótica: La conexión es indirecta. La ETC crea una fuerza protónica que provoca la síntesis del ATP mediante una proteína mitocondrial.

Hipótesis alternativa: La conexión es directa. La ETC está asociada con enzimas que realizan fosforilación a nivel de sustrato.

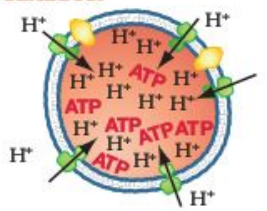
Diseño del experimento:



Predicción de la hipótesis quimiosmótica: Se producirá ATP dentro de la vesícula.

Predicción de la hipótesis alternativa: No se producirá ATP.

Resultados:



Conclusión: La conexión entre el transporte de electrones y la síntesis de ATP es indirecta; el movimiento de protones provoca la síntesis de ATP.

FIGURA 9.23 Pruebas a favor de la hipótesis quimiosmótica.

PREGUNTA ¿Te parece esto una prueba convincente de la hipótesis quimiosmótica? ¿Por qué?

una conexión directa entre el transporte de electrones y la fosforilación a nivel de sustrato se opusieron con fuerza a la idea de Mitchell, varios experimentos cruciales la corroboraron.

Uno de estos experimentos demostró la existencia de un elemento clave en el esquema de Mitchell (**Figura 9.23**): una enzima mitocondrial puede utilizar un gradiente de protones para sintetizar ATP. Los biólogos que realizaron este experimento empezaron produciendo vesículas de membranas artificiales que contenían una enzima sintetizadora de ATP presente en mitocondrias. Además de esta enzima, insertaron bacteriorrodopsina. La bacteriorrodopsina es una proteína de membrana muy estudiada que funciona como una bomba de protones activada por la luz. Cuando la luz alcanza esta proteína, la proteína absorbe parte de la energía lumínica y cambia de conformación de tal modo que bombea protones del interior de una célula, o una vesícula rodeada por una membrana, al exterior. Como resultado, las vesículas experimentales establecían un fuerte gradiente electroquímico a favor del movimiento de protones al interior. Cuando las vesículas se iluminaron para poner en marcha el bombeo de protones, empezó a producirse ATP a partir de ADP en las vesículas. Este resultado apoyaba en gran medida la hipótesis quimiosmótica. La predicción de Mitchell era correcta: en esta situación, la producción de ATP dependía únicamente de la existencia de una fuerza creada por protones, lo cual podía ocurrir *sin* una cadena de transporte de electrones.

Basándose en este y otros experimentos, la mayoría de los biólogos aceptó como válida la hipótesis quimiosmótica. El ATP se produce por un flujo de protones, y no por enzimas dentro de la mitocondria. En la Sección 9.1 se presentó la analogía entre la ETC y una noria. También se puede asemejar la quimiósmosis a una presa hidroeléctrica. La cadena de transporte de electrones es análoga a una serie de bombas gigantes que fuerzan el agua hacia arriba y detrás de una presa. La membrana mitocondrial interna funciona como la presa, y la ATP sintasa es como las turbinas del interior de la presa. En una presa hidroeléctrica, el movimiento del agua hace girar las turbinas y genera electricidad. En una mitocondria se bombean protones en vez de agua. Cuando los protones se mueven a través de la ATP sintasa, la proteína gira y genera ATP.

Si entiendes la quimiósmosis, deberías ser capaz de explicar por qué la producción de ATP durante la respiración celular se califica de indirecta. Más concretamente, deberías ser capaz de explicar la relación entre la oxidación de la glucosa, el gradiente de protones y la ATP sintasa.

La cadena de transporte de electrones y la ATP sintasa están presentes en organismos de todo el árbol de la vida. Bullen ahora mismo en tus células. Analicemos con más detalle cómo funcionan.

¿Cómo se organiza la cadena de transporte de electrones?

Una vez verificadas las predicciones de la hipótesis quimiosmótica, los investigadores se centraron en conocer la estructura tridimensional de los componentes de la cadena de transporte de electrones y en determinar cómo se acopla el transporte de electrones con el bombeo de protones. Este trabajo ha demostrado que los componentes de la ETC se orga-

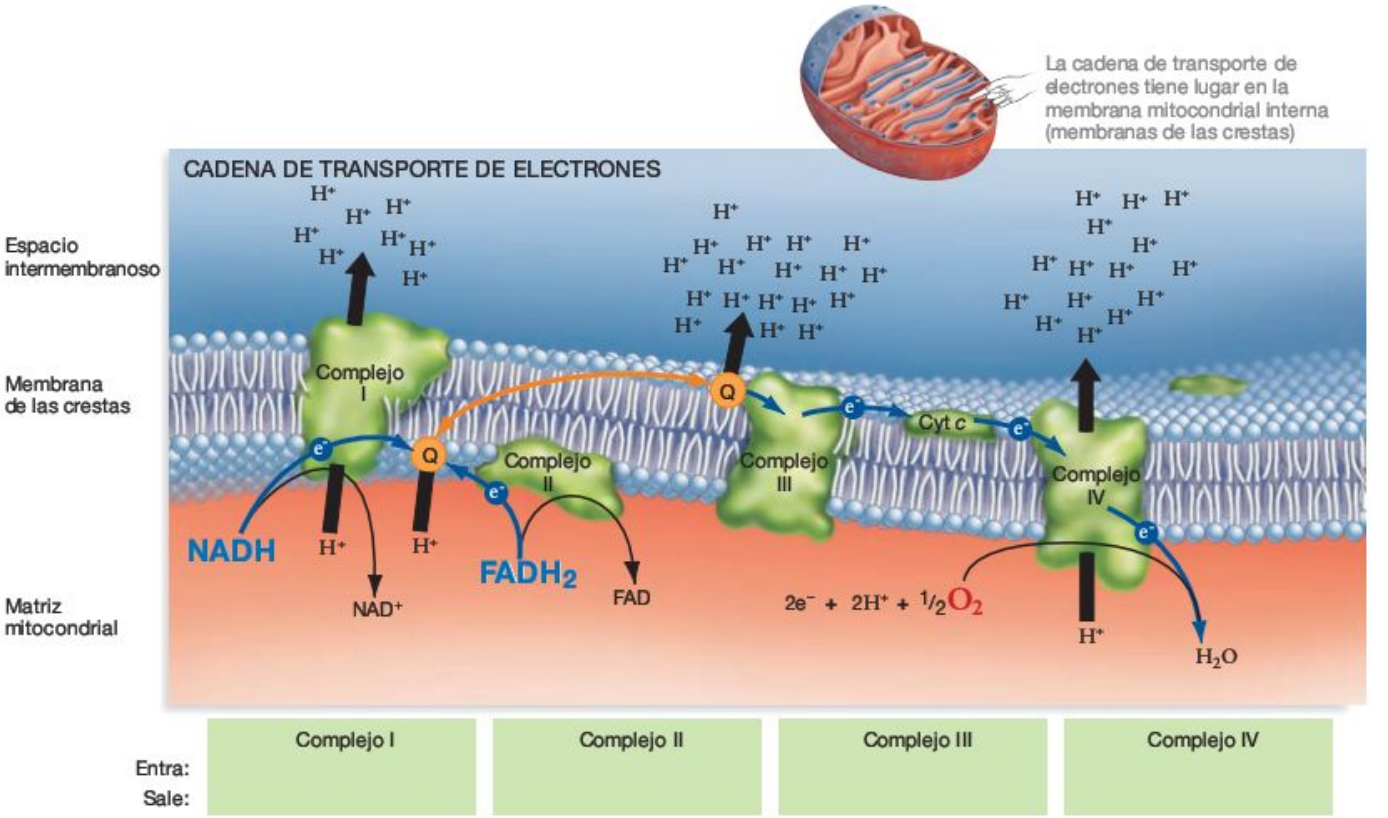


FIGURA 9.24 ¿Cómo está organizada la cadena de transporte de electrones? Los componentes individuales de la cadena de transporte de electrones dibujados en la Figura 9.22 están agrupados en grandes complejos multiproteicos. El citocromo c y Q transportan los electrones de un complejo a otro; Q también lanza protones a través de la membrana. La flecha naranja indica el movimiento de Q. Los complejos I y IV utilizan la energía potencial liberada por las reacciones redox para bombear protones desde la matriz mitocondrial al espacio intermembranoso.

EJERCICIO Dibuja una flecha que atraviese la membrana y márcala como «gradiente de protones». Completa lo que entra y sale de cada complejo en los recuadros de la parte inferior de la figura.

nizan en cuatro grandes complejos de proteínas y cofactores (**Figura 9.24**). Dos de los complejos bombean protones. Q y la proteína **citocromo c** funcionan como lanzaderas transfiriendo protones entre los complejos. Q también transporta un protón a través de la membrana junto con un electrón.

Los estudios estructurales completados hasta la fecha confirman que en los complejos I y IV los protones pasan directamente a través de una serie de transportadores de electrones. Todavía se está trabajando en la ruta exacta que siguen los protones. Tampoco está claro cómo las reacciones redox que tienen lugar dentro de cada complejo (a medida que los electrones disminuyen de energía potencial) posibilitan el movimiento de protones.

La interacción mejor conocida entre transporte de electrones y bombeo de protones tiene lugar en el complejo III. Las investigaciones han demostrado que cuando Q acepta protones del complejo I o II también gana protones. Entonces, la forma reducida de Q difunde a la cara externa de la membrana interna, donde sus electrones se utilizan para reducir un componente del complejo III cerca del espacio intermembranoso. Los protones que lleva Q se liberan al espacio intermembranoso. De esta forma, Q mueve electrones y protones de una cara de la membrana a la otra. Los electrones continúan por la cadena de transporte, y los protones liberados al espacio intermembranoso contribuyen a la fuerza protónica.

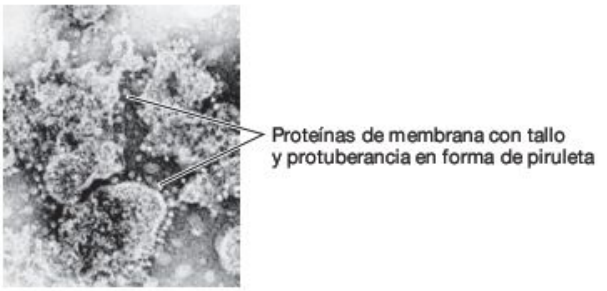
Ahora bien, ¿cómo hace posible la producción de ATP este gradiente de protones?

El descubrimiento de la ATP sintasa

En 1960, Efraim Racker hizo varias observaciones cruciales respecto a cómo se sintetiza el ATP en las membranas mitocondriales. Cuando utilizaba membranas mitocondriales para fabricar vesículas, Racker se dio cuenta de que algunas parecían formarse con el interior de las membranas hacia fuera. La microscopia electrónica reveló que las membranas «expuestas» tenían numerosas proteínas grandes incrustadas en la superficie. Cada una de estas proteínas parecía tener su base en la membrana con un tallo en forma de piruleta y una protuberancia que se extendía fuera de la membrana (**Figura 9.25a**). Si la solución se sometía a vibración o a un compuesto llamado urea, los tallos y las protuberancias se caían.

Racker perseveró en esta técnica para aislar los tallos y las protuberancias y experimentar con ellos. Por ejemplo, descu-

(a) Vesícula formada a partir de una membrana mitocondrial «dada la vuelta».



(b) La unidad F_0 es la base; la unidad F_1 es la protuberancia.

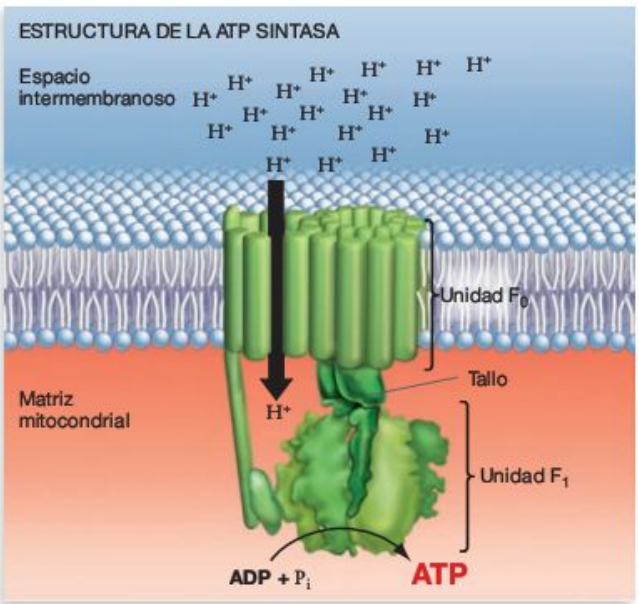


FIGURA 9.25 Estructura de la ATP sintasa. (a) Cuando las porciones de membrana mitocondrial se dan la vuelta y forman vesículas, unas proteínas con una estructura de tallos y protuberancias similares a una piruleta quedan hacia fuera. Normalmente, la parte del tallo y la protuberancia miran hacia dentro de la matriz mitocondrial. **(b)** La ATP sintasa tiene dos componentes principales, llamados F_0 y F_1, unidos por un tallo.

brió que los tallos y las protuberancias aislados podían hidrolizar el ATP, formando ADP y fosfato inorgánico. Las vesículas que solo contenían las bases, sin tallos ni protuberancias, no podían procesar el ATP. No obstante, las bases eran capaces de transportar protones a través de la membrana.

Basándose en estas observaciones, Racker propuso que los tallos y las protuberancias de la proteína son una enzima que hidroliza y sintetiza ATP. Para comprobar esta idea, volvió a poner tallos y protuberancias en las vesículas de las que previamente los había extraído y confirmó que las vesículas sí podían sintetizar ATP. Trabajos de seguimiento también confirmaron esta hipótesis de que la base unida a la membrana es un canal de protones.

Como muestra la **Figura 9.25b,** la estructura de este complejo proteico se conoce ahora razonablemente bien. La protuberancia ATPasa se llama unidad F_1; la base unida a la membrana, transportadora de protones, es la unidad F_0. Las unidades F_1 y F_0 están unidas por el tallo. El complejo se llama globalmente **ATP sintasa.** De acuerdo con el modelo actual, así es como funciona esta enzima: un flujo de protones a través de la unidad F_0 provoca que el tallo que conecta las dos unidades gire. Uniendo filamentos largos de actina al tallo y examinándolo con un videomicroscopio, los investigadores han podido ver la rotación, que puede alcanzar velocidades de 350 revoluciones por segundo. Se piensa que a medida que la unidad F_1 rota junto con el tallo sus subunidades cambian de conformación de tal manera que catalizan la fosforilación de ADP a ATP. La ATP sintasa produce la mayor parte del ATP que nos mantiene vivos.

Fosforilación oxidativa

Como se reseñó anteriormente, la formación de ATP mediante la combinación del bombeo de protones por las cadenas de transporte de electrones y la acción de la ATP sintasa se llama fosforilación oxidativa. Este término es adecuado porque la fosforilación del ADP se basa en la oxidación de NADH y $FADH_2$.

La **Figura 9.26** resume la oxidación de la glucosa y la respiración celular siguiendo el destino de los átomos de carbono y los electrones de la glucosa. Observa que los electrones de la glucosa se transfieren al NADH y al $FADH_2$, atraviesan la cadena de transporte de electrones, y finalmente son aceptados por el oxígeno. El bombeo de protones durante el transporte de electrones crea la fuerza protónica que provoca la síntesis de ATP. El diagrama también indica la proporción aproximada de ATP de cada componente del proceso. Investigaciones recientes han demostrado que se producen unas 30 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa[3]. De estas, la ATP sintasa produce 26 moléculas de ATP. El mensaje fundamental de este punto es que la inmensa mayoría de la «recompensa» de la oxidación de la glucosa tiene lugar mediante fosforilación oxidativa.

Sin embargo, es importante reconocer que la respiración celular puede producirse sin oxígeno. El oxígeno es el receptor de electrones utilizado por todos los eucariotas y una gran diversidad de bacterias y arqueas. De las especies que dependen del oxígeno como receptor de electrones para la ETC se dice que tienen respiración **aeróbica** y reciben el nombre de organismos aeróbicos (la raíz latina *aero-* significa «aire»). Pero muchos miles de especies bacterianas y arqueas utilizan H_2, H_2S, CH_4 y otros compuestos inorgánicos como receptores de electrones. Para especies de ambientes pobres en oxígeno, el nitrato (NO_3^{2-}) y el sulfato (SO_4^{2-}) son receptores de electrones especialmente comunes. De las células que dependen de otros receptores de electrones distintos del oxígeno se dice que utilizan respiración **anaeróbica** («sin aire»). Aunque

[3]Tradicionalmente, los biólogos pensaban que se sintetizarían 36 ATP por cada mol de glucosa oxidada. Trabajos más recientes han demostrado que la cifra real es de 30 ATP, aproximadamente (véase P.C. Hinkle y cols. *Biochemistry* 30 (1991): 3576-3582). También es importante destacar que el número total cambia según las condiciones en la célula.

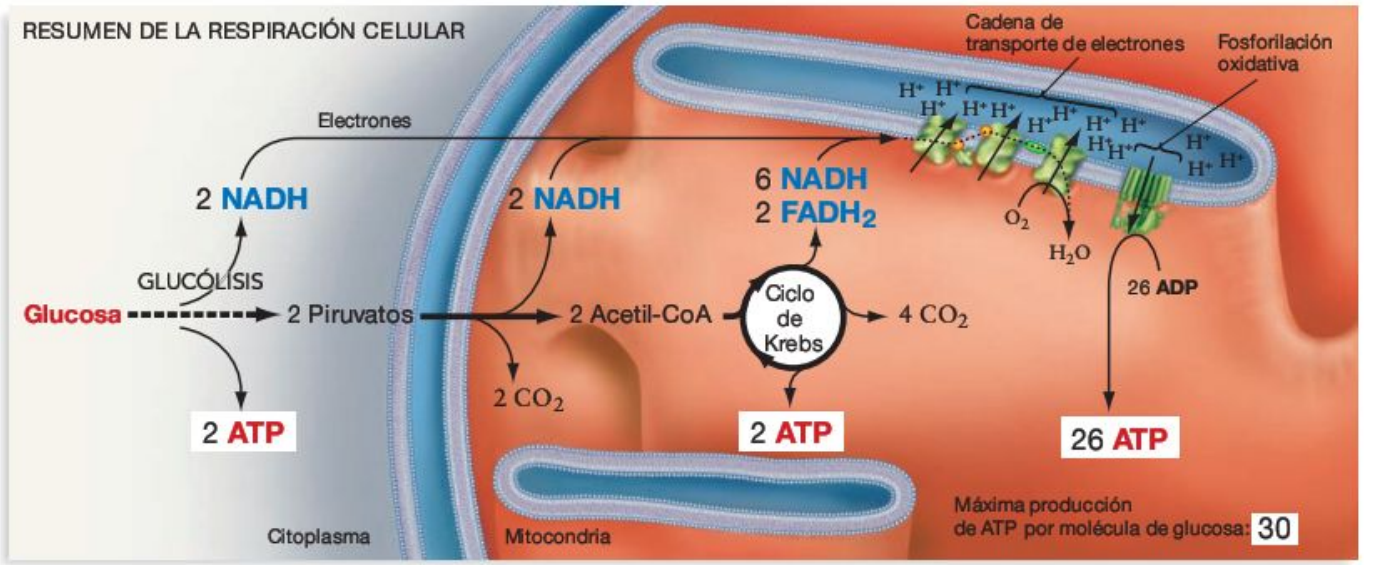


FIGURA 9.26 Resumen de la respiración celular.

EJERCICIO Escribe la reacción global de la oxidación de la glucosa encima de la figura. Explica qué sucede a cada reactante. Identifica el origen de cada producto.

el punto inicial y el final de la respiración celular sean diferentes, estas células siguen siendo capaces de usar cadenas de transporte de electrones para crear una fuerza protónica que provoque la síntesis de ATP. En bacterias y arqueas, la ETC y la ATP sintasa están en la membrana plasmática.

No obstante, el oxígeno es el más eficaz de todos los receptores de electrones, por su alta electronegatividad. Puesto que el oxígeno atrae a los electrones con tanta fuerza, la energía potencial de los electrones en un enlace entre un átomo de oxígeno y otro átomo diferente es escasa. Como resultado, hay una gran diferencia entre la energía potencial de los electrones en el NADH y la energía potencial de los electrones unidos a un átomo de oxígeno (véase la Figura 9.22). La gran diferencia de energía potencial significa que la cadena de transporte de electrones puede generar una gran fuerza protónica. Las células que no utilizan el oxígeno como receptor de electrones no pueden generar tanta diferencia de energía. En consecuencia, no pueden producir tanto ATP como las células que utilizan la respiración aeróbica. Esto es importante: significa que los organismos anaerobios tienden a crecer mucho más despacio que los organismos aerobios. Si compiten células con respiración anaeróbica contra células con respiración aeróbica, las células que usan el oxígeno como receptor final de los electrones casi siempre crecen más rápido y se reproducen más. Por este motivo, las especies que dependen de la respiración anaeróbica suelen vivir en ambientes donde no hay oxígeno. En hábitats sin oxígeno, no tienen que competir con las especies aeróbicas.

¿Qué sucede cuando el oxígeno o los otros receptores de electrones se han agotado temporalmente o no están disponibles? Sin oxígeno o sin otro receptor de electrones a mano, los electrones transportados por el NADH no tienen dónde ir. Cuando esto sucede, la cadena de transporte de electrones se detiene. Todo el NAD^+ de la célula se convierte rápidamente en NADH. Esta situación es potencialmente mortal. Cuando ya no queda NAD^+ para abastecer las reacciones de la glucólisis, no se puede producir ATP. Si no se puede regenerar NAD^+ de alguna manera, la célula morirá. ¿Cómo se las arreglan las células?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Mientras los electrones del NADH y el $FADH_2$ atraviesan la cadena de transporte de electrones, se bombean protones al espacio intermembranoso de la mitocondria.
- El gradiente electroquímico a través de la membrana mitocondrial interna conduce a los protones a través de la ATP sintasa, lo que resulta en la producción de ATP a partir de ADP.

Deberías ser capaz de...

Añadir papeles recortados con el rótulo «ETC» y «ATP sintasa» al modelo que hiciste en la Sección 9.3, y después explicar los pasos del transporte de electrones y la quimiósmosis, utilizando monedas de diez céntimos para representar electrones y de un céntimo para los protones.

9.7 Fermentación

La **fermentación** es una vía metabólica que regenera NAD^+ a partir de depósitos de NADH y permite que la glucólisis siga produciendo ATP en ausencia del receptor de electrones requerido por la ETC. Tiene lugar cuando el piruvato o una molécula derivada del piruvato, y *no* el oxígeno, acepta

electrones del NADH. Cuando el NADH se libra así de los electrones, se produce NAD^+. Con el NAD^+ presente, la glucólisis puede seguir produciendo ATP mediante fosforilación a nivel de sustrato y la célula puede seguir viviendo, incluso cuando las cadenas de transporte de electrones estén paradas por falta de un receptor de electrones. En muchos casos, la molécula formada por la adición de un electrón al piruvato (o a otro receptor de electrones) no puede ser utilizada por la célula. En algunos casos, este producto es tóxico y se excreta de la célula como desecho (**Figura 9.27a**).

En los organismos que utilizan oxígeno como receptor de electrones, la fermentación es una forma alternativa de producir energía cuando se agota el oxígeno temporalmente. Por ejemplo, si esprintas una gran distancia, los músculos empiezan a metabolizar glucosa tan rápido que los pulmones y el sistema circulatorio no pueden aportarles oxígeno con tanta rapidez como para mantener activas las cadenas de transporte de electrones. Cuando no hay oxígeno, las cadenas de transporte de electrones se paran y el NADH no puede donar sus electrones allí. Entonces, el piruvato producido por la glucólisis empieza a aceptar electrones del NADH, y tiene lugar la fermentación (**Figura 9.27b**). El resultado de este proceso, llamado **fermentación del ácido láctico,** es la formación de una molécula producto llamada lactato y la regeneración del NAD^+.

La **Figura 9.27c** ilustra un tipo distinto de fermentación. Estas reacciones, llamadas **fermentación alcohólica,** tienen lugar en el hongo *Saccharomyces cerevisiae* (levadura de cerveza y de panadería). Cuando las células de ese hongo se colocan en un entorno como la masa del pan o una botella de zumo de uva y empiezan a crecer allí, consumen rápidamente todo el oxígeno disponible. No obstante, continúan recurriendo a la glucólisis para metabolizar el azúcar, convirtiendo mediante una enzima el piruvato en acetaldehído, un compuesto de dos carbonos. Esta reacción desprende dióxido de carbono, que hace que la masa de pan suba y crea las burbujas del champán y la cerveza. A continuación, el acetaldehído acepta los electrones del NADH, formando el NAD^+ necesario para que continúe produciéndose la glucólisis. La adición de electrones al acetaldehído resulta en la formación de etanol como producto de desecho. El etanol se excreta de las células de la levadura como desecho pero sirve de ingrediente activo en las bebidas alcohólicas.

Las bacterias y arqueas que sobreviven exclusivamente gracias a la fermentación están presentes en cantidades ingentes en el ambiente sin oxígeno de tu intestino delgado y en el rumen (primer estómago) de las vacas. El rumen es un órgano digestivo especializado que contiene más de 10^{10} (10.000 millones) de células bacterianas y arqueas por *mililitro* de líquido. Las fermentaciones que tienen lugar en esas células resultan en la producción de un conjunto de ácidos grasos. Las vacas utilizan estos productos de la fermentación como fuente de energía. En realidad el ganado no vive directamente de la hierba, solo la comen para alimentar las bacterias y arqueas de las que dependen. Las células que realizan otros tipos de fermentación se utilizan comercialmente en la producción de salsa de soja, tofu, yogur, queso, vinagre y otros productos.

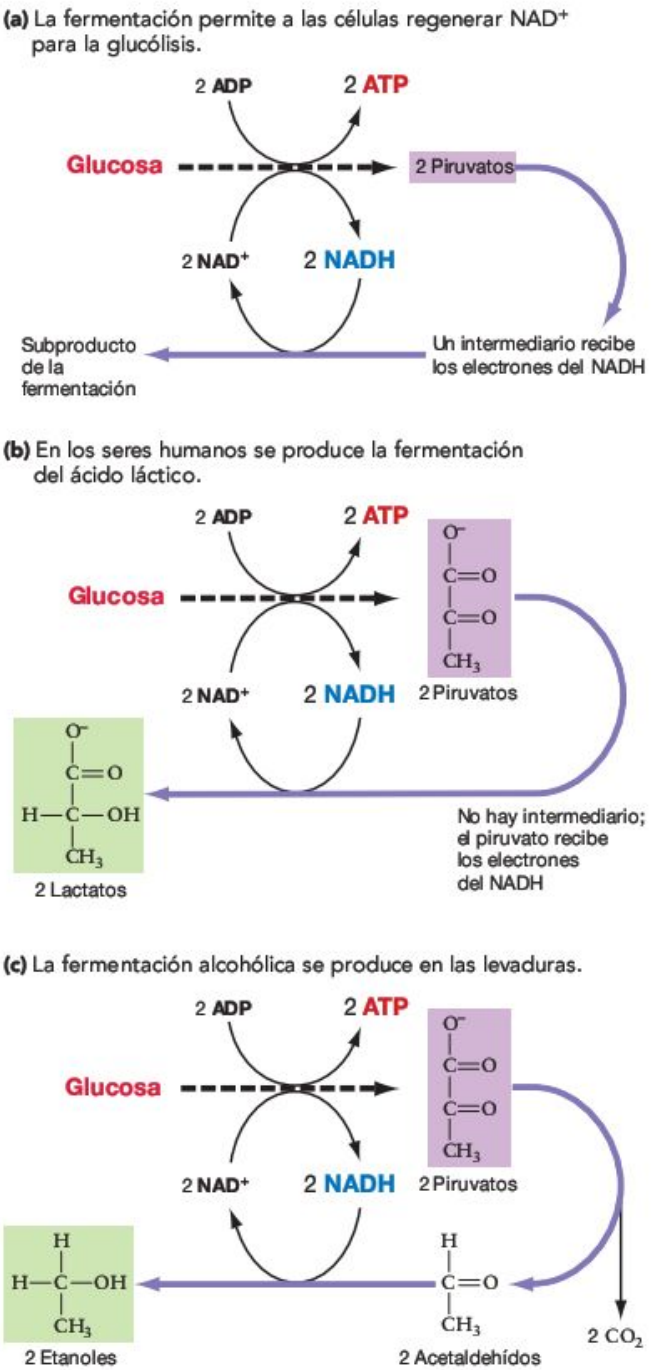


FIGURA 9.27 La fermentación regenera NAD^+ para que la glucólisis pueda continuar. En bacterias, arqueas y eucariotas tienen lugar muchos tipos de fermentación.

Aunque la fermentación es un tipo de metabolismo muy extendido y comercialmente importante, es bastante ineficaz comparado con la respiración celular. La fermentación solo produce dos moléculas de ATP por cada molécula de glucosa metabolizada, mientras que la respiración celular produce unas 30, aproximadamente 15 veces más energía por molécula de glucosa que la fermentación. El motivo de esta diferencia es que la electronegatividad del oxígeno es mucho

mayor que la de los otros receptores de electrones, como el piruvato y el acetaldehído. Como resultado, la reducción de energía potencial entre el principio y el final de la fermentación es una minúscula fracción del cambio de energía potencial que se produce en la respiración celular.

De acuerdo con estas observaciones, no es sorprendente que los organismos capaces de realizar ambos procesos nunca usen la fermentación cuando disponen de un receptor de electrones adecuado para la respiración celular. Los organismos que pueden pasar de la fermentación a la respiración celular que ultiliza oxígeno como receptor de electrones se llaman **aerobios facultativos.** El término aerobio se refiere al uso de oxígeno, mientras que el adjetivo facultativo refleja la capacidad de usar respiración celular cuando hay oxígeno y fermentación cuando no lo hay.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La fermentación tiene lugar en ausencia de una ETC. Consiste en reacciones que oxidan el NADH y regeneran el NAD^+ necesario para la glucólisis.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué los organismos que tienen una ETC además de vías de fermentación nunca fermentan el piruvato si hay un receptor de electrones.
2) Predecir si existen organismos que carezcan por completo de una ATC y solamente produzcan ATP por fermentación.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Glucose Metabolism

9.8 ¿Cómo interacciona la respiración celular con otras vías metabólicas?

Las enzimas, los productos y los intermediarios que participan en la respiración celular y la fermentación no están aislados. Por el contrario, son parte de un gran inventario dinámico de sustancias químicas dentro de la célula. Dado que el metabolismo incluye miles de reacciones químicas diferentes, las cantidades y la naturaleza de las moléculas dentro de las células permanecen en un estado de cambio continuo (**Figura 9.28**). Las vías de fermentación, el transporte de electrones y otros aspectos del metabolismo de los hidratos de carbono pueden ser cruciales para la vida de una célula, pero también tienen que ser contemplados como partes de un todo.

Para entender el inventario químico de las células y el alcance global del metabolismo, es crucial darse cuenta de que las células tienen dos requisitos fundamentales para vivir, crecer y reproducirse: energía y carbono. Más formalmente, las células necesitan una fuente de electrones de alta energía para generar energía química en forma de ATP, y una fuente de moléculas compuestas por carbono que puedan usarse para sintetizar DNA, RNA, proteínas, ácidos grasos y otras moléculas. Las reacciones que degradan moléculas y producen ATP

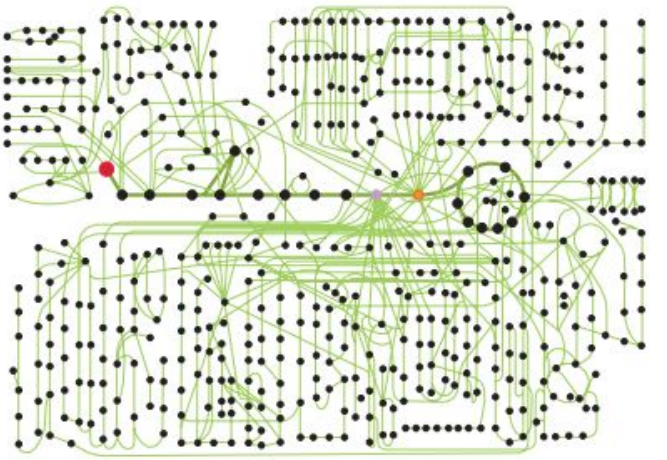


FIGURA 9.28 Las vías metabólicas interaccionan. Representación de unas cuantas de las miles de reacciones químicas que tienen lugar en las células. Los puntos representan moléculas, y las líneas representan reacciones catalizadas por enzimas.

EJERCICIO Indica qué representa el punto rojo y rodea las diez reacciones de la glucólisis. Dibuja un cuadrado alrededor del ciclo de Krebs.

se llaman conjuntamente **catabolismo,** y las reacciones que resultan en la síntesis de moléculas más grandes a partir de componentes más pequeños se llaman **anabolismo.**

¿Cómo interaccionan la glucólisis y el ciclo de Krebs con otras vías catabólicas y con las vías anabólicas? Primero describiremos cómo otras moléculas distintas de los hidratos de carbono sirven de combustible en los eucariotas, y después cómo las moléculas de la glucólisis y el ciclo de Krebs se utilizan a veces como bloques de construcción para sintetizar componentes celulares.

Procesamiento de proteínas y grasas como combustible

La mayoría de los organismos ingieren, sintetizan o absorben una gran variedad de hidratos de carbono. Estas moléculas van desde la sacarosa, la maltosa y otros azúcares simples hasta grandes polímeros como el glucógeno y el almidón. Como se indicó en el Capítulo 5, el glucógeno es la forma principal de depósito de hidratos de carbono en animales, mientras que el almidón es la forma principal de depósito de hidratos de carbono en las plantas. Recuerda que el glucógeno y el almidón son polímeros de glucosa, pero se diferencian en la forma en que se ramifican sus largas cadenas de glucosa. Mediante reacciones catalizadas por enzimas, las células pueden obtener glucosa a partir del glucógeno, el almidón y la mayoría de los azúcares simples. Después, las enzimas de la vía glucolítica pueden procesar la glucosa y la fructosa.

Sin embargo, los hidratos de carbono no son la única fuente importante de compuestos de carbono utilizados en el catabolismo. Como se señaló en el Capítulo 6, las grasas son macromoléculas muy reducidas compuestas de glicerol unido a cadenas de ácidos grasos. En las células, las grasas se degradan habitualmente mediante enzimas para producir glicerol y

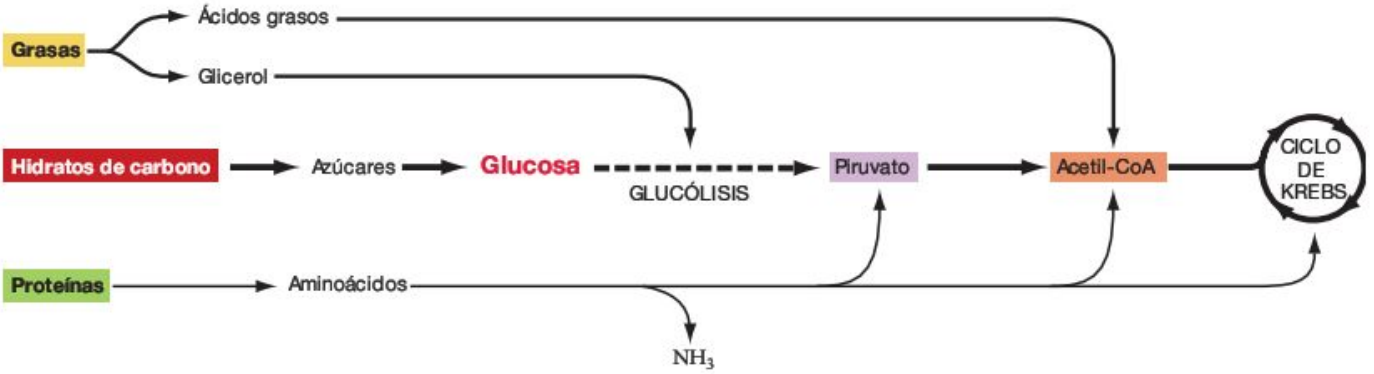


FIGURA 9.29 Tanto las proteínas como los hidratos de carbono y las grasas pueden donar sustratos para la respiración celular. Distintos hidratos de carbono pueden convertirse en glucosa y procesarse mediante glucólisis. Si los hidratos de carbono escasean, las células pueden obtener compuestos de alta energía de las grasas o incluso de las proteínas, para la producción de ATP. Estas reacciones son catabólicas.

acetil-CoA. El glicerol entra en la vía glucolítica una vez se ha oxidado y fosforilado para formar gliceraldehído-3-fosfato, uno de los intermediarios de la secuencia de diez reacciones. El acetil-CoA entra en el ciclo de Krebs.

Las proteínas también pueden catabolizarse, lo que significa que pueden degradarse y utilizarse para producir ATP. Una vez descompuestas en sus aminoácidos componentes, los grupos amino ($-NH_2$) se eliminan en reacciones enzimáticas. Estos grupos amino se excretan como desecho con la orina. Los compuestos con carbono que quedan después de este paso del catabolismo se convierten en piruvato, acetil-CoA y otros productos intermedios de la glucólisis y el ciclo de Krebs.

La **Figura 9.29** resume el catabolismo de los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas, y muestra cómo los productos de su degradación alimentan múltiples pasos de la oxidación de la glucosa y la respiración celular. Cuando la célula dispone de los tres tipos de moléculas para generar ATP, primero agota los hidratos de carbono, después las grasas y por último las proteínas.

Las vías anabólicas sintetizan moléculas cruciales

¿De dónde obtienen las células las moléculas precursoras necesarias para sintetizar aminoácidos, RNA, DNA, fosfolípidos y otros componentes celulares? No es sorprendente que la respuesta esté a menudo en los productos intermedios del metabolismo de los hidratos de carbono. Por ejemplo:

- En las personas, cerca de la mitad de los 21 aminoácidos necesarios pueden sintetizarse a partir de moléculas desviadas del ciclo de Krebs.
- El acetil-CoA es el punto inicial de las vías anabólicas que conducen a la síntesis de ácidos grasos.
- La molécula producida por la primera reacción de la glucólisis puede oxidarse para empezar la síntesis de ribosa-5-fosfato, un intermediario clave en la producción de ribonucleótidos y desoxirribonucleótidos. Estos nucleótidos, a su vez, son necesarios para fabricar RNA y DNA.
- Si el ATP abunda, el piruvato y el lactato (de la fermentación) pueden utilizarse como sustratos en la síntesis de glucosa. La glucosa sobrante se convierte en glucógeno y se almacena.

La **Figura 9.30** resume cómo se desvían los productos intermedios del metabolismo de los hidratos de carbono para sintetizar macromoléculas. El mensaje clave es que la misma molécula puede tener muchas funciones distintas en la célula. Como resultado, las vías catabólicas y anabólicas están fuertemente entrelazadas.

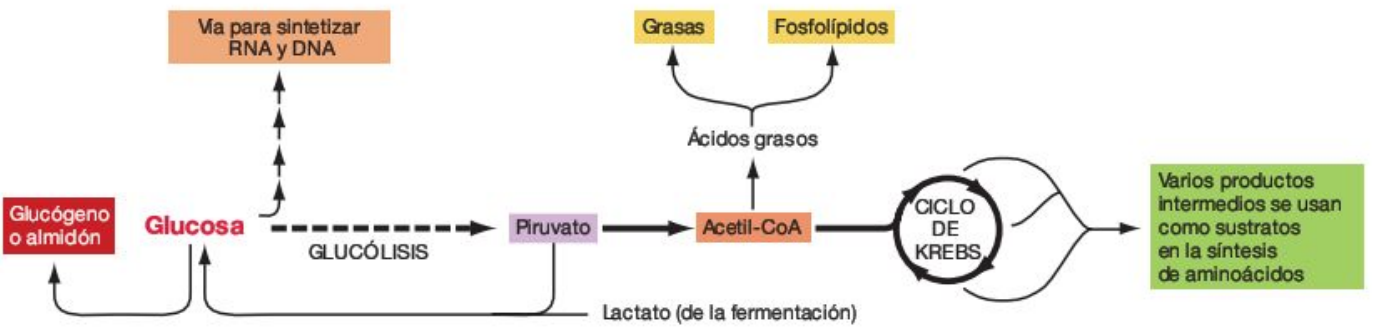


FIGURA 9.30 Los productos intermedios del metabolismo de los hidratos de carbono pueden desviarse a la síntesis de componentes celulares. Varios productos intermedios del metabolismo de los hidratos de carbono sirven de moléculas precursoras en reacciones anabólicas que conducen a la síntesis de RNA, DNA, glucógeno o almidón, aminoácidos y ácidos grasos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

En las células, las reacciones endergónicas necesarias para la vida tienen lugar conjuntamente con una reacción exergónica en la que participa el ATP.

El ATP es la moneda de cambio que utilizan las células para bombear iones, producir reacciones endergónicas, transportar materiales y realizar otros trabajos. Cuando las proteínas se unen al ATP o son fosforiladas, responden cambiando de conformación, o de forma, de un modo tal que les permite funcionar como enzimas, bombas o motores.

Casi todas las reacciones que tienen lugar en las células son endergónicas. Cuando se añade ATP o un grupo fosfato del ATP a un sustrato o a una enzima que participa en una reacción endergónica, la energía potencial del sustrato o la enzima aumenta lo suficiente como para transformar la reacción en exergónica y, por tanto, en espontánea. De esta forma, el ATP provoca reacciones que no ocurrirían sin él.

Deberías ser capaz de explicar por qué la adición de grupos fosfato aumenta la energía potencial de las proteínas, y por qué la fosforilación suele hacer que las proteínas cambien de forma.

La respiración celular produce ATP a partir de moléculas con mucha energía potencial, frecuentemente glucosa.

Las células producen ATP a partir de azúcares y otros componentes con mucha energía libre mediante una de las dos vías generales: (1) respiración celular o (2) fermentación. La respiración celular se basa en reacciones redox que transfieren electrones desde un compuesto con mucha energía libre, como la glucosa, a una molécula con menor energía libre, como el oxígeno, a través de una cadena de transporte de electrones. La fermentación supone la transferencia de electrones de un compuesto orgánico a otro sin la participación de una cadena de transporte de electrones.

Deberías ser capaz de explicar cómo tiene lugar la respiración celular en organismos que utilizan otros donantes de electrones distintos de la glucosa y en organismos que utilizan otros receptores de electrones distintos del oxígeno. ¿Cuál de los cuatro pasos de la oxidación de la glucosa sucedería también en esos organismos? ¿Podría producirse también la fermentación?

La oxidación de la glucosa tiene cuatro componentes: (1) glucólisis, (2) procesamiento del piruvato, (3) ciclo de Krebs y (4) transporte de electrones acoplado a fosforilación oxidativa.

En los eucariotas, la glucólisis sucede en el citosol. El ciclo de Krebs se produce en la matriz mitocondrial, y el transporte de electrones y la fosforilación oxidativa continúan en las membranas internas de las mitocondrias.

La glucólisis consiste en una secuencia de diez reacciones en la cual la glucosa se descompone en dos moléculas de piruvato. Por cada molécula de glucosa procesada en la glucólisis, se producen dos moléculas de ATP por fosforilación a nivel de sustrato y dos moléculas de NAD^+ se reducen a dos moléculas de NADH.

Antes del ciclo de Krebs, cada piruvato se oxida a acetil-CoA mediante una serie de reacciones que resultan en la producción de una molécula de dióxido de carbono, y la síntesis de una molécula de NADH. El ciclo de Krebs empieza cuando el acetil-CoA reacciona con el oxalacetato para formar citrato. Las reacciones siguientes resultan en la regeneración del oxalacetato, la producción de dos moléculas de dióxido de carbono, la síntesis de una molécula de ATP por fosforilación a nivel de sustrato, la reducción de una molécula de FAD a $FADH_2$, y la reducción de tres moléculas de NAD^+ a tres de NADH.

Básicamente, la glucólisis, el procesamiento del piruvato y el ciclo de Krebs arrancan los electrones de la glucosa y los utilizan para reducir NAD^+ y FAD. A continuación, los transportadores de electrones resultantes (NADH y $FADH_2$) donan los electrones a una cadena de transporte de electrones, que gradualmente disminuye la energía potencial de los electrones hasta que son aceptados finalmente por el oxígeno o por otro receptor final de electrones, lo que resulta en la formación de agua en los organismos aerobios. Los componentes de la cadena de transporte de electrones utilizan la energía liberada por la oxidación de NADH y $FADH_2$ para bombear protones a través de la membrana mitocondrial interna. El bombeo crea un gradiente electroquímico, o fuerza protónica, que la ATP sintasa utiliza para producir ATP. La fosforilación oxidativa es la producción de ATP por el transporte de electrones y la generación de una fuerza protónica.

Deberías ser capaz de describir lo que sucedería a las concentraciones de NADH en una célula en los primeros segundos después de que una sustancia haya envenenado la fosfofructocinasa, la enzima que convierte el acetil-CoA en citrato, citocromo *c*, ATP sintasa.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Cellular Respiration

La fermentación permite que la glucólisis continúe cuando la ausencia de un receptor de electrones apaga las cadenas transportadoras de electrones.

Si no hay receptores de electrones (como el oxígeno), la respiración celular se detiene, porque las cadenas de transporte de electrones no pueden continuar. En consecuencia, todo el NAD^+ se convierte en NADH y la glucólisis debe detenerse. La fermentación regenera NAD^+ cuando una molécula orgánica como el piruvato acepta los electrones del NADH. Según la molécula que actúe de receptor de electrones, la fermentación produce lactato, etanol, o bien otros compuestos orgánicos reducidos, como subproductos.

Deberías ser capaz de explicar por qué los organismos que solo producen ATP mediante fermentación crecen mucho más despacio que los organismos que producen ATP mediante respiración celular.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Glucose Metabolism

La respiración celular y la fermentación están estrechamente reguladas.

Cuando hay mucho ATP, NADH y $FADH_2$ en la célula, se produce una regulación por retroalimentación: las moléculas producto se unen e inhiben las enzimas implicadas en la producción de ATP. La glucólisis se enlentece cuando el ATP se une a la fosfofructocinasa, y el complejo de la piruvato deshidrogenasa se inhibe cuando el ATP lo fosforila. La enzima que convierte el acetil-CoA en citrato se enlentece cuando se le une ATP, y ciertas enzimas del ciclo de Krebs se inhiben cuando se les unen NADH o ATP. Como resultado, solo se produce ATP cuando se necesita.

Deberías ser capaz de dibujar una gráfica que prediga cómo cambia la velocidad de producción de ATP en función de la concentración de ATP. (Escribe «concentración de ATP» en el eje de abscisas, y «producción de ATP» en el eje de ordenadas).

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuándo tiene lugar la inhibición por retroalimentación?
   a. Cuando la ausencia de un receptor de electrones apropiado hace que la cadena de transporte de electrones se detenga.
   b. Cuando una enzima, activa en un paso anterior de la vía metabólica, se inhibe por un producto de la vía.
   c. Cuando la ATP sintasa se revierte y empieza a bombear protones fuera de la matriz mitocondrial.
   d. Cuando se inhibe la respiración celular y empieza la fermentación.
2. ¿Dónde se produce el ciclo de Krebs en los eucariotas?
   a. En el citosol.
   b. En la matriz de la mitocondria.
   c. En la membrana mitocondrial interna.
   d. En el espacio intramembranoso de las mitocondrias.
3. ¿Qué propone la hipótesis quimiosmótica?
   a. En la cadena de transporte de electrones tiene lugar la fosforilación a nivel de sustrato.
   b. La fosforilación a nivel de sustrato ocurre en la glucólisis y el ciclo de Krebs.
   c. La cadena de transporte de electrones está situada en la membrana mitocondrial interna.
   d. Las cadenas de transporte de electrones generan ATP indirectamente, mediante la creación de una fuerza protónica.
4. ¿Cuál es la función de las reacciones de una vía de fermentación?
   a. Generar NADH a partir de NAD^+, de modo que los electrones se puedan donar a la cadena de transporte de electrones.
   b. Sintetizar piruvato a partir del lactato.
   c. Generar NAD^+ a partir de NADH, de modo que la glucólisis pueda continuar.
   d. Sintetizar receptores de electrones, para que la respiración celular pueda continuar.
5. ¿Cuándo pasan las células de respiración celular a fermentación?
   a. Cuando los receptores de electrones que precisa la ETC no están disponibles.
   b. Cuando la fuerza protónica disminuye.
   c. Cuando hay poco NADH y $FADH_2$.
   d. Cuando no hay piruvato.
6. ¿Por qué se dice que el NADH y el $FADH_2$ tienen «potencia reductora»?
   a. Son las formas reducidas de NAD^+ y FAD.
   b. Donan electrones a los componentes de la ETC, reduciendo esos componentes.
   c. Viajan entre el citosol y la mitocondria.
   d. Pueden reducir el dióxido de carbono a glucosa.

Respuestas: 1. b; 2. b; 3. d; 4. c; 5. a; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica por qué el NADH y el $FADH_2$ se llaman transportadores de electrones. ¿Dónde consiguen electrones esas moléculas y adónde los llevan? En los eucariotas, ¿qué molécula reduce esos electrones?
2. Explica las similitudes y diferencias entre la fosforilación a nivel de sustrato y la fosforilación oxidativa.
3. ¿Cuál es la relación entre respiración celular y fermentación? ¿Por qué la respiración celular produce mucho más ATP que la fermentación? ¿Por qué la respiración aeróbica produce mucho más ATP que la anaeróbica?
4. Dibuja la relación entre los cuatro componentes de la respiración celular: glucólisis, procesamiento del piruvato, ciclo de Krebs y transporte de electrones. ¿Qué moléculas conectan estos tres procesos? ¿Dónde ocurre cada proceso en una célula eucariota?
5. Explica la relación entre el transporte de electrones y la fosforilación oxidativa. ¿Cómo es la ATP sintasa y cómo funciona?
6. Describe la relación entre el metabolismo de los hidratos de carbono, el catabolismo de las proteínas y las grasas, y las vías anabólicas.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El cianuro ($C{\equiv}N^-$) bloquea el complejo IV de la cadena de transporte de electrones. Indica una hipótesis de lo que sucede a la ETC cuando el complejo IV deja de funcionar. La hipótesis debe explicar por qué el envenenamiento con cianuro es mortal.
2. La presencia de muchas crestas parecidas a sacos resulta en una gran cantidad de membranas dentro de la mitocondria. Imagina que algunas mitocondrias tuvieran pocas crestas. ¿Cómo sería su producción de ATP, en comparación con la de las mitocondrias con muchas crestas? Razona la respuesta.
3. Cuando se ponen células de levadura en ambientes pobres en oxígeno, las mitocondrias de las células disminuyen en número y tamaño. Indica una explicación para esta observación.
4. La mayoría de las sociedades agrícolas han descubierto métodos para fermentar los azúcares de la cebada, el trigo, el arroz, el maíz o las uvas, con el fin de producir bebidas alcohólicas. Los historiadores argumentan que este era un método eficaz de los granjeros para conservar la energía química de los granos y frutos en una forma que las ratas no comerían ni las bacterias y hongos estropearían. ¿Por qué permanece una gran cantidad de energía química en los productos de la fermentación?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

10 Fotosíntesis

CONCEPTOS CLAVE

- La fotosíntesis consiste en dos conjuntos conectados de reacciones. En las reacciones producidas directamente por la luz, se producen ATP y el transportador de electrones NADPH. En las siguientes reacciones, llamadas ciclo de Calvin, se usa el ATP y NADPH para reducir el dióxido de carbono (CO_2) a hidratos de carbono ($CH_2O)_n$. En las células eucariotas, ambos procesos tienen lugar en los cloroplastos.
- Las reacciones dependientes de la luz transforman la energía de la luz solar en energía química en forma de electrones con mucha energía potencial. Los electrones estimulados se usan para producir NADPH o bien se donan a una cadena de transporte de electrones, que resulta en la producción de NADPH mediante quimiósmosis.
- El ciclo de Calvin empieza con la enzima rubisco, que cataliza la adición de CO_2 a una molécula de cinco carbonos. El compuesto resultante sufre una serie de reacciones que precisan ATP y NADPH y conducen a la producción de un azúcar.

Las plantas y otros organismos fotosintéticos convierten la energía de la luz solar en energía química en los enlaces del azúcar. El azúcar producido por los organismos fotosintéticos es el combustible de la respiración celular y el crecimiento. Los organismos fotosintéticos, a su vez, son consumidos por animales, hongos y muchísimos otros organismos. Directa o indirectamente, la mayoría de los organismos de la Tierra obtienen su energía de la fotosíntesis.

Hace unos tres mil millones de años, una combinación novedosa de moléculas que absorbían la luz y enzimas dio a una célula bacteriana la capacidad de convertir energía lumínica en la energía química de los enlaces carbono-carbono y carbono-hidrógeno de los azúcares. El proceso de usar la luz solar para producir hidratos de carbono se conoce como **fotosíntesis.** El origen de la fotosíntesis es uno de los grandes acontecimientos en la historia de la vida. Desde que este proceso evolucionó, los organismos fotosintéticos han dominado la Tierra en lo que respecta a abundancia y masa.

La mayoría de los organismos vivos dependen de la fotosíntesis, directa o indirectamente, para vivir. Los organismos fotosintéticos como árboles y musgos se denominan **autótrofos** («auto-comedores») porque fabrican sus alimentos a partir de iones y moléculas simples. Los organismos no fotosintéticos como las personas, hongos y bacterias como *Escherichia Coli* se llaman **heterótrofos** («distinto-comedores») porque tienen que obtener los azúcares y muchas macromoléculas de otros organismos. Como no podría haber heterótrofos sin autótrofos, la fotosíntesis es fundamental para casi toda la vida. La glucólisis es el conjunto de reacciones químicas energéticas más antiguo desde el punto de vista de la evolución, pero ecológicamente (es decir, respecto a la interacción de los organismos) la fotosíntesis es claramente el más importante.

Todos los organismos tienen respiración o fermentación, pero solo unos grupos también pueden realizar la fotosíntesis. Este capítulo presenta un análisis paso a paso de cómo las especies fotosintéticas producen azúcar a partir de luz solar, dióxido de carbono y agua. Una vez hayas estudiado cómo las algas, las plantas y otros organismos fotosintéticos realizan esta extraordinaria química, deberías apreciar más la comida que ingieres y el oxígeno que respiras.

Concepto clave Información destacada Para practicar

10.1 Resumen de la fotosíntesis

La investigación sobre la fotosíntesis empezó pronto en la historia de la ciencia biológica. En la década de 1770, los primeros experimentos demostraron que la fotosíntesis solo se produce en las partes verdes de las plantas; que requiere luz solar, dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O); y que se produce oxígeno (O_2) como producto intermedio. Al principio de la década de 1840, se conocía lo suficiente acerca de este proceso como para que los biólogos propusieran que la fotosíntesis permite a las plantas convertir la energía electromagnética en forma de luz solar en energía química en los enlaces de los hidratos de carbono. Finalmente se llegó a que la reacción global era:

$$CO_2 + 2\ H_2O + \text{energía lumínica} \rightarrow (CH_2O)_n + H_2O + O_2$$

El $(CH_2O)_n$ es un hidrato de carbono genérico. (El subíndice «*n*» indica que los distintos hidratos de carbono tienen distintos múltiplos de CH_2O). Básicamente, la energía de la luz se transforma en energía química de los enlaces C-H y C-C de los hidratos de carbono. Cuando el hidrato de carbono producido finalmente es la glucosa, la reacción se puede escribir así:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2O + \text{luz solar} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$$

Observa atentamente esta reacción, y te darás cuenta de algo crucial: es el reverso de la respiración celular. La fotosíntesis es un grupo de reacciones endergónicas que reduce el dióxido de carbono a glucosa y otros azúcares. La respiración celular es un conjunto de reacciones exergónicas que oxidan la glucosa a dióxido de carbono y resultan en la producción de ATP.

¿Cómo ocurre la fotosíntesis? De acuerdo con la reacción global, los primeros investigadores asumieron que CO_2 y H_2O reaccionan directamente para formar CH_2O, y que los átomos de oxígeno del dióxido de carbono se desprenden como oxígeno gas (O_2). Ambas hipótesis demostraron ser incorrectas. Veamos por qué.

Fotosíntesis: dos grupos de reacciones conectados

Durante la década de 1930, convergieron dos líneas de investigación independientes sobre la fotosíntesis, que condujeron a un gran avance. El primer programa de investigación, dirigido por Cornelius van Niel, se centraba en cómo tiene lugar la fotosíntesis en bacterias púrpuras del azufre. Van Niel y su grupo descubrieron que estas células pueden crecer en el laboratorio con una fuente de alimentos que carezca de azúcares. De acuerdo con esta observación, concluyó que deben ser autótrofos que fabrican sus propios hidratos de carbono. Pero para crecer, las células tenían que estar expuestas a la luz solar y a sulfuro de hidrógeno (H_2S). Van Niel también demostró que estas células no producían oxígeno como producto intermedio de la fotosíntesis. En cambio, se acumulaba azufre elemento (S) en su medio. En estos organismos, la reacción global para la fotosíntesis era:

$$CO_2 + 2\ H_2S + \text{energía lumínica} \rightarrow (CH_2O)_n + H_2O + 2\ S$$

El trabajo de van Niel fue crucial por dos motivos. En primer lugar, demostró que el CO_2 y el H_2O *no* se combinan directamente en la fotosíntesis. En vez de actuar como un reactante de la fotosíntesis en esas especies, el H_2O es un producto del proceso. Además, los datos de van Niel demostraron que los átomos de oxígeno del CO_2 no se liberan como oxígeno gas (O_2). Esta conclusión era lógica porque las bacterias púrpuras del azufre no producían oxígeno, aunque el dióxido de carbono sí participaba en la reacción del mismo modo que en las plantas.

Basándose en estos hallazgos, los biólogos propusieron la hipótesis de que los átomos de oxígeno liberados durante la fotosíntesis en las plantas deben provenir del H_2O. Esta propuesta recibió el apoyo de experimentos con cloroplastos aislados, que producían oxígeno en presencia de luz solar incluso aunque no hubiera CO_2. La hipótesis se confirmó cuando los investigadores pudieron utilizar isótopos pesados del oxígeno (^{18}O en vez del isótopo normal, ^{16}O). Los biólogos entonces expusieron algas y plantas al H_2O que contenía ^{18}O, recogieron el oxígeno gas que se liberaba como producto intermedio de la fotosíntesis, y confirmaron que el oxígeno gas liberado contenía el isótopo pesado. Como habían previsto, la reacción que producía este oxígeno solo ocurría en presencia de la luz solar. Las reacciones de la fotosíntesis, dependientes de la luz, resultan en la producción de oxígeno a partir de agua.

Una segunda línea principal de investigación ayudó a corroborar estos descubrimientos. Entre 1945 y 1955, un equipo dirigido por Melvin Calvin empezó a suministrar dióxido de carbono marcado ($^{14}CO_2$) a algas, y a identificar las moléculas que resultaban marcadas posteriormente con el radioisótopo. Estos experimentos permitieron a los investigadores identificar la secuencia exacta de reacciones que participan en la reducción del CO_2 a azúcares. Como Calvin tuvo un papel destacado en esta investigación, las reacciones que reducen el dióxido de carbono y resultan en la producción de azúcar se llamaron **ciclo de Calvin.** Investigaciones posteriores demostraron que el ciclo de Calvin solo puede funcionar cuando se están produciendo las reacciones dependientes de la luz.

En resumen: las primeras investigaciones sobre la fotosíntesis demostraron que el proceso consiste en dos conjuntos de reacciones conectados. Un conjunto se activa por la luz; el otro grupo (ciclo de Calvin) precisa los productos de las reacciones dependientes de la luz. Las reacciones dependientes de la luz resultan en la producción de oxígeno a partir de agua; el ciclo de Calvin resulta en la producción de azúcar a partir de dióxido de carbono.

¿Cómo se conectan los dos grupos de reacciones? La respuesta corta es mediante electrones. Más concretamente, los electrones se liberan cuando el agua se descompone para formar oxígeno gas. Durante las reacciones dependientes de la luz, estos electrones son «ascendidos» a un estado de alta energía por la luz, y después se transfieren a una versión fosforilada del NAD^+, llamada $NADP^+$, que abunda en las células fotosintéticas. Esta reacción forma NADPH. Como el NADH, el NADPH es un transportador de electrones. En las reacciones dependientes de la luz también se produce ATP (véase la parte central de la **Figura 10.1**). Durante el ciclo de Calvin, los electrones del NADPH y la energía potencial del

FIGURA 10.1 La fotosíntesis tiene dos elementos conectados. En las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis, la energía lumínica se transforma en energía química en forma de ATP y NADPH. Durante el ciclo de Calvin, se emplean el ATP y el NADPH producidos en las reacciones dependientes de la luz para reducir el dióxido de carbono a hidratos de carbono.

ATP se utilizan para reducir el CO_2 a hidratos de carbono (parte derecha de la Figura 10.1).

Los azúcares resultantes se usan en la respiración celular para producir ATP para la célula. Las plantas oxidan azúcares en sus mitocondrias y consumen O_2 en el proceso, igual que hacen los animales y otros eucariotas.

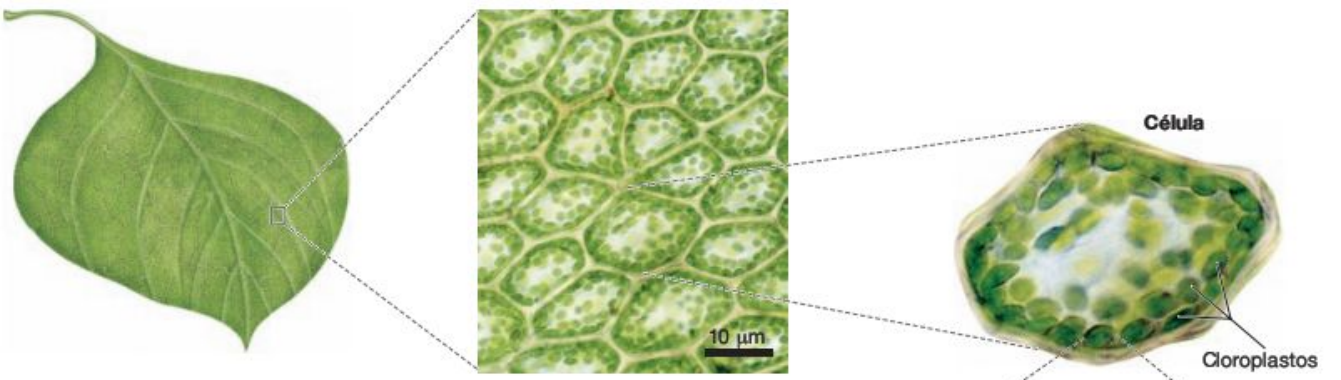
¿Dónde ocurre toda esta actividad?

Estructura del cloroplasto

Los experimentos con distintos tejidos vegetales establecieron que la fotosíntesis solo tiene lugar en las partes verdes de las plantas. Trabajos de seguimiento con microscopios óptimos indicaron que las reacciones suceden dentro de las organelas de color verde vivo llamadas **cloroplastos** («verde-formado»). Las células de las hojas habitualmente contienen de 40 a 50 cloroplastos, y un milímetro cuadrado de hoja tiene unos 500.000 cloroplastos, en promedio (**Figura 10.2a**). Cuando se descubrió que las membranas obtenidas de los cloroplastos liberan oxígeno cuando se las expone a la luz solar, la hipótesis de que los cloroplastos son donde ocurre la fotosíntesis se aceptó mundialmente.

Cuando se dispuso de microscopía electrónica en la década de 1950, los investigadores observaron que los cloroplastos son extraordinariamente ricos en membranas. Como muestra la **Figura 10.2b,** la organela está rodeada de una membrana externa y una membrana interna. El interior está dominado por

(a) Las hojas contienen millones de cloroplastos.



(b) Los cloroplastos son organelas muy estructuradas y ricas en membranas.

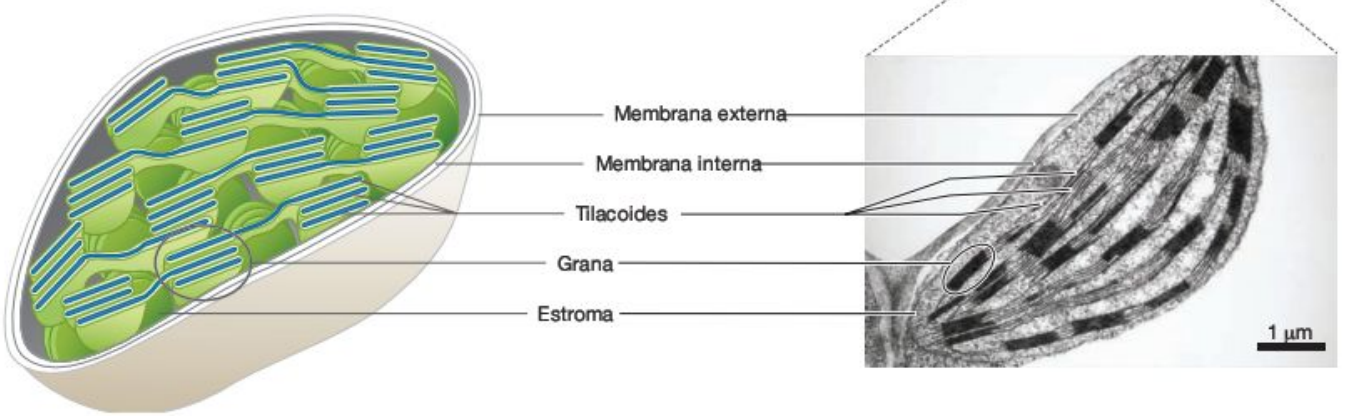


FIGURA 10.2 La fotosíntesis tiene lugar en los cloroplastos. (a) En las plantas, la fotosíntesis se produce en unas organelas llamadas cloroplastos. **(b)** Las membranas internas de los cloroplastos forman estructuras aplanadas, similares a vesículas, llamadas tilacoides; algunos de éstos forman pilas llamadas grana.

estructuras vesiculares llamadas **tilacoides,** que a menudo forman pilas interconectadas llamadas **grana.** El espacio dentro del tilacoide es su **luz** (recuerda que *luz* es el término genérico para el interior de cualquier estructura sacular. El estómago y los intestinos también tienen luz). El espacio lleno de líquido entre los tilacoides y la membrana interna es el **estroma.**

Cuando los investigadores analizaron la composición química de las membranas de los tilacoides, encontraron grandes cantidades de pigmentos. Los **pigmentos** son moléculas que solo absorben la luz de ciertas longitudes de onda; otras longitudes de onda se transmiten o se reflejan. Los pigmentos tienen color porque vemos las longitudes de onda que los atraviesan o que se reflejan en ellos. El pigmento más abundante de las membranas de los tilacoides resultó ser la clorofila. La clorofila («verde-hoja») refleja o transmite la luz verde. Como resultado, es la responsable del color verde de las plantas, algas y muchas bacterias fotosintéticas.

Estudios del desarrollo mostraron que los cloroplastos derivan de organelas incoloras llamadas proplastidios («antes de-plastidios»). Los proplastidios se encuentran en las células embrionarias vegetales y en los tejidos en división rápida de plantas maduras. A medida que las células maduran, los protoplastidios se transforman en cloroplastos o en otros tipos de plastidios especializados en la actividad concreta de esa célula (véase el **Cuadro 10.1**).

Antes de profundizar en los detalles de cómo ocurre la fotosíntesis dentro de un cloroplasto, piensa en lo increíble que resulta el proceso. Los químicos han sintetizado una sorprendente diversidad de compuestos a partir de moléculas relativamente simples, pero sus éxitos palidecen si los comparamos con las células que sintetizan azúcar a partir de dióxido de carbono, agua y la luz del sol. Si no es *la* química más sofisticada de la Tierra, la fotosíntesis es sin duda una candidata. Además, las células fotosintéticas realizan esta hazaña en ambientes tan distintos como el océano, los bosques húmedos tropicales y los casquetes polares. La fotosíntesis tiene lugar en prácticamente cualquier hábitat donde haya luz.

10.2 ¿Cómo captura la clorofila la energía lumínica?

La fotosíntesis empieza con las reacciones dependientes de la luz. Estas reacciones, a su vez, empiezan con el simple acto de la luz solar alcanzando la clorofila. Para entender la consecuencia de este hecho, es útil repasar la naturaleza de la luz. La luz es un tipo de radiación electromagnética, que es una forma de energía. La base de la fotosíntesis es convertir la energía electromagnética en forma de luz solar en energía química de los enlaces C-C y C-H del azúcar.

CUADRO 10.1 Tipos de plastidios

Los **plastidios** son una familia de organelas rodeadas por una doble membrana, presentes en las plantas. Como muestra la **Figura 10.3,** derivan de pequeñas organelas no especializadas llamadas proplastidios. A medida que la célula madura y adquiere una función especializada en la planta, los plastidios también desarrollan una forma y función distintivas. Si una célula vegetal en desarrollo de una hoja o tallo se expone a la luz, por ejemplo, sus proplastidios habitualmente son estimulados a transformarse en cloroplastos.

Hay tres tipos fundamentales de plastidios: (1) cloroplastos, (2) leucoplastos y (3) cromoplastos. En la Figura 10.2 se detalla la estructura de los cloroplastos. Los leucoplastos («blanco-formado») generalmente funcionan como almacenes de energía. Más concretamente, los leucoplastos pueden almacenar energía química en los enlaces de moléculas con alta energía potencial. Algunos leucoplastos almacenan aceites, otros sintetizan y secuestran almidón; y otros almacenan proteínas. Los cromoplastos («color-formado») tienen colores brillantes porque sintetizan y acumulan grandes cantidades de pigmentos naranjas, amarillos y rojos en sus vacuolas. La alta concentración de cromoplastos es la responsable de muchos de los brillantes colores de los frutos y algunas flores.

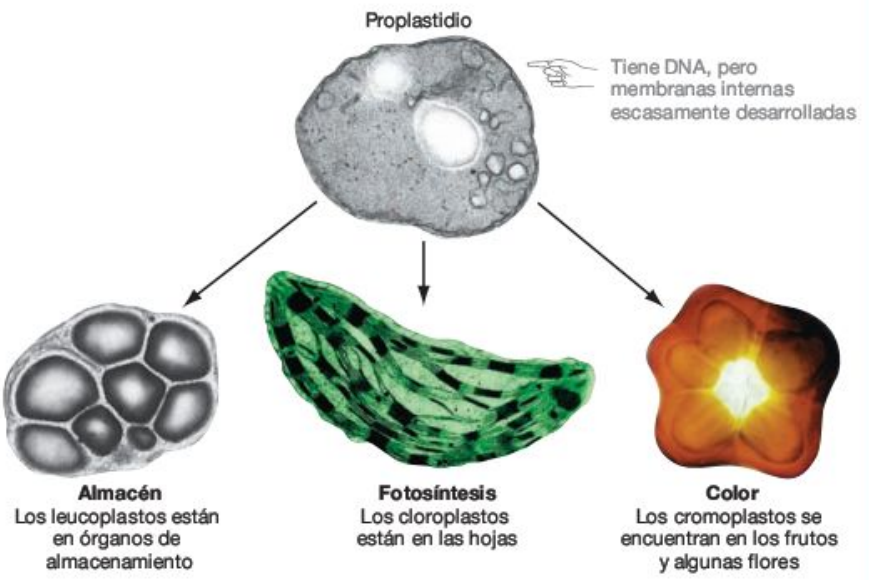


FIGURA 10.3 Los cloroplastos son un tipo de plastidio especializado. Cada tipo de plastidio tiene una estructura y función diferentes, pero todos los plastidios derivan de organelas llamadas proplastidios.

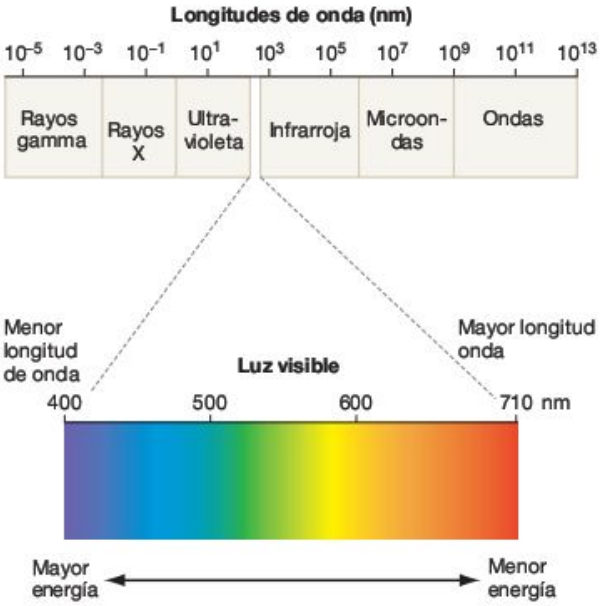


FIGURA 10.4 El espectro electromagnético. La energía electromagnética irradia por el espacio en forma de ondas. Las personas podemos ver la radiación de longitudes de onda entre unos 400 nm y 710 nm, aproximadamente. Cuanto menor sea la longitud de onda de una radiación electromagnética, mayor es su energía.

Los físicos describen la naturaleza de la luz como onda y partícula. Como sucede con todas las ondas, incluidas las olas de agua y las ondas de aire, la radiación electromagnética está caracterizada por su **longitud de onda:** distancia entre dos crestas sucesivas de las ondas (o entre los valles). La longitud de onda determina el tipo de radiación electromagnética.

La **Figura 10.4** ilustra el **espectro electromagnético,** rango de longitudes de onda de la radiación electromagnética. Las personas no pueden ver todas esas longitudes de onda, no obstante. La radiación electromagnética que podemos ver las personas se llama **luz visible;** está comprendida entre los 400 y 710 nanómetros (nm, o 10^{-9} m). Las longitudes de onda más cortas de radiación electromagnética contienen más energía que las más largas, de modo que la luz azul y la ultravioleta (UV) contienen mucha más energía que la luz roja y la infrarroja.

Para destacar la naturaleza de partícula de la luz, los físicos señalan que existe en paquetes diferenciados llamados **fotones.** Para entender la fotosíntesis, el punto importante es que cada fotón y cada longitud de onda de la luz tienen una cantidad de energía característica. Las moléculas de pigmento absorben esta energía. ¿Cómo?

Los pigmentos fotosintéticos absorben la luz

Cuando un fotón alcanza un objeto, el fotón puede absorberse, transmitirse o reflejarse. Una molécula de pigmento absorbe longitudes de onda concretas de la luz. La luz solar es luz blanca, compuesta por todas las longitudes de onda de la porción visible del espectro electromagnético a la vez. Si un pigmento absorbe todas las longitudes de onda visibles, no se refleja al ojo, y el pigmento parece negro. Si un pigmento absorbe muchas o la mayoría de las longitudes de onda de las partes azules y verdes del espectro pero transmite o refleja las rojas, parece rojo.

¿Qué longitudes de onda absorben los distintos pigmentos vegetales? En un intento de responder esta pregunta, los investigadores molieron hojas y añadieron un líquido que actúa como un solvente para lípidos. Este solvente extrae las moléculas de pigmento de la mezcla de hojas. Como muestra la **Figura 10.5a,** los pigmentos del extracto se pueden separar después con una técnica llamada cromatografía en capa fina. Para empezar, se ponen pequeñas porciones del extracto de hojas sin tratar cerca del fondo de un soporte rígido cubierto de una fina capa de gel de sílice, celulosa o un material poroso similar. El soporte cubierto se pone entonces en una solución de solvente. A medida que el solvente se extiende por la capa que recubre, arrastra las moléculas de pigmento. Como las

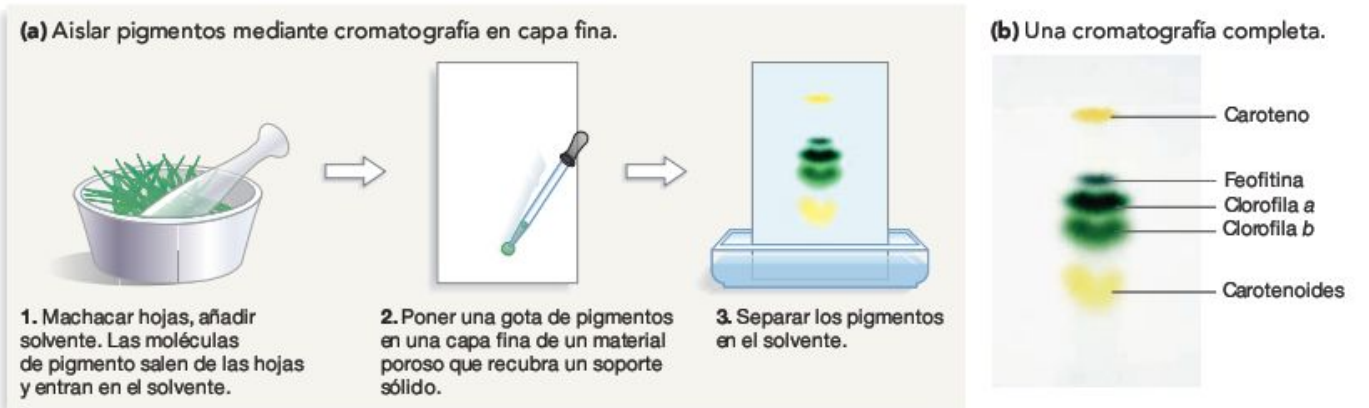


FIGURA 10.5 Los pigmentos se pueden aislar mediante cromatografía. **(a)** La cromatografía en capa fina es un método eficaz para aislar los distintos pigmentos del tejido fotosintético. **(b)** Los tejidos fotosintéticos, incluidos los de las hojas de hierba utilizados para esta cromatografía, habitualmente contienen varios pigmentos. Distintas especies de organismos fotosintéticos pueden tener distintos tipos y cantidades de pigmentos.

moléculas de pigmento del extracto tienen distinto tamaño y/o solubilidad, son arrastradas con el solvente a distintas velocidades.

La **Figura 10.5b** muestra una cromatografía de un extracto de hojas de hierba. Observa que esta hoja contiene varios pigmentos. Para descubrir qué longitudes de onda absorbe cada una de estas moléculas, los investigadores recortan una región (banda de color) del papel de filtro, extraen el pigmento, y usan un instrumento llamado espectrofotómetro para registrar las longitudes de onda absorbidas (**Cuadro 10.2**).

Con esta técnica, los biólogos han obtenido datos como los mostrados en la **Figura 10.6a.** Este gráfico es una representación de la luz absorbida según la longitud de onda, y se llama **espectro de absorción.** Investigaciones basadas en estas técnicas han demostrado que hay dos clases principales de pigmentos en las hojas de las plantas: clorofilas y carotenoides. Las **clorofilas,** llamadas clorofila *a* y clorofila *b*, absorben con fuerza en las regiones azules y rojas del espectro visible. La presencia de clorofila hace que las plantas se vean verdes porque reflejan y transmiten la luz verde, que no absorben. El beta-caroteno (β-caroteno) y otros **carotenoides** constituyen una familia distinta de pigmentos, que absorben en las partes azul y verde del espectro visible. Por tanto, los carotenoides se ven amarillos, naranjas o rojos.

¿Cuál de estas longitudes de onda provoca la fotosíntesis? T.W. Engelmann respondió esta pregunta poniendo un alga filamentosa en un portaobjetos de cristal que estaba iluminado con un espectro de colores. La idea era que el alga empezaría a realizar la fotosíntesis en respuesta a las distintas longitudes de onda de la luz y produciría oxígeno como producto intermedio. Para determinar exactamente dónde se estaba produciendo oxígeno, Engelmann añadió células bacterianas de una especie atraída por el oxígeno. Como muestra la **Figura 10.6b,** la mayoría de las bacterias se congregaban en las regiones azules y rojas del portaobjetos. Como las longitudes de onda de estas partes del espectro se asociaban a altas concentraciones de oxígeno, Engelmann concluyó que definían el **espectro de acción** de la fotosíntesis. Los datos indicaban que los fotones azules y rojos son los más eficaces para provocar la fotosíntesis. Como las clorofilas absorben esas longitudes de onda, los datos también señalaban que las clorofilas son los pigmentos fotosintéticos principales.

Antes de analizar lo que sucede durante la absorción, consideremos brevemente la estructura y función de las clorofilas y los carotenoides.

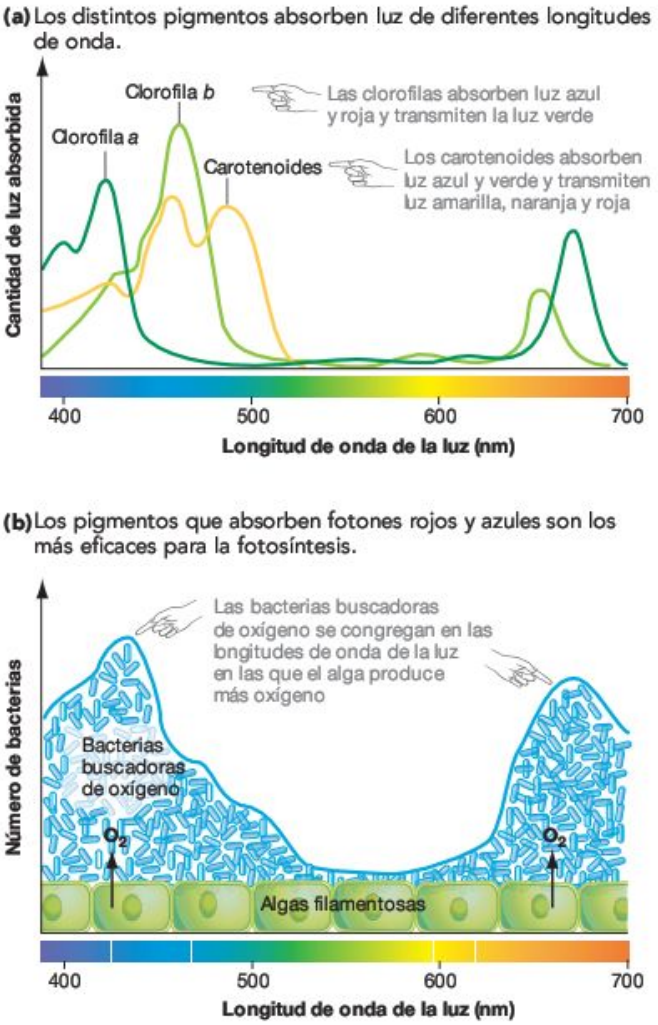


FIGURA 10.6 El espectro de absorción de los pigmentos y el espectro de acción para la fotosíntesis están estrechamente relacionados.

EJERCICIO Algunas especies fotosintéticas tienen versiones de los pigmentos clorofílicos que absorben al máximo a 390 nm y 880 nm. Dibuja cómo sería la parte (b) si estos organismos estuvieran en la línea inferior, en vez de las algas mostradas.

¿Cuál es la función de los carotenoides y otros pigmentos accesorios? Los carotenoides se llaman pigmentos accesorios porque absorben luz y pasan la energía a la clorofila. Los carotenoides presentes en las plantas pertenecen a dos clases, carotenos y xantofilas. La **Figura 10.8a** muestra la estructura del β-caroteno, que da a las zanahorias su color naranja. Una xantofila llamado zeaxantina, que da a las mazorcas de maíz su color amarillo brillante, es casi idéntica al β-caroteno, excepto que las estructuras en anillo de cada extremo de la molécula contienen un grupo hidroxilo (–OH).

Las xantofilas y los carotenos están presentes en los cloroplastos. En otoño, cuando las hojas de los árboles de hoja caduca empiezan a morir, la clorofila se degrada antes. Las longitudes de onda diseminadas por los carotenoides que quedan convierten a los bosques septentrionales en una espectacular exhibición de amarillo, naranja y rojo.

Los carotenoides absorben las longitudes de onda de la luz que no son absorbidas por la clorofila. Como resultado, aumentan las longitudes de onda que pueden provocar la fotosíntesis.

Pero los investigadores descubrieron otra función, más importante incluso, analizando lo que sucede a las hojas cuando se destruyen los carotenoides. Muchos herbicidas, por ejemplo, funcionan inhibiendo enzimas implicadas en la síntesis de carotenoides. Las plantas que carecen de carotenoides pierden

CUADRO 10.2 ¿Cómo miden los investigadores el espectro de absorción?

Los investigadores utilizan un instrumento llamado **espectrofotómetro** para medir las longitudes de onda de la luz absorbida por un pigmento determinado. Como muestra la **Figura 10.7,** se expone una solución de moléculas de pigmento purificado a la luz de una longitud de onda concreta. Si el pigmento absorbe gran parte de esta longitud de onda, entonces se transmitirá muy poca luz a través de la muestra. Pero si el pigmento absorbe poco esa longitud de onda, entonces la mayor parte de la luz entrante será transmitida. La luz que atraviesa la muestra alcanza un tubo fotoeléctrico, que la convierte en corriente eléctrica. La cantidad de corriente eléctrica generada, medida por un contador, es proporcional a la intensidad de la luz entrante. Corrientes altas indican baja absorción de una longitud de onda determinada, mientras que corrientes bajas significan gran absorción. Probando una longitud de onda tras otra, los investigadores pueden medir todo el espectro de absorción de un pigmento.

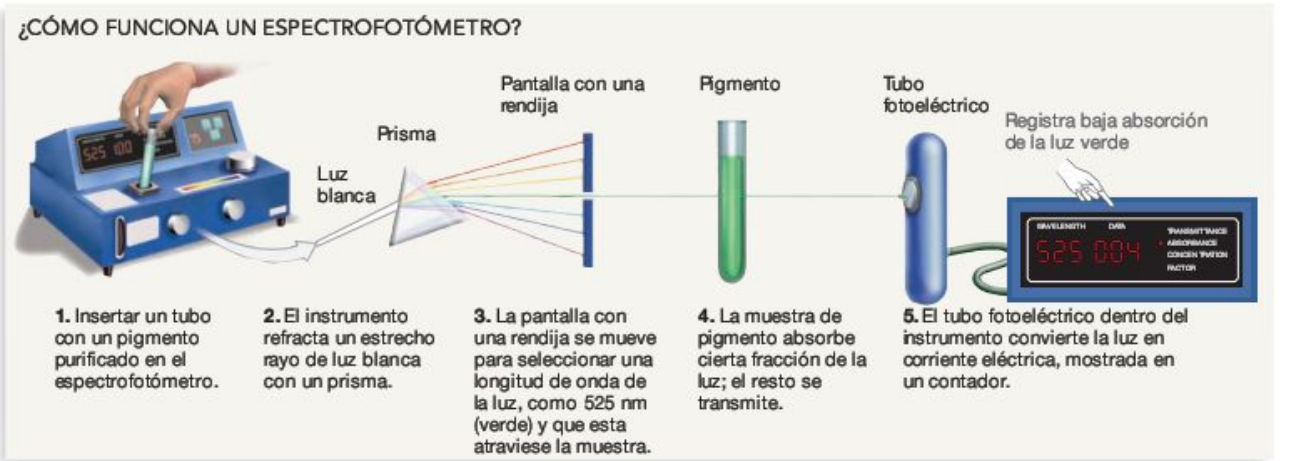


FIGURA 10.7 El espectrofotómetro puede medir las longitudes de onda que absorbe un pigmento.

PREGUNTA Imagina que estás analizando una muestra del pigmento verde mostrado aquí y que cambias el selector de longitud de onda del espectrofotómetro a 480 nm (luz azul). ¿Cómo afectaría a la cantidad de absorción?

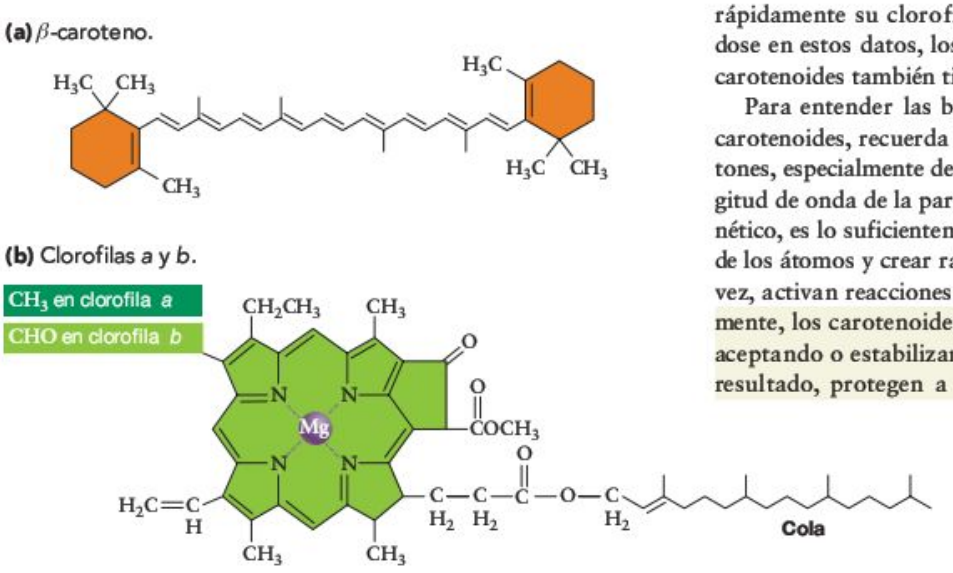


FIGURA 10.8 Los pigmentos de la fotosíntesis contienen estructuras en anillo.
(a) El β-caroteno es un pigmento naranja presente en las raíces de las zanahorias y otros tejidos vegetales. **(b)** Aunque las clorofilas *a* y *b* son muy parecidas estructuralmente, tienen distintos espectros de absorción, como muestra la Figura 10.6a.

rápidamente su clorofila, se blanquean y se mueren. Basándose en estos datos, los investigadores han concluido que los carotenoides también tienen una función protectora.

Para entender las bases moleculares de la función de los carotenoides, recuerda del Capítulo 2 que la energía de los fotones, especialmente de los fotones de alta energía y corta longitud de onda de la parte ultravioleta del espectro electromagnético, es lo suficientemente alta como para extraer electrones de los átomos y crear radicales libres. Los radicales libres, a su vez, activan reacciones que degradan moléculas. Afortunadamente, los carotenoides pueden «apagar» los radicales libres aceptando o estabilizando electrones no emparejados. Como resultado, protegen a las moléculas de clorofila del daño.

Cuando no hay carotenoides, las moléculas de clorofila se destruyen. Por este motivo, la fotosíntesis se detiene. Lo que sigue es emaciación y muerte.

Los carotenoides no son las únicas moléculas que protegen a las plantas de los efectos nocivos de la luz solar, no obstante. Los investigadores han analizado recientemente individuos de la planta de la mostaza *Arabidopsis thaliana* que son incapaces de sintetizar los pigmentos llamados flavonoides, que normalmente se almacenan en las vacuolas de las células de las hojas. Como los flavonoides absorben la radiación ultravioleta, los individuos que carecen de flavonoides están expuestos al daño de los radicales libres resultante de la exposición a la luz UV. En efecto, estos pigmentos funcionan como un filtro solar para las hojas y los tallos. Sin ellos, la radiación de alta energía degradaría las moléculas de clorofila.

El mensaje general de este punto es que la energía de la luz solar es una espada de doble filo. Hace posible la fotosíntesis, pero también puede provocar la formación de radicales libres que dañan las células. La función de los carotenoides y flavonoides como pigmentos protectores es crucial.

Estructura de la clorofila Como muestra la **Figura 10.8b,** la clorofila *a* y la clorofila *b* son muy parecidas en cuanto a estructura y espectros de absorción. Ambas tienen dos partes fundamentales: una larga cola de subunidades de isopreno (descrito en el Capítulo 6) y una «cabeza» compuesta por una gran estructura en anillo con un átomo de magnesio en el medio. La cola mantiene a la molécula incrustada en la membrana del tilacoide; la cabeza es donde se absorbe la luz.

Pero ¿qué es «absorción»? O dicho de otro modo, ¿qué sucede cuando un fotón de una longitud de onda concreta, por ejemplo, luz roja con una longitud de onda de 680 nm, alcanza una molécula de clorofila?

Cuando se absorbe la luz, los electrones pasan a estar «excitados»

Cuando un fotón alcanza una molécula de clorofila, la energía del fotón puede transferirse a un electrón de la cabeza de la molécula de clorofila. En respuesta, el electrón está «excitado», o ascendido a una capa de electrones más alta, una con más energía potencial. Como muestra la **Figura 10.9,** los estados de excitación electrónica posibles en un pigmento determinado son específicos, es decir, categóricos en vez de continuos, y se pueden representar como líneas en una escala de energía. En la figura, el estado basal, o estado no excitado, se muestra como 0 y los estados de mayor energía se designan como 1 y 2. Si la diferencia entre los posibles estados de energía es la misma que la energía del fotón, entonces el fotón puede ser absorbido y un electrón alcanza ese estado de energía.

En la clorofila, por ejemplo, la diferencia de energía entre el estado basal y el estado 1 es igual a la energía de un fotón rojo, mientras que la diferencia de energía entre el estado 0 y el 2 es igual a la energía de un fotón azul. Así pues, la clorofila puede absorber fácilmente fotones rojos y azules. La clorofila no absorbe bien la luz verde, porque no hay un paso diferenciado, es decir, no hay diferencia en los posibles estados de energía para sus electrones, que se corresponda con la cantidad de energía de un fotón verde.

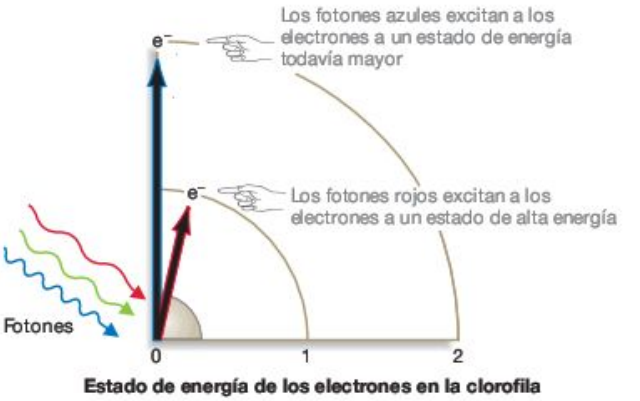


FIGURA 10.9 Los electrones se promocionan a un estado de alta energía cuando los fotones alcanzan la clorofila. Cuando un fotón alcanza la clorofila, un electrón puede ser promocionado a un estado de mayor energía, dependiendo de la energía del fotón.

PREGUNTA Imagina que un pigmento tiene un estado de energía concreto que se corresponde con la energía de la luz verde. ¿Dónde dibujarías su estado de energía en este diagrama?

Las longitudes de onda de la parte ultravioleta del espectro tienen tanta energía que podrían realmente expulsar los electrones de una molécula de pigmento. En cambio, las longitudes de onda de la región infrarroja tienen tan poca energía que en casi todos los casos simplemente aumentan el movimiento de los átomos en el pigmento, generando calor en vez de excitando electrones.

Si un electrón resulta excitado por un fotón, significa que la energía en forma de radiación electromagnética se transfiere a un electrón, que ahora tiene mucha energía potencial. ¿Qué sucede con la energía potencial de este electrón excitado? Si simplemente vuelve a caer a su estado basal, parte de la energía absorbida se libera como calor (lo que significa movimiento molecular) mientras que el resto se libera como radiación electromagnética. Este es el fenómeno conocido como **fluorescencia** (**Figura 10.10**). Como parte de la energía del

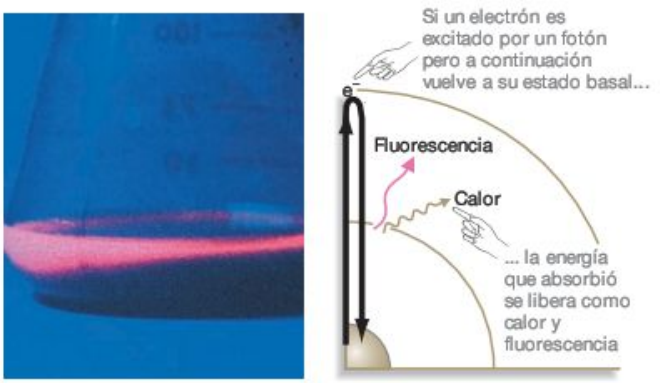


FIGURA 10.10 La fluorescencia se produce cuando los electrones excitados vuelven a su estado basal. Una solución pura de clorofila expuesta a luz ultravioleta. Los electrones son excitados a un estado de alta energía pero inmediatamente vuelven a un estado de baja energía, emitiendo fotones rojos y calor.

fotón original se transforma en calor, la radiación electromagnética desprendida durante la fluorescencia tiene menos energía y mayor longitud de onda que el fotón original. Cuando la clorofila está en un cloroplasto, sin embargo, solo cerca del 2% de los fotones rojos y azules que absorbe producen fluorescencia normalmente. ¿Qué sucede con el otro 98% de electrones excitados?

Empezó a surgir una respuesta a esta pregunta cuando los experimentos demostraron que las moléculas de clorofila trabajan en grupo, no individualmente. En la membrana del tilacoide, se agrupan en un conjunto proteico de 200 a 300 moléculas de clorofila y pigmentos accesorios como los carotenoides, formando un complejo llamado **fotosistema.** Cada fotosistema, a su vez, tiene dos elementos principales: un complejo antena y un centro de reacción.

Complejo antena Cuando un fotón azul o rojo alcanza una molécula de pigmento en el complejo antena, se absorbe la energía y, en respuesta, un electrón se excita. Esta energía (no el electrón) se transmite a una molécula de clorofila cercana, donde otro electrón se excita en respuesta. Este fenómeno se conoce como resonancia. Las moléculas de clorofila del complejo antena transmiten energía de resonancia.

Una vez transmitida la energía, el electrón originalmente excitado vuelve a su estado basal. De este modo, la energía se transmite de una molécula de clorofila a la siguiente dentro del complejo antena. El sistema actúa como una antena de radio que recibe una longitud de onda específica de radiación electromagnética y la transmite a un receptor. En un fotosistema, el receptor se llama centro de reacción.

Centro de reacción Cuando la energía del complejo antena alcanza el centro de reacción de un fotosistema, tiene lugar un importantísimo acto de transformación de la energía. En el **centro de reacción,** los electrones excitados se transfieren a una molécula que actúa como receptor de electrones. Cuando esta molécula se reduce, el acto de transformación de la energía iniciado con la absorción de la luz se hace permanente: la energía electromagnética se transforma en energía química. No puede volver a emitirse como fluorescencia. La reacción redox que se produce en el centro de reacción resulta en la producción de energía química a partir de la luz solar.

La clave para entender el centro de reacción es que, en ausencia de luz, la clorofila no puede reducir al receptor de electrones porque las reacciones son endergónicas. Pero cuando la luz excita los electrones de la clorofila a un estado de alta energía, las reacciones se convierten en exergónicas. De este modo, una reacción exergónica inducida por la luz se acopla con una reacción endergónica. La química del centro de reacción es análoga a la forma en que las reacciones de fosforilación exergónicas provocan otras reacciones endergónicas en las células (véase el Capítulo 9).

La **Figura 10.11** resume cómo la clorofila interacciona con la luz solar ilustrando los tres posibles destinos de los electrones excitados por los fotones en los pigmentos fotosintéticos. Pueden (1) volver a un nivel de baja energía y causar fluorescencia, (2) excitar un electrón de un pigmento cercano y así inducir resonancia, o (3) transferirse a un receptor de electrones en una reacción redox. La fluorescencia es característica de los pigmentos aislados, la resonancia tiene lugar en los pigmentos del complejo antena, y la reacción redox se produce en los pigmentos con centro de reacción.

Ahora, la siguiente pregunta es: ¿qué sucede con los electrones de alta energía transferidos al centro de reacción? Concretamente, ¿cómo se utilizan para fabricar azúcar?

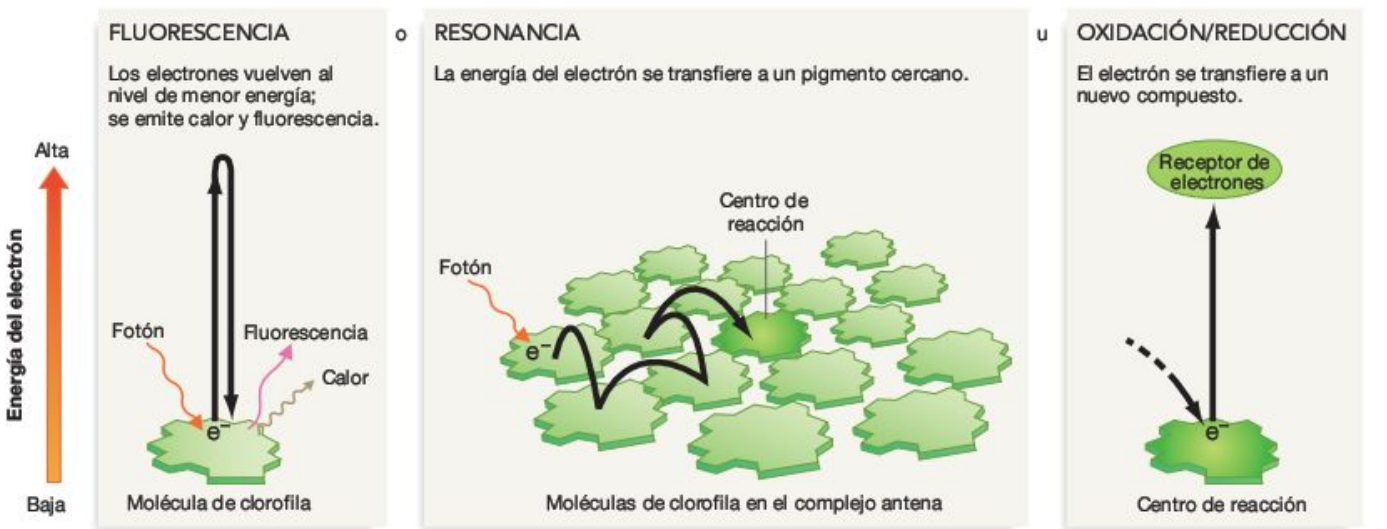


FIGURA 10.11 Tres destinos para los electrones excitados en los pigmentos fotosintéticos. Cuando la luz solar promociona los electrones de los pigmentos a un estado de alta energía, pueden suceder tres cosas: pueden emitir fluorescencia, pasar la energía a un pigmento cercano mediante resonancia o transferir el electrón a un receptor de electrones.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los pigmentos absorben determinadas longitudes de onda de la luz.
- Cuando una molécula de clorofila del complejo antena en la membrana de un cloroplasto absorbe la luz azul o roja, uno de sus electrones resulta promocionado a un estado de alta energía.
- En el complejo antena, los electrones de alta energía transmiten su energía entre las moléculas de clorofila. Cuando la energía se transfiere a una molécula de clorofila del centro de reacción, el electrón que resulta excitado en respuesta reduce un receptor de electrones. De este modo, la energía de la luz se convierte en energía química.

Deberías ser capaz de...

Explicar cuál de estos procesos es análogo a lo que sucede cuando golpeas un diapasón y después tocas el diapasón vibrante con otro diapasón.

10.3 El descubrimiento de los fotosistemas I y II

Durante la década de 1950, el destino de los electrones de alta energía en los fotosistemas se convirtió en el tema central de los biólogos interesados en la fotosíntesis. Irónicamente, un descubrimiento crucial en este asunto provino de un sencillo experimento, sobre cómo respondían las algas verdes a distintas longitudes de onda.

El diseño experimental estaba basado en la observación de que las células fotosintéticas responden a la luz de determinadas longitudes de onda. En concreto, las algas estudiadas responden fuertemente a longitudes de onda de 700 nm y 680 nm, que están en la porción ultrarroja y roja del espectro visible, respectivamente. En un experimento clave, Robert Emerson descubrió que si las células se iluminaban solo con luz ultrarroja o con luz roja, la respuesta fotosintética era moderada (**Figura 10.12**). Pero si se exponía a las células a una combinación de luz ultrarroja y roja, la fotosíntesis aumentaba espectacularmente. Cuando estaban presentes ambas longitudes de onda, la tasa fotosintética era mucho mayor que la suma de las tasas producidas por cada longitud de onda individualmente. Este fenómeno se llamó efecto de magnificación. Por qué ocurría era un auténtico misterio en ese momento.

El enigma del efecto de magnificación fue resuelto finalmente por Robin Hill y Faye Bendall. Estos biólogos sintetizaron los datos obtenidos por muchos laboratorios y propusieron que las algas verdes y las plantas tienen dos tipos distintos de centros de reacción, en vez de uno. Hill y Bendall propusieron que un centro de reacción, que se llamó **fotosistema II,** interacciona con otro centro de reacción, ahora llamado **fotosistema I** (porque se descubrió primero). De acuerdo con la hipótesis de los dos fotosistemas, el efecto de magnificación se produce porque la fotosíntesis es mucho más eficiente cuando ambos fotosistemas funcionan juntos.

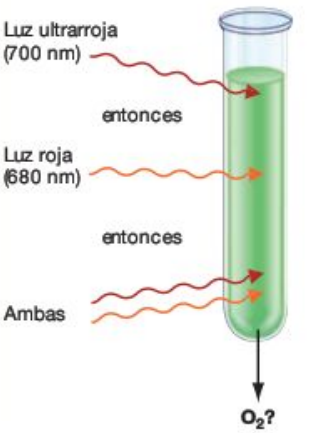
Experimento

Pregunta: La luz de las longitudes de onda correspondientes al rojo y ultrarrojo estimula la fotosíntesis. ¿Cómo afecta la combinación de estas longitudes de onda a la tasa de fotosíntesis?

Hipótesis: Cuando se combinan la luz roja y la ultrarroja, la tasa de fotosíntesis se duplicará.

Hipótesis nula: Cuando se combinan la luz roja y la ultrarroja, la tasa de fotosíntesis no se duplicará.

Diseño del experimento:



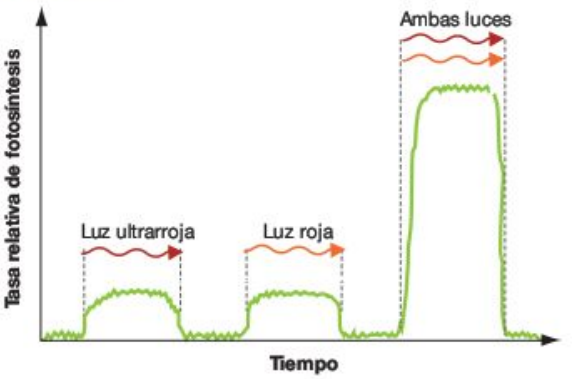
1. Exponer células de algas a una intensidad de luz ultrarroja (700 nm) y roja (680 nm) tal que la tasa de fotosíntesis sea máxima para cada longitud de onda. A continuación, exponer a las mismas células a iguales intensidades de cada longitud de onda al mismo tiempo.

2. Medir la tasa de fotosíntesis como la cantidad de oxígeno producido.

Predicción: Cuando las longitudes de onda se combinan, la tasa de la fotosíntesis será el doble de la tasa máxima observada para cada longitud de onda por separado.

Predicción de la hipótesis nula: Cuando las longitudes de onda se combinan, la tasa de la fotosíntesis no será el doble de la tasa máxima observada para cada longitud de onda por separado.

Resultados:



Conclusión: Hay un efecto de potenciación para la luz roja y ultrarroja. La combinación de las longitudes de onda de 700 y 680 nm dobla con creces la tasa de fotosíntesis.

FIGURA 10.12 Descubrimiento del «efecto de potenciación» de la luz roja y ultrarroja.

Trabajos posteriores han demostrado que la hipótesis de los dos fotosistemas es correcta. En las algas verdes y plantas terrestres, las membranas tilacoidales contienen fotosistemas que se diferencian en su estructura y función, pero que se complementan.

Para descubrir cómo funcionan los dos fotosistemas, los investigadores eligieron no estudiarlos juntos. En cambio, se centraron en especies de bacterias fotosintéticas que tienen fotosistemas similares al fotosistema I o bien al II, pero no ambos. Una vez conocido cada tipo de fotosistema aislado, llegaron a entender cómo los dos fotosistemas funcionan conjuntamente, en las algas verdes y las plantas terrestres. Vamos a hacer lo mismo, analizar primero el fotosistema II, después el I, y a continuación ver cómo interaccionan.

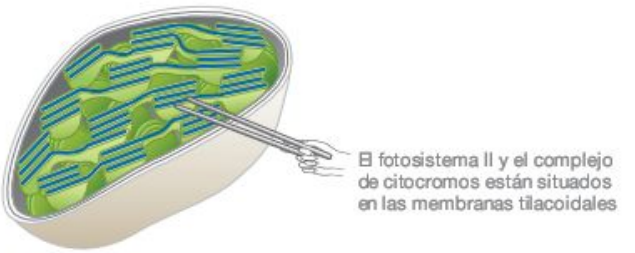
¿Cómo funciona el fotosistema II?

Para analizar el fotosistema II, los investigadores estudiaron especies de las bacterias purpúreas no del azufre y las bacterias purpúreas del azufre. Estas células tienen un único fotosistema que posee muchos de los componentes observados en el fotosistema II de las cianobacterias («azul-verde bacteria»), algas y plantas.

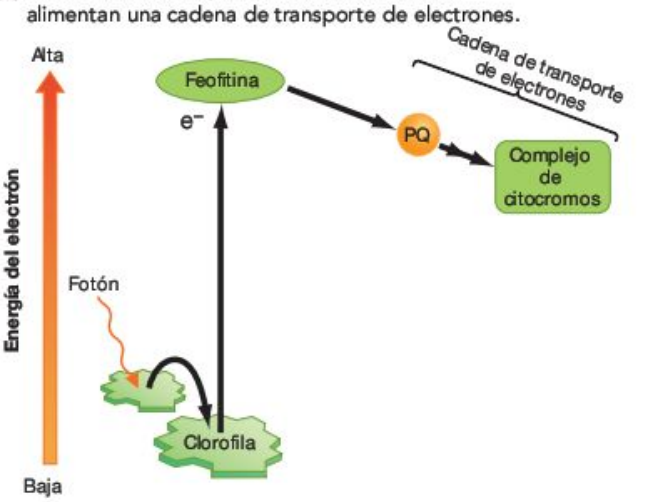
En el fotosistema II, la acción comienza cuando el complejo antena transmite energía al centro de reacción y entra en juego la molécula feofitina. Estructuralmente, la **feofitina** es idéntica a la clorofila excepto en que la feofitina no tiene un átomo de magnesio en la región de la cabeza. Funcionalmente, sin embargo, las dos moléculas son distintas. En vez de funcionar como un pigmento que promociona un electrón cuando absorbe un fotón, la feofitina actúa como un receptor de electrones. Cuando un electrón del centro de reacción clorofílico es excitado energéticamente, el electrón se une a la feofitina y el centro de reacción se oxida. Cuando la feofitina se reduce de esta forma, se completa el paso de transformación de la energía iniciado con la absorción de la luz.

Los electrones de la feofitina entran en una cadena de transporte de electrones Los electrones que llegan a la feofitina pasan a una cadena de transporte de electrones en la membrana tilacoidal. En lo que respecta a su estructura y función, este grupo de moléculas es similar a la cadena de transporte de electrones de la membrana interna mitocondrial (Capítulo 9). Por ejemplo, la cadena de transporte de electrones asociada al fotosistema II contiene varias quinonas y citocromos. Los electrones de ambas cadenas participan en una serie de reacciones de oxidación-reducción y disminuyen gradualmente de energía potencial. En las mitocondrias y los cloroplastos, las reacciones redox provocan un bombeo de protones de una cara a otra de la membrana interna. En ambas organelas, el gradiente de protones resultante conduce a la producción de ATP mediante la ATP sintasa. El fotosistema II activa la quimiósmosis y la síntesis de ATP en el cloroplasto.

La **Figura 10.3a** detalla la secuencia de acontecimientos en la cadena de transporte de electrones de los tilacoides. Una de las moléculas clave es una quinona llamada **plastoquinona,** abreviada como PQ. Recuerda del Capítulo 9 que las quino-



(a) En el fotosistema II, los electrones excitados alimentan una cadena de transporte de electrones.



(b) La plastoquinona transporta protones al interior de los tilacoides, creando una fuerza protónica.

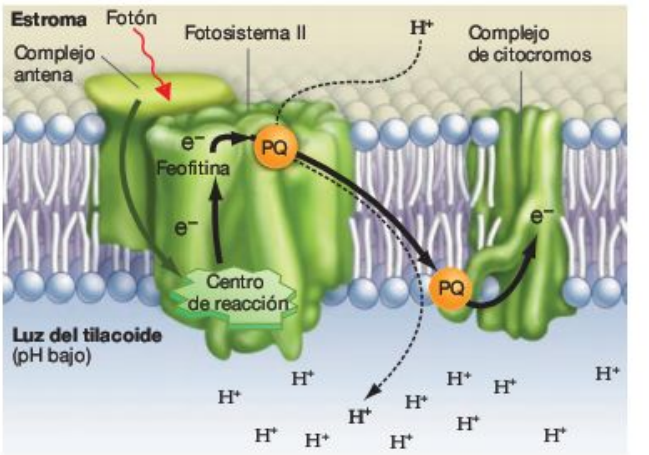


FIGURA 10.13 El fotosistema II alimenta una cadena de transporte de electrones que bombea protones. (a) Cuando un electrón excitado sale de la molécula de clorofila en el centro de reacción del fotosistema II, el electrón es aceptado por la feofitina, transferido a la plastoquinona (PQ) y después reducido gradualmente de energía a lo largo de una cadena de transporte de electrones. **(b)** La PQ transporta electrones desde el fotosistema II junto con protones del estroma. Los electrones pasan al complejo de citocromos, y los protones son liberados a la luz del tilacoide.

EJERCICIO Añade una flecha a la parte (b) que indique la dirección de la fuerza protónica.

nas son pequeñas moléculas hidrófobas. Como la plastoquinona es liposoluble y no está anclada a una proteína, puede moverse libremente de un lado a otro de la membrana tilacoidal. Cuando recibe electrones de la feofitina, la plastoquinona los transporta a la otra cara de la membrana y los entrega a moléculas más electronegativas de la cadena. Estos receptores de electrones se encuentran en un complejo que contiene un citocromo similar a los citocromos presentes en las membranas mitocondriales.

De este modo, la plastoquinona lleva los electrones de la feofitina al complejo de citocromos. Después los electrones pasan por una serie de proteínas que contienen hierro y cobre en el complejo de citocromos. La energía potencial liberada por estas reacciones permite añadir protones a otras moléculas de plastoquinona, que los transportan a la luz del tilacoide. Como muestra la **Figura 10.13b,** los protones transportados por la plastoquinona resultan en una gran concentración de protones en la luz tilacoidal. Cuando el fotosistema II está activo, el pH del interior del tilacoide llega a 5 mientras que el pH del estroma oscila alrededor de 8. Como la escala del pH es logarítmica, la diferencia de 3 unidades significa que la concentración de H^+ es $10 \times 10 \times 10 = 1.000$ veces mayor en la luz que en el estroma. Además, el estroma se carga negativamente respecto a la luz del tilacoide. El efecto neto del transporte de electrones, por tanto, es establecer un gran gradiente de protones que llevará H^+ de la luz del tilacoide al estroma. Si has leído el Capítulo 9, no debería sorprendente que esta fuerza protónica conduzca a la producción de ATP.

La ATP sintasa usa la fuerza protónica para fosforilar el ADP En las mitocondrias, NADH y $FADH_2$ donan electrones a una cadena de transporte de electrones, y las reacciones redox que tienen lugar en la cadena resultan en el bombeo de protones fuera de la matriz, al espacio intermembranoso. En los cloroplastos, las moléculas de feofitina del fotosistema II donan electrones a una cadena de transporte de electrones, y las reacciones redox subsiguientes resultan en el bombeo de protones fuera del estroma, a la luz tilacoidal.

En mitocondrias y cloroplastos, los protones difunden por el gradiente electroquímico resultante. Este es un proceso exergónico que provoca la síntesis (endergónica) de ATP. Concretamente, el flujo de protones a través de la enzima ATP sintasa causa cambios de conformación que conducen a la fosforilación del ADP. En las plantas, la quimiósmosis se produce en los cloroplastos además de en las mitocondrias.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Chemiosmosis

En el fotosistema II, entonces, la energía lumínica capturada por la clorofila se transforma en energía química almacenada como ATP. Este proceso se llama **fotofosforilación.** La fosforilación a nivel de sustrato, la fosforilación oxidativa y la fosforilación resultan todas en la producción de ATP.

En resumen, el fotosistema II empieza con un electrón promocionado a un estado de alta energía y termina con la producción de ATP mediante quimiósmosis. Si entiendes estos aspectos del fotosistema II, deberías ser capaz de describir las similitudes y diferencias del fotosistema II con la cadena de transporte de electrones (ETC) de las mitocondrias. También deberías ser capaz de explicar de dónde provienen los electrones de alta energía en cada sistema y cuál es el producto final.

La historia del fotosistema II todavía no ha terminado, sin embargo, porque no hemos explicado el destino de los electrones que fluyen por el sistema. El electrón que fue transferido de la clorofila a la feofitina en el centro de reacción del fotosistema II necesita ser reemplazado. Además, la cadena de transporte de electrones del fotosistema II tiene que donar sus electrones a algún receptor final de electrones.

¿De dónde vienen los electrones que necesita el fotosistema II, y adónde van? El paralelismo entre el fotosistema de las bacterias purpúreas del azufre y el fotosistema II de las plantas termina aquí. En las bacterias purpúreas del azufre, el citocromo vuelve a donar el electrón al centro de reacción, de modo que el mismo electrón puede ser promocionado otra vez a un estado de alta energía cuando se absorbe un fotón. De esta manera, los electrones circulan por todo el sistema. Pero en el fotosistema II los electrones provienen de una fuente distinta.

El fotosistema II obtiene electrones mediante la oxidación del agua Para entender de dónde provienen los electrones que alimentan el fotosistema II, vuelve a la reacción general de la fotosíntesis: $CO_2 + 2H_2O$ + energía lumínica $\rightarrow$ $(CH_2O) + H_2O + O_2$. En presencia de luz solar, se consumen dióxido de carbono y agua para producir hidratos de carbono, agua y oxígeno gas. Recuerda que los experimentos con radioisótopos del oxígeno demostraron que los átomos de oxígeno de O_2 provienen del agua, no del dióxido de carbono. En realidad, los electrones que entran al fotosistema II también provienen del agua. La reacción generadora de oxígeno se puede escribir así:

$$2\,H_2O \rightarrow 4\,H^+ + 4\,e^- + O_2$$

Como se eliminan electrones del agua, la molécula se oxida. Esta reacción se denomina «descomposición» del agua. Proporciona un flujo continuo de electrones al fotosistema II y está catalizada por enzimas integradas físicamente en el complejo del fotosistema II. Cuando los electrones excitados salen del fotosistema II y entran en la ETC, el fotosistema se hace tan electronegativo que las enzimas pueden arrancar los electrones del agua, dejando protones y oxígeno. La reacción generadora de oxígeno es muy endergónica. Solo es posible gracias a la energía de la luz solar, que elimina electrones del fotosistema II.

De todas las formas de vida, el fotosistema II es el único complejo proteico que puede catalizar la descomposición de las moléculas de agua. Los organismos que tienen este tipo de fotosistemas, como las cianobacterias, algas y plantas, reali-

zan una fotosíntesis **oxigénica** («oxígeno-producir»), porque generan oxígeno como producto intermedio del proceso. Las bacterias purpúreas del azufre y no del azufre no pueden oxidar el agua. Realizan una fotosíntesis **anoxigénica** («no-oxígeno-producir»).

Es difícil sobreestimar la importancia de esta reacción única. Produjo el oxígeno que nos permite vivir ahora. En efecto, el O_2 prácticamente no existía en la Tierra antes de que evolucionaran enzimas que podían catalizar la oxidación del agua. De acuerdo con el registro de fósiles, los niveles de oxígeno de la atmósfera y los océanos empezaron a subir hace tan solo unos 2.000 millones de años, cuando los organismos que realizan la fotosíntesis oxigénica aumentaron en número. Este cambio fue desastroso para los organismos anaerobios, porque el oxígeno es tóxico para ellos. Pero a medida que el oxígeno se hizo aún más abundante, ciertas bacterias evolucionaron y adquirieron la capacidad de usarlo como receptor de electrones en la respiración celular. Este fue un acontecimiento memorable. El O_2 es tan electronegativo que provoca un enorme descenso de energía potencial para las cadenas de transporte de electrones implicadas en la respiración celular. Como resultado, los organismos que usan O_2 como receptor de electrones en la respiración celular pueden producir mucho más ATP que los organismos que usan otros receptores de electrones (véase el Capítulo 9). Los organismos aerobios crecen tan eficazmente que han dominado el planeta hace mucho. Los biólogos califican la evolución de la atmósfera rica en oxígeno como uno de los acontecimientos más importantes de la historia de la vida.

Sin embargo, a pesar de su importancia, aún no se conoce el mecanismo responsable de la reacción generadora de oxígeno. Determinar exactamente cómo descompone el agua el fotosistema II es quizás el mayor reto actualmente de los investigadores interesados en la fotosíntesis. Este aspecto también tiene importantes aplicaciones prácticas, porque si los químicos pudieran replicar la reacción a escala industrial, podría ser posible generar grandes volúmenes de O_2 y gas hidrógeno (H_2) a partir del agua. Si esto se lograra con poco dinero, el H_2 producido podría utilizarse como combustible limpio para coches y camiones.

Si entiendes la base del fotosistema II, deberías ser capaz de hacer un mapa conceptual resumiendo su funcionamiento. El diagrama debe incluir un centro de reacción, la feofitina, una ETC, el gradiente de protones, la ATP sintasa y el complejo enzimático que descompone el agua.

¿Cómo funciona el fotosistema I?

Recuerda que los investigadores analizaron el fotosistema II estudiando fotosistemas similares, pero más sencillos, de las bacterias purpúreas del azufre y no del azufre. Para entender la estructura y función del fotosistema I, recurrieron a las heliobacterias («sol-bacteria»).

Del mismo modo que las bacterias purpúreas del azufre y no del azufre, las heliobacterias usan la energía de la luz solar para promocionar los electrones a un estado de alta energía. Pero en vez de ser cedidos a una cadena de transporte de electrones que bombea protones a través de una membrana, los electrones de alta energía de las heliobacterias se usan para reducir NAD^+. Cuando el NAD^+ gana dos electrones y un protón, se produce NADH. En las cianobacterias, algas y plantas terrestres, un conjunto de reacciones similar reduce una versión fosforilada del NAD^+, cuyas siglas son $NADP^+$, produciendo NADPH. Este y el NADH funcionan como transportadores de electrones.

La **Figura 10.14** muestra el funcionamiento del fotosistema I. Cuando los pigmentos del complejo antena absorben fotones y transmiten la energía al centro de reacción del fotosistema I, los electrones excitados pasan por una cadena de transporte de electrones. En concreto, pasan por una serie de proteínas que contienen hierro y azufre, dentro del fotosistema, y después a una molécula llamada **ferredoxina.** A continuación, los electrones van de la ferredoxina a la enzima ferredoxina/$NADP^+$ oxirreductasa (también llamada $NADP^+$ reductasa) que transfiere dos electrones y un protón al $NADP^+$. Esta reacción forma NADPH. El propio fotosistema y la $NADP^+$ reductasa están anclados en la membrana del tilacoide; la ferredoxina está asociada íntimamente a la bicapa.

En resumen: el fotosistema I resulta en la producción de NADPH. El **NADPH** tiene una función similar al NADH y $FADH_2$ producidos por el ciclo de Krebs. Es un transportador de electrones que puede donar electrones a otros compuestos y, por tanto, reducirlos. El fotosistema II, en cambio, resulta en la producción de un gradiente de protones que provoca la síntesis de ATP.

En conjunto, entonces, los fotosistemas I y II producen energía química almacenada en el ATP además de potencia reductora en forma de NADPH. Aunque algunos grupos de bacterias solo tienen uno de los dos fotosistemas, las cianobacterias, algas y plantas tienen los dos. En estos organismos, ¿cómo interaccionan los dos fotosistemas?

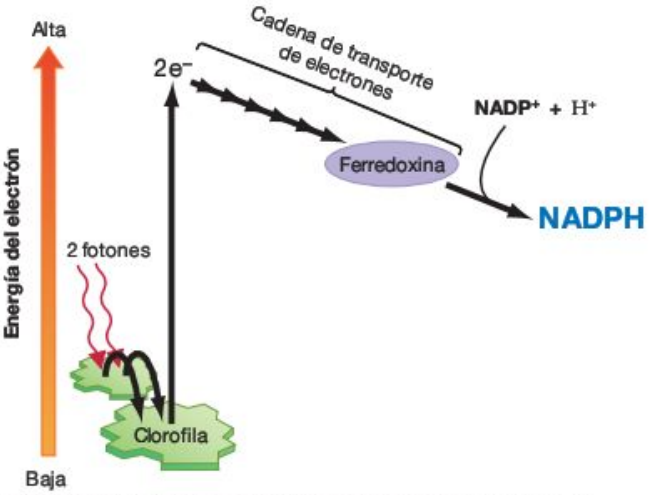


FIGURA 10.14 El fotosistema I produce NADPH. Cuando los electrones excitados salen de la molécula de clorofila en el centro de reacción del fotosistema I, pasan por una serie de proteínas que contienen hierro y azufre hasta que son aceptados por la ferredoxina. En una reacción catalizada por una enzima, la forma reducida de la ferredoxina reacciona con $NADP^+$ para producir NADPH.

PREGUNTA ¿Se reduce o se oxida el $NADP^+$ en el fotosistema I?

El esquema Z: los fotosistemas I y II trabajan juntos

Cuando se dieron cuenta de que los fotosistemas I y II tienen funciones distintas pero complementarias, Robin Hill y Faye Bendall propusieron que estos sistemas interaccionan como muestra la **Figura 10.15.** El diagrama ilustra un modelo, conocido como el **esquema Z,** que supuso un gran avance en la investigación de la fotosíntesis. El nombre se inspiró en la forma del recorrido propuesto que siguen los electrones a través de los dos fotosistemas, al trazar el recorrido en un eje vertical que representaba los cambios de energía potencial.

Para aclarar cómo funciona la fotosíntesis, sigue el recorrido de electrones por el esquema Z, trazando la ruta con el dedo en la Figura 10.15. El proceso empieza cuando los fotones excitan a los electrones en las moléculas de clorofila del complejo antena del fotosistema II. Cuando la energía del electrón excitado se transmite al centro de reacción, una pareja especial de moléculas de clorofila llamadas P680 pasa los electrones excitados a la feofitina. Desde aquí el electrón disminuye gradualmente de energía potencial mediante reacciones redox entre una serie de quinonas y citocromos, que funcionan como una cadena de transporte de electrones. Usando la energía liberada por las reacciones redox, la plastoquinona (PQ) transporta protones a través de la membrana del tilacoide. La ATP sintasa utiliza la fuerza protónica resultante para fosforilar el ADP, creando ATP.

Cuando los electrones alcanzan el final de la cadena de transporte de electrones del fotosistema II, pasan a una pequeña proteína difusible llamada **plastocianina** (simbolizada por PC en la Figura 10.15). La plastocianina recoge un electrón del complejo de citocromos, difunde por la luz del tilacoide y dona el electrón al fotosistema I. Una sola molécula de plastocianina puede transportar más de 1.000 electrones por segundo entre los dos fotosistemas. De este modo, la plastocianina crea un vínculo físico entre el fotosistema II y el I.

El flujo de electrones entre los fotosistemas, por medio de la plastocianina, es importante porque reemplaza los electrones que son transportados por una molécula de clorofila llamada P700 en el centro de reacción del fotosistema I. Los electrones que van del fotosistema II a la P700 son finalmente transferidos a la proteína ferredoxina, que entonces pasa los electrones a una enzima que cataliza la reducción del $NADP^+$ a NADPH. Los electrones que salieron inicialmente del fotosistema II son reemplazados por electrones arrancados al agua, produciendo oxígeno gas como producto intermedio.

En resumen, el esquema Z traza el recorrido de los electrones desde el agua al NADPH, a través de los fotosistemas II y I.

Deberías ser capaz de explicar (1) el papel de la plastocianina en la conexión entre los dos fotosistemas, (2) dónde tienen la máxima energía potencial los electrones que fluyen por el sistema, y (3) por qué el esquema Z se llama también el **flujo de electrones no cíclico.**

El esquema Z ayuda a explicar el efecto de potenciación mostrado en la Figura 10.12. Cuando las células de algas son iluminadas con longitudes de onda de 680 nm, en la porción roja del espectro, solo el fotosistema II puede funcionar a velocidad máxima. La velocidad global del flujo de electrones a través del esquema Z es moderada porque la eficiencia del fotosistema I está reducida. De un modo similar, cuando las células solo reciben longitudes de onda de 700 nm, en el ultrarrojo, solo el fotosistema I alcanza la eficacia máxima; el fotosistema II está funcionando a una velocidad inferior a la máxima, de modo que la velocidad total del flujo de electrones está reducida. Pero cuando están presentes ambas longitudes de onda a la vez, los dos fotosistemas están activados

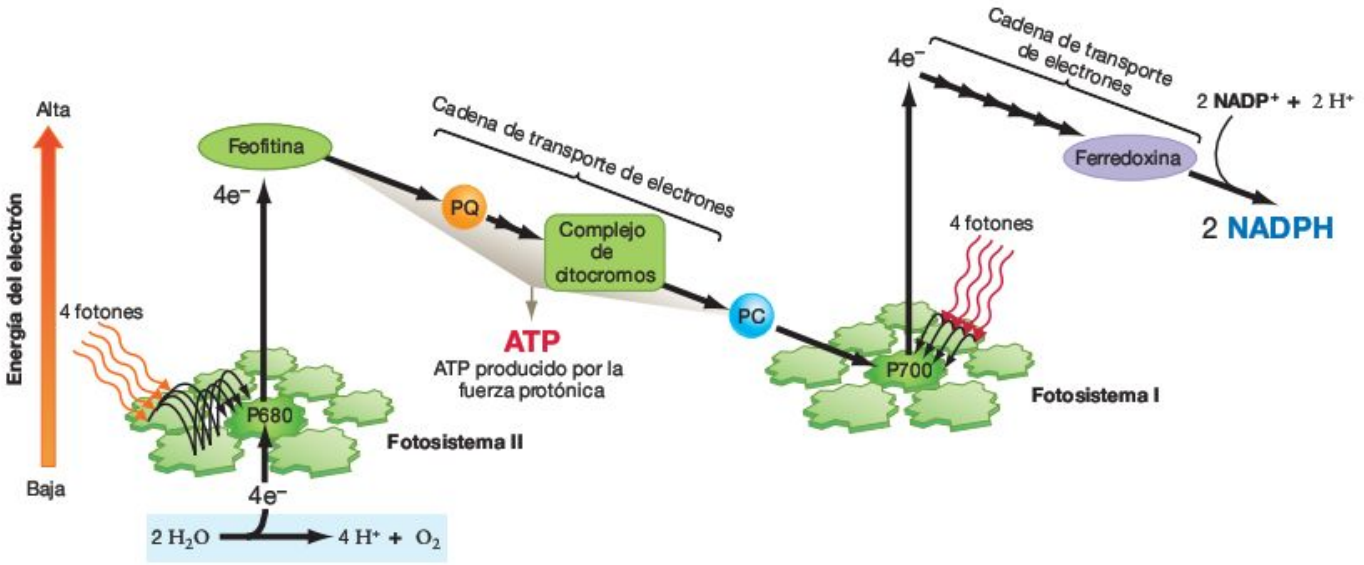


FIGURA 10.15 El esquema Z conecta los fotosistemas I y II. El esquema Z propone que los electrones del fotosistema II entran en el fotosistema I, donde son promocionados a un estado de energía lo suficientemente alto como para posibilitar la reducción del $NADP^+$.

PREGUNTA ¿En qué se parecen y en qué se diferencian las cadenas de transporte de electrones de los fotosistemas I y II?

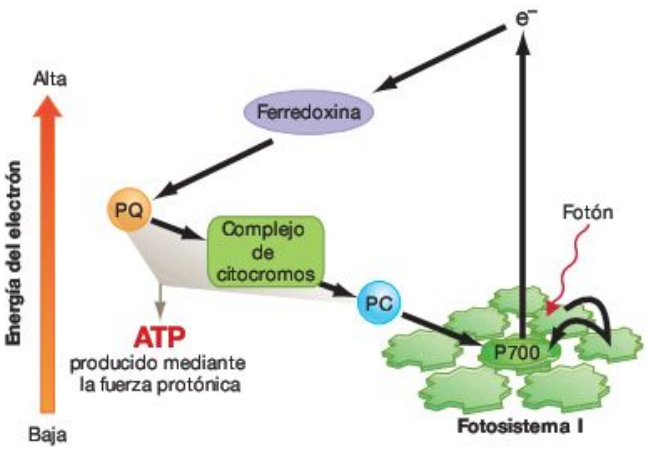


FIGURA 10.16 La fotofosforilación cíclica produce ATP. El transporte de electrones cíclico es una alternativa al esquema Z. En vez de ser donados al $NADP^+$, los electrones circulan cíclicamente por el sistema, y esto resulta en la producción de ATP adicional mediante fotofosforilación.

por la luz y funcionan a velocidad máxima, potenciando su eficacia.

Datos recientes indican que en las algas verdes y plantas los electrones también pueden seguir un camino distinto. Esta vía, llamada **fotofosforilación cíclica,** se muestra en la **Figura 10.16.** En la fotofosforilación cíclica, el fotosistema I vuelve a transferir los electrones a la cadena de transporte de electrones del fotosistema II, para aumentar la generación de ATP mediante fotofosforilación. Este ATP «extra» es necesario para las reacciones químicas que reducen el CO_2 y producen azúcares. De este modo, la fotofosforilación cíclica coexiste con el esquema Z y produce más ATP.

Aunque el esquema Z ha resistido bien las pruebas experimentales, todavía queda sin resolver un gran enigma. Como muestra la **Figura 10.17,** el fotosistema II es mucho más abundante en las membranas interiores, apiladas, de los grana, mientras que el fotosistema I y la ATP sintasa son mucho más frecuentes en las membranas exteriores, no apiladas. Observa que el gradiente de protones establecido por el fotosistema II lleva protones al estroma, lo que significa que el estroma es el lugar de producción de ATP. La separación física entre los fotosistemas es desconcertante, sin embargo, considerando que sus funciones están íntimamente ligadas según el esquema Z. Actualmente se investiga y debate intensamente por qué están en distintas partes del tilacoide.

A diferencia del esquema Z, el destino del ATP y NADPH producido por los fotosistemas I y II está bien documentado. Los cloroplastos usan el ATP y NADPH para reducir el dióxido de carbono a azúcar. Tu vida y la vida de casi todos los demás organismos dependen de este proceso. ¿En qué se basa?

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com
Photosynthesis

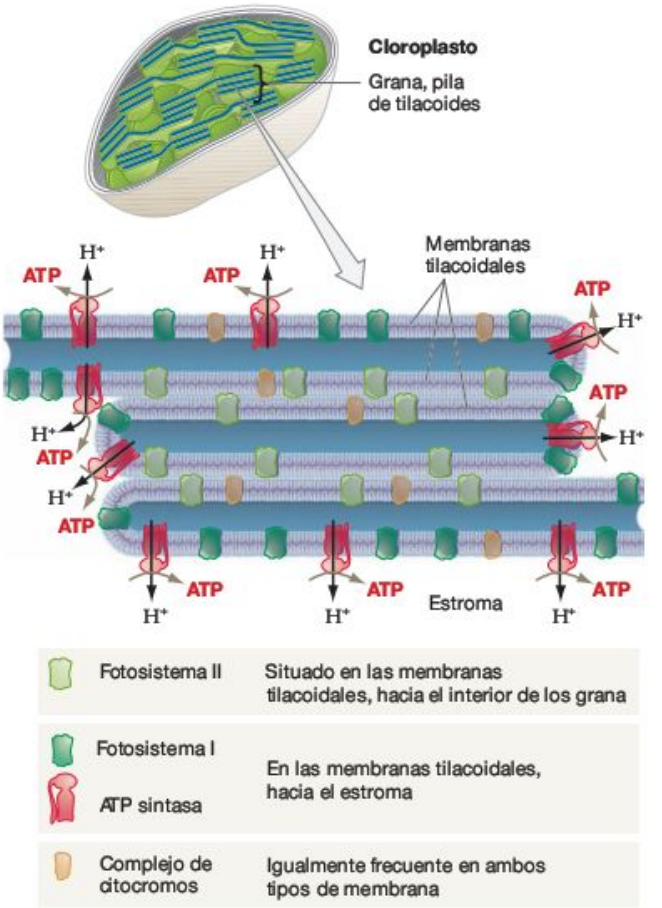


FIGURA 10.17 Los fotosistemas I y II están en regiones distintas de las membranas tilacoidales de los grana.

EJERCICIO En la figura, dibuja el recorrido de un electrón que sigue el esquema Z desde el fotosistema II al fotosistema I. Después, dibuja el camino de un electrón que participa en la fosforilación cíclica.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El fotosistema II entrega electrones de alta energía a una cadena de transporte de electrones que bombea protones, creando una fuerza protónica que activa la ATP sintasa.
- El fotosistema I produce NADPH.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un modelo del esquema Z con papeles recortados que representen los siguientes elementos: los complejos antena de los fotosistemas I y II, las ETC de los fotosistemas I y II, feofitina, plastoquinona, plastocianina, complejo de citocromos, ferredoxina, la reacción que descompone el agua y la reducción de NAD^+.
2) Con monedas de céntimo que representen a los electrones, explicar cómo fluyen por los fotosistemas.

10.4 ¿Cómo se reduce el dióxido de carbono para producir glucosa?

Las reacciones analizadas en la Sección 10.3 están activadas por la luz. Esto es lógico, porque toda su función consiste en transformar energía, convertir la energía electromagnética en forma de luz solar en la energía química de los enlaces fosfato del ATP y los electrones del NADPH. Las reacciones que conducen a la producción de azúcar a partir del dióxido de carbono, por el contrario, no son activadas directamente por la luz. En cambio, dependen del ATP y NADPH producidos por las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis.

El descubrimiento de que la transformación de la energía y la reducción del dióxido de carbono eran dos componentes distintos pero vinculados supuso un hallazgo fundamental. La investigación de las reacciones de reducción del CO_2 ganó fuerza inmediatamente después de la Segunda Guerra Mundial, cuando se pudo utilizar isótopos radiactivos del carbono en investigación.

Ciclo de Calvin

Para desentrañar la secuencia de reacciones que reduce el dióxido de carbono, el grupo de Melvin Calvin utilizó la estrategia de pulso-seguimiento presentada en el Capítulo 7. Recuerda que los experimentos de pulso-seguimiento introducen un pulso de compuestos marcados seguidos de un periodo más largo de compuestos no marcados. A continuación se vigila el destino de los compuestos marcados en el tiempo. En este caso, los investigadores sometieron a algas verdes a un pulso de $^{14}CO_2$ seguido de una gran cantidad de CO_2 no marcado (**Figura 10.18**). Después de esperar un tiempo concreto, molieron las células para formar un extracto bruto, separaron las moléculas del extracto mediante cromatografía, y pusieron una película de rayos X sobre la superficie de la cromatografía. Si las moléculas marcadas con radiactividad estuvieran presentes, la energía que emiteran impresionaría la película y generarían una mancha negra. Entonces, los compuestos marcados podrían ser aislados e identificados.

Cambiando la cantidad de tiempo entre el inicio del pulso de $^{14}CO_2$ y el análisis de las células, Calvin y sus colaboradores empezaron a ensamblar la secuencia en la que se forman varios productos intermedios. Por ejemplo, cuando el equipo analizó las células casi inmediatamente después del pulso de $^{14}CO_2$, descubrieron que predominaba un compuesto de tres carbonos, el 3-fosfoglicerato. Este resultado indicaba que el 3-fosfoglicerato era el producto inicial de la reducción. O dicho de otro modo, parecía que el dióxido de carbono reaccionaba con alguna molécula desconocida para producir 3-fosfoglicerato.

Esto resultaba muy interesante, porque el 3-fosfoglicerato es uno de los diez productos intermedios de la glucólisis. El hallazgo de que la glucólisis y la reducción del carbono comparten productos era desconcertante por la relación entre las dos vías. Las reacciones del ATP y NADPH conducían a la producción de hidratos de carbono; la glucólisis los descompone. Como los dos procesos están relacionados de esta forma, era lógico que al menos algunos productos intermedios de la glucólisis y la reducción del CO_2 fueran iguales.

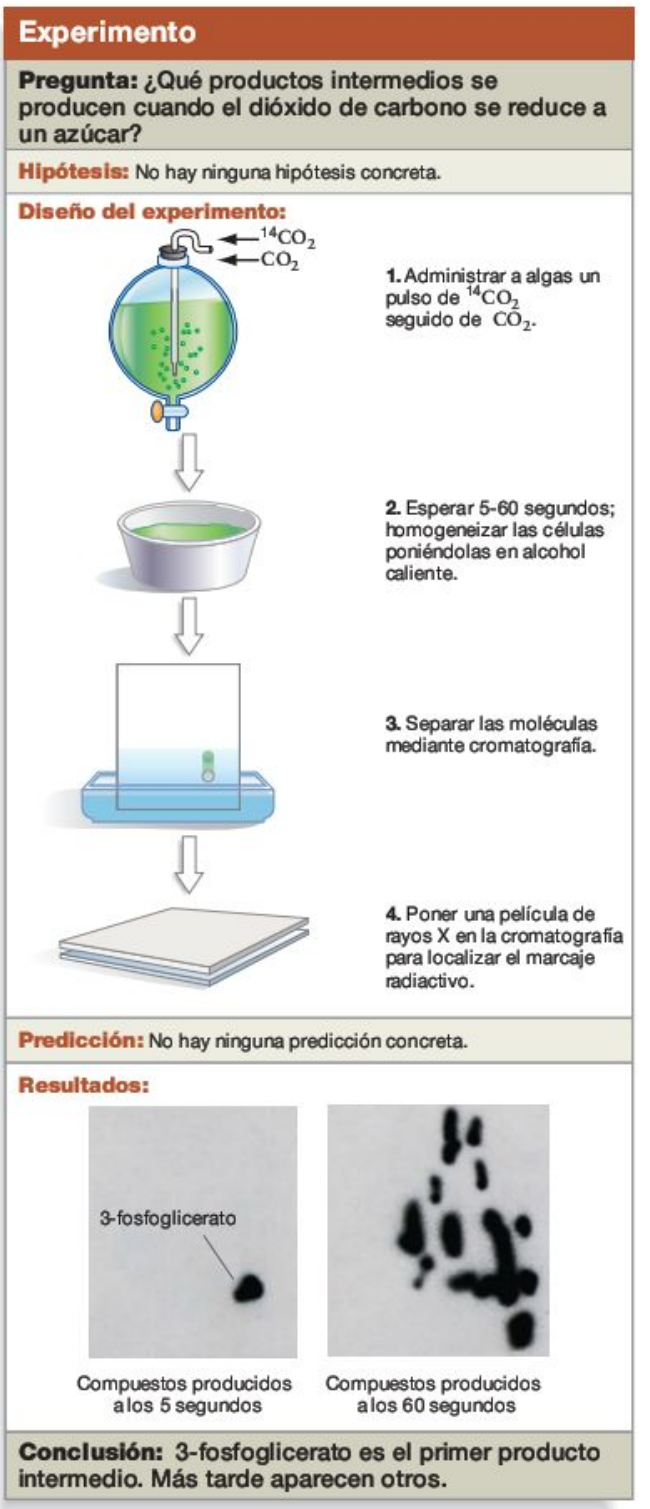


FIGURA 10.18 Los experimentos revelaron las reacciones que provocan la reducción del CO_2.

PREGUNTA ¿Por qué este experimento no se basó en hipótesis y predicciones específicas?

Cuando el grupo de Calvin estaba ensamblando la secuencia de acontecimientos en la reducción del dióxido de carbono, una pregunta importante quedó sin respuesta: ¿qué compuesto reacciona con el CO_2 para producir 3-fosfoglicerato? Este era el primer paso clave. El grupo buscó en vano un compuesto de dos carbonos que pudiera servir como el receptor inicial de dióxido de carbono y producir 3-fosfoglicerato. Entonces, mientras Calvin estaba haciendo recados un día, se le ocurrió que la molécula que reaccionaba con el dióxido de carbono podría contener cinco carbonos, no dos. La idea era que añadir CO_2 a una molécula de cinco carbonos produciría un compuesto de seis carbonos, que podía dividirse a la mitad después para formar 2 moléculas de tres carbonos.

Los experimentos realizados para comprobar esta hipótesis confirmaron que el reactante inicial es la **ribulosa bifosfato (RuBP),** un compuesto de cinco carbonos. Finalmente se resolvieron las tres fases de la reducción del CO_2 y se llamaron ciclo de Calvin (**Figura 10.19**):

1. *Fase de fijación.* La secuencia empieza cuando el CO_2 reacciona con RuBP. Esta fase «fija» el dióxido de carbono uniéndolo a una molécula más compleja. También lleva a la producción de dos moléculas de 3-fosfoglicerato. La **fijación de carbono** es la adición de dióxido de carbono a un compuesto orgánico, que transforma el CO_2 en una forma biológicamente útil.
2. *Fase de reducción.* A continuación, el 3-fosfoglicerato es fosforilado por el ATP y después reducido por los electrones del NADPH. El producto es **gliceraldehído-3-fosfato (G3P),** un azúcar fosforilado. Parte del G3P resultante se desvía a la producción de glucosa y fructosa, que se unen para formar el disacárido sacarosa.
3. *Fase de regeneración.* El resto del G3P hace que el ciclo siga funcionando, sirviendo de sustrato para la tercera fase del ciclo: las reacciones que resultan en la regeneración de RuBP.

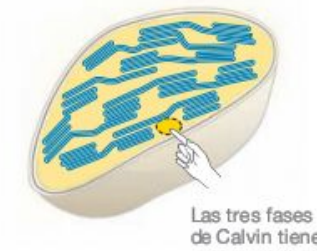
Las tres fases tienen lugar en el estroma de los cloroplastos. Una vuelta del ciclo de Calvin fija una molécula de CO_2, se necesitan tres vueltas del ciclo para producir una molécula de G3P. Si entiendes la base del ciclo de Calvin, deberías ser capaz de explicar la relación entre CO_2, G3P, RuBP y 3-fosfoglicerato.

El descubrimiento del ciclo de Calvin aclaró cómo el ATP y NADPH producidos por las reacciones dependientes de la luz permiten a las células reducir el CO_2 a hidratos de carbono $(CH_2O)_n$. Como los azúcares almacenan gran cantidad de energía potencial, producirlos cuesta mucha energía química. Durante la fotosíntesis, la energía necesaria para reducir el CO_2 a azúcares la proporcionan el ATP y NADPH sintetizados en las reacciones dependientes de la luz.

Una vez confirmada la secuencia de reacciones del ciclo de Calvin, la atención se centró en la fase inicial, la reacción entre RuBP y CO_2. Esta reacción es una de las dos reacciones que solo suceden en el ciclo de Calvin. La mayoría de las reacciones implicadas en la reducción del CO_2 también se producen en la glucólisis o en otras vías metabólicas.

La reacción entre CO_2 y RuBP inicia la transformación del gas dióxido de carbono de la atmósfera a los azúcares. Las plantas usan los azúcares como combustible de la respiración celular y para formar hojas, flores, semillas, troncos de árboles y otras estructuras. Millones de organismos sin fotosíntesis, como los peces, insectos, hongos y mamíferos, también de-

(a) El ciclo de Calvin tiene tres fases.



Las tres fases del ciclo de Calvin tienen lugar en el estroma de los cloroplastos

Fijación: 3 RuBP + 3 CO_2 → 6 3-fosfoglicerato

Reducción: 6 3-fosfoglicerato + 6 ATP + 6 NADPH → 6 G3P

Regeneración: 5 G3P + 3 ATP → 3 RuBP

(b) La reacción ocurre en un ciclo.

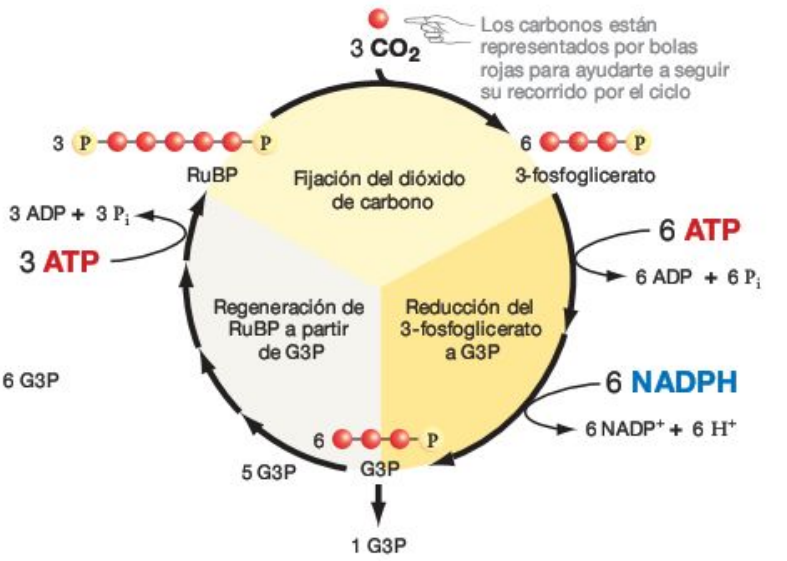


FIGURA 10.19 El dióxido de carbono se reduce en el ciclo de Calvin. Las reacciones del ciclo de Calvin dependen de los productos de las reacciones dependientes de la luz.

penden de esta reacción para conseguir los azúcares que necesitan para la respiración celular. Ecológicamente, la adición del CO_2 a RuBP podría ser la reacción química más importante de la Tierra. La enzima que la cataliza es fundamental para todas las formas de vida. ¿Cómo funciona esta molécula?

El descubrimiento del rubisco

Para encontrar la enzima que fija CO_2, Arthur Weissbach y sus colaboradores machacaron hojas de espinaca, purificaron un gran conjunto de proteínas de los extractos celulares resultantes, y después pusieron a prueba cada proteína para ver si podía catalizar la incorporación de $^{14}CO_2$ al RuBP para formar 3-fosfoglicerato. Finalmente pudieron aislar una enzima que cataliza la reacción. La enzima resultó ser extraordinariamente abundante en las hojas. Los datos de los investigadores indicaban que la enzima constituía al menos el 10% de todas las proteínas presentes en las hojas de espinacas.

La enzima fijadora de CO_2 fue finalmente purificada y analizada. Su nombre completo es ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa, pero habitualmente se la denomina **rubisco.** El rubisco está presente en todos los organismos fotosintéticos que usan el ciclo de Calvin para fijar carbono, y se cree que es la enzima más abundante de la Tierra. También se ha determinado su estructura tridimensional. La molécula tiene forma de dado y un total de ocho lugares activos donde se fija el CO_2.

A pesar de tener tantos lugares activos, el rubisco es una enzima lenta. Cada lugar activo cataliza solo tres reacciones por segundo; otras enzimas habitualmente catalizan miles de reacciones por segundo. Las plantas sintetizan enormes cantidades de rubisco, posiblemente como adaptación para compensar su falta de velocidad.

Además de lento, el rubisco es extraordinariamente ineficaz. El rubisco es ineficaz porque cataliza la adición de O_2 al RuBP además de la adición de CO_2 al RuBP. Este es un punto clave. El oxígeno y el dióxido de carbono compiten en los lugares activos de la enzima, lo que enlentece la reducción del CO_2. ¿Por qué un lugar activo del rubisco aceptaría ambas moléculas? Dada la importancia del rubisco para producir alimentos en las especies fotosintéticas, esta observación es desconcertante. Parece ser **desadaptativo,** un rasgo que reduce la eficacia biológica de los individuos. Una hipótesis para explicar la naturaleza dual del lugar activo se basa en la observación de que el rubisco estaba presente en los organismos fotosintéticos mucho antes de la evolución de la fotosíntesis oxigénica. Como resultado, el O_2 era extremadamente escaso en la atmósfera cuando surgió el rubisco. De acuerdo con esta hipótesis, la ineficacia del rubisco es un artefacto histórico. La idea es que el rubisco está adaptado a una atmósfera que ya no existe, una muy rica en CO_2 y pobre en O_2.

Por desgracia, la reacción del O_2 con la RuBP hace algo más que competir con la reacción de CO_2 en el mismo lugar activo. Una de las moléculas resultantes de la adición de oxígeno a RuBP se procesa en reacciones que consumen ATP y liberan CO_2. Parte de esta vía sucede en los cloroplastos, y otra parte en los peroxisomas y las mitocondrias. La secuencia de reacciones recuerda a la respiración, porque consume oxígeno y produce dióxido de carbono. Por este motivo, se llama **fotorrespiración.** Como la fotorrespiración consume energía y deshace la fijación del carbono, se puede considerar como una fotosíntesis inversa (**Figura 10.20**). Cuando sucede la fotorrespiración, la tasa global de la fotosíntesis disminuye.

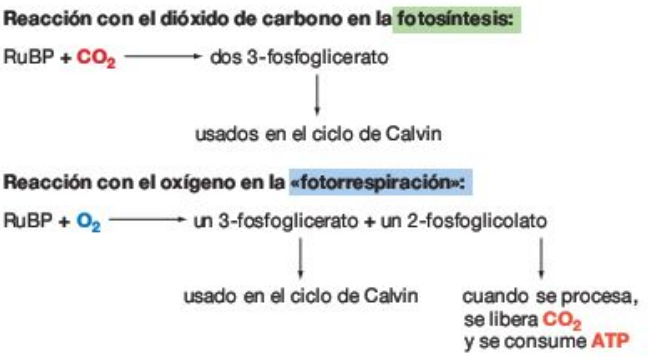


FIGURA 10.20 La fotorrespiración compite con la fotosíntesis. El rubisco cataliza reacciones que compiten entre sí cuyos resultados son muy diferentes.

PREGUNTA Tras estudiar estas reacciones, explica por qué los biólogos dicen que la fotorrespiración «deshace» la fotosíntesis.

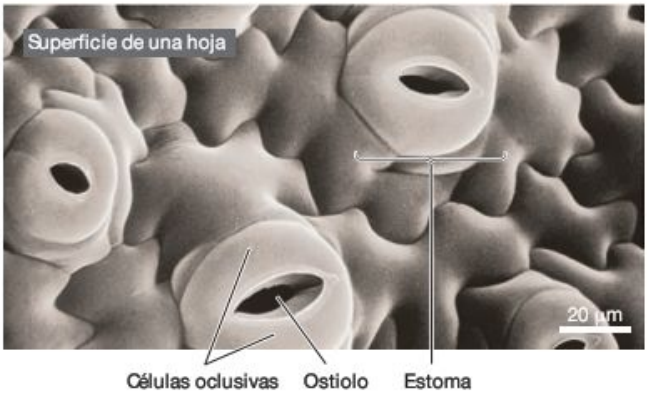
La reacción de oxigenación que activa la fotorrespiración está favorecida por altas concentraciones de oxígeno y bajas concentraciones de CO_2. Pero mientras la concentración de dióxido de carbono en las hojas sea alta, la reacción de fijación del CO_2 es la favorita y la fotorrespiración es relativamente rara.

¿Cómo se transporta el dióxido de carbono al rubisco?

El dióxido de carbono está en la atmósfera y las células fotosintéticas lo consumen continuamente como reactante. Parecería sencillo, por tanto, que el CO_2 difundiera directamente a las plantas a favor de un gradiente de concentración. Pero el asunto no es tan simple, porque las plantas están revestidas por una cubierta cérea llamada cutícula. Esta capa lipídica evita que el agua se evapore de los tejidos, pero también impide que el CO_2 entre en ellos.

¿Cómo entra el CO_2 en los tejidos fotosintéticos? Una atenta mirada a la superficie de una hoja, como en la **Figura 10.21a,** da la respuesta. La superficie de las hojas está punteada por aberturas limitadas por dos células de distinta forma. Las células emparejadas se llaman **células oclusivas,** la abertura se llama ostiolo y la estructura global se llama **estoma.** Si las concentraciones de CO_2 dentro de la hoja son bajas cuando se está produciendo la fotosíntesis, señales químicas activan bombas de protones en las membranas de las células oclusivas. Estas bombas establecen un gradiente de carga a través de la membrana. En respuesta, entran iones de potasio (K^+) a las células oclusivas. Cuando entra el agua siguiendo el gradiente osmótico generado, las células se hinchan y crean un poro. Como muestra la **Figura 10.21b,** un estoma abierto per-

(a) Las superficies de las hojas contienen estomas.



(b) El dióxido de carbono se difunde al interior de las hojas a través de los estomas.

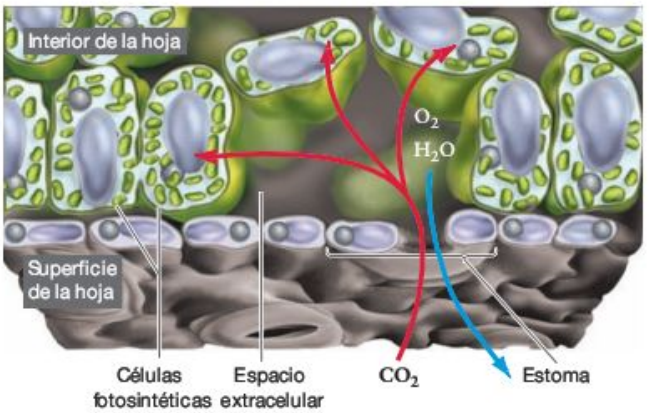


FIGURA 10.21 Las células de las hojas obtienen el dióxido de carbono a través de sus estomas. **(a)** Los estomas consisten en dos células oclusivas y un ostiolo. **(b)** Cuando el estoma está abierto, el CO_2 difunde a la célula por un gradiente de concentración.

mite que el CO_2 de la atmósfera difunda a los espacios ocupados de la hoja, y de allí al líquido extracelular que rodea las células fotosintéticas. Finalmente el CO_2 difunde a los cloroplastos por un gradiente de concentración. El ciclo de Calvin, que consume CO_2 continuamente, mantiene un gran gradiente de concentración a favor de la entrada de CO_2 en los cloroplastos.

Los estomas normalmente están abiertos por el día, cuando tiene lugar la fotosíntesis, y cerrados de noche. Pero cuando el día es extraordinariamente cálido y seco, las células de las hojas pueden perder mucha agua por evaporación a través de los estomas. Cuando esto ocurre, deben cerrar las aberturas y detener la fotosíntesis, o arriesgarse a morir por deshidratación. Con el calor y la ausencia de humedad, pues, la fotosíntesis y el crecimiento se detienen. ¿Cómo lo afrontan las plantas que viven en ambientes calurosos y secos? La respuesta surgió cuando los biólogos intentaban entender un sorprendente resultado experimental.

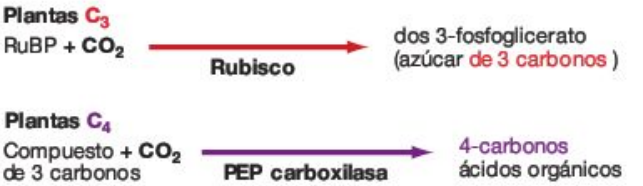


FIGURA 10.22 La fijación inicial del carbono en las plantas C_4 es distinta de la de las plantas C_3.

La fotosíntesis C_4 Una vez descubierto el ciclo de Calvin en las algas, los investigadores de varios laboratorios utilizaron la misma técnica de pulso-seguimiento para investigar cómo se produce la fijación de carbono en otras especies. Como había hecho Calvin, Hugo Kortschak y sus colaboradores, y el equipo de Y. S. Karpilov expusieron a las hojas de caña de azúcar y maíz a dióxido de carbono radioctivo ($^{14}CO_2$) y luz solar, y después aislaron e identificaron las moléculas producto. Ambos equipos de investigación esperaban encontrar los primeros átomos de carbono radioctivos en el 3-fosfoglicerato, el producto normal de la fijación de carbono por parte del rubisco. En cambio, encontraron que en sus especies el átomo de carbono radiactivo terminaba en compuestos de cuatro carbonos como el malato y aspartato, no en azúcares de tres carbonos.

Estos experimentos revelaron un giro inesperado de la vía habitual de la fijación de carbono. En vez de crear un azúcar de tres carbonos, parecía que en sus especies la fijación del CO_2 producía azúcares de cuatro carbonos. Las dos vías pasaron a denominarse **fotosíntesis C_3** y **fotosíntesis C_4**, respectivamente (**Figura 10.22**).

Los investigadores que siguieron las primeras descripciones descubrieron que en algunas especies de plantas, el dióxido de carbono puede unirse a la RuBP por medio del rubisco, *o* a compuestos de tres carbonos por una enzima llamada **PEP carboxilasa.** También demostraron que las dos enzimas están en distintos tipos de células en la misma hoja. La PEP carboxilasa es abundante en las **células del mesófilo** cerca de la superficie de las hojas, mientras que el rubisco se encuentra en las **células de la vaina** que rodean el tejido vascular en el interior de la hoja (**Figura 10.23a**). El **tejido vascular** conduce agua y nutrientes en las plantas.

Basándose en estas observaciones, Hal Hatch y Roger Slack propusieron un modelo de tres pasos para explicar cómo el CO_2 fijado a un azúcar de cuatro carbonos se integra en el ciclo de Calvin (**Figura 10.23b**):

1. La PEP carboxilasa fija CO_2 en las células del mesófilo.
2. Los ácidos orgánicos de cuatro carbonos resultantes van a las células de la vaina.
3. Los ácidos orgánicos de cuatro carbonos liberan una molécula de CO_2 que el rubisco usa como sustrato para formar 3-fosfoglicerato. Este paso inicia el ciclo de Calvin.

De esta manera, entonces, la vía C_4 funciona como una bomba de CO_2. Las reacciones que tienen lugar en las células del mesófilo requieren energía en forma de ATP, pero aumen-

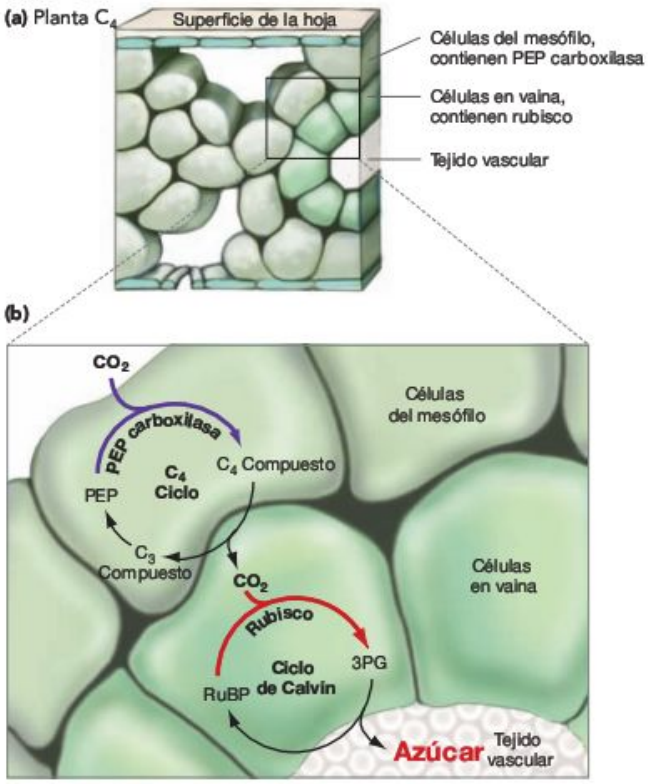


FIGURA 10.23 En las plantas C_4, la fijación del carbono es independiente del ciclo de Calvin. **(a)** La PEP carboxilasa, enzima fijadora de carbono, está situada en las células del mesófilo, mientras que el rubisco está en las células en vaina. **(b)** La PEP carboxilasa fija el CO_2 al PEP, un compuesto de tres carbonos, formando un ácido orgánico de cuatro carbonos. Después, una molécula de CO_2 del azúcar de cuatro carbonos alimenta el ciclo de Calvin.

tan la concentración de CO_2 en las células donde es activo el rubisco. Como aumenta el cociente dióxido de carbono/oxígeno en las células fotosintéticas, se une menos O_2 a los lugares activos del rubisco. O dicho de otro modo, la fijación del CO_2 es preferida a la fijación de O_2 cuando la concentración de dióxido de carbono en las hojas es elevada. Como resultado, la vía C_4 limita los efectos nocivos de la fotorrespiración. La vía es una adaptación que mantiene alta la concentración de CO_2 en las hojas. Experimentos posteriores corroboraron el modelo de Hatch y Slack en prácticamente todos los detalles.

Los trabajos de seguimiento demostraron que la vía C_4 se encuentra casi exclusivamente en plantas de hábitats cálidos y secos. Para entender el motivo, es importante tener en cuenta que las plantas se ven obligadas a cerrar sus estomas en los días cálidos y secos para evitar la catástrofe que supone perder agua. Cuando los estomas se cierran, el nivel de oxígeno aumenta en las hojas, la concentración de CO_2 disminuye, y se favorece la fotorrespiración. Sin embargo, la PEP carboxilasa no se ve afectada por altos niveles de oxígeno, y tiene mayor afinidad por el CO_2 que el rubisco. Así pues, la PEP carboxilasa puede seguir proporcionando CO_2 al rubisco y minimizar el impacto de la fotorrespiración incluso cuando el oxígeno es muy abundante y el CO_2 muy escaso en las hojas. Como resultado, las plantas C_4 pueden seguir produciendo azúcares en los días cálidos y secos con mucha más eficacia que las plantas C_3.

La caña de azúcar, el maíz y el crabgrass son algunas plantas C_4 muy conocidas, pero la vía se encuentra realmente en varios miles de especies de 19 linajes distintos de las plantas con flores. Estas observaciones indican que la vía C_4 ha evolucionado de forma independiente varias veces. Sin embargo, no es el único mecanismo que usan las plantas para seguir viviendo en ambientes cálidos y secos.

Plantas CAM Varios años después del descubrimiento de la fotosíntesis C_4, los investigadores que estudiaban un grupo de plantas con flores llamadas crasuláceas descubrieron un segundo mecanismo destinado a limitar los efectos de la fotorrespiración. Esta vía fotosintética se denominó **metabolismo ácido de las crasuláceas,** o **CAM.** Al igual que la vía C_4, el CAM es una bomba de CO_2 que funciona como un paso adicional y preparatorio al ciclo de Calvin. Tiene el mismo efecto: aumenta la concentración de CO_2 en las células fotosintéticas. También implica un ácido orgánico con cuatro carbonos. Pero a diferencia de la vía C_4, el CAM ocurre en un tiempo diferente al ciclo de Calvin, no en un lugar diferente.

El CAM se produce en cactus y otras especies que viven en ambientes tan cálidos y secos que los individuos mantienen sus estomas cerrados habitualmente todo el día. Cuando cae la noche y el clima se torna más fresco y húmedo, las plantas CAM abren sus estomas y absorben grandes cantidades de CO_2. Estas moléculas se fijan temporalmente a ácidos orgánicos y se almacenan en las vacuolas centrales de las células fotosintéticas. Durante el día, las moléculas se procesan en reacciones que liberan el CO_2 y alimentan el ciclo de Calvin.

La **Figura 10.24** resume los parecidos y diferencias entre la fotosíntesis C_4 y el CAM. Ambos funcionan como bombas de CO_2 para minimizar la cuantía de la fotorrespiración que tiene lugar cuando los estomas están cerrados y el CO_2 no puede difundir directamente de la atmósfera. Ambos están presentes en especies de plantas con flores que viven en ambientes cálidos y secos. Pero mientras que las plantas C_4 almacenan CO_2 en células en las que el rubisco no está activo, las plantas CAM almacenan CO_2 cuando el rubisco está inactivo. En las plantas C_4, las reacciones catalizadas por la PEP-carboxilasa y rubisco están separadas en el espacio; en las plantas CAM, las reacciones están separadas en el tiempo.

La obtención y reducción del CO_2 es fundamental para la fotosíntesis. En un sentido más amplio, la fotosíntesis es fundamental para los millones de especies que dependen de las plantas, algas y cianobacterias para alimentarse. ¿Qué hacen los organismos fotosintéticos con el azúcar que sintetizan? Más concretamente, ¿qué sucede con el G3P derivado del ciclo de Calvin?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Strategies for Carbon Fixation

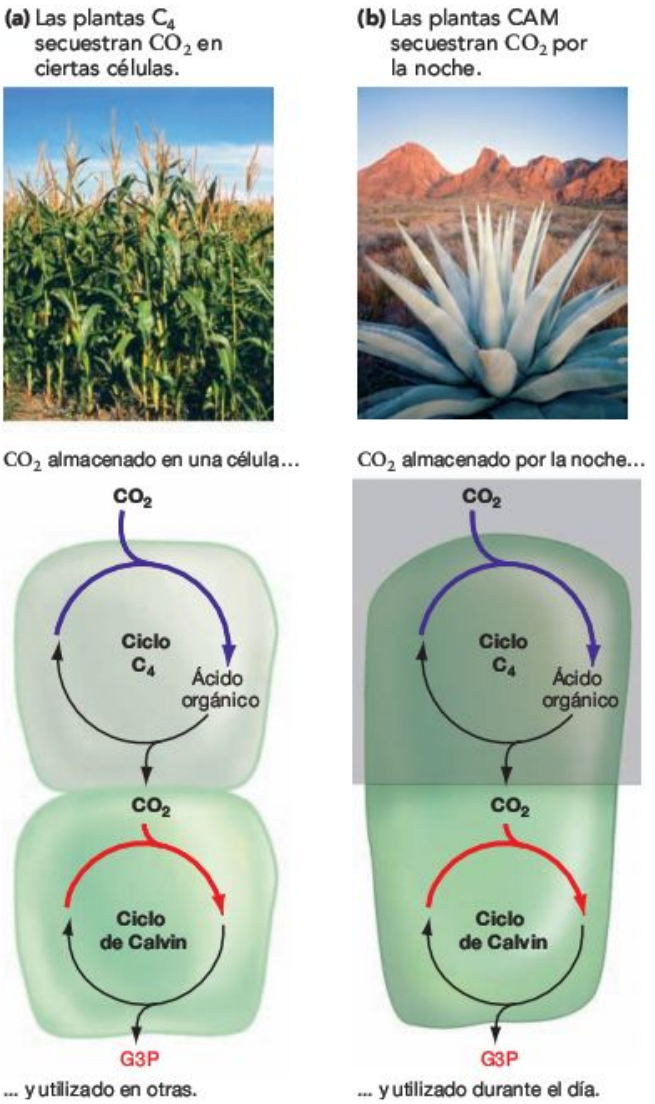


FIGURA 10.24 La fotosíntesis C_4 y el CAM consiguen el mismo objetivo de distintas maneras. (a) En las plantas C_4, el CO_2 se fija a ácidos orgánicos en algunas células, y después se libera a otras células en las que hay enzimas del ciclo del Calvin. **(b)** Las plantas CAM abren sus estomas por la noche y fijan el CO_2 a los ácidos orgánicos.

¿Qué sucede con el azúcar producido por la fotosíntesis?

Las moléculas de G3P que salen del ciclo de Calvin entran en una de varias vías de reacciones. La más importante de estas vías resulta en la producción de los monosacáridos glucosa y fructosa, que se unen a su vez para formar el disacárido **sacarosa** (**Figura 10.25**). La secuencia de reacciones empieza con el G3P del ciclo de Calvin, implica varios azúcares de tres carbonos fosforilados, incluye la síntesis de glucosa, el famoso azúcar de seis carbonos; y termina con la producción de sacarosa. Una vía alternativa resulta en la producción de moléculas de glucosa que se polimerizan para formar **almidón.** La producción de almidón tiene lugar dentro del cloroplasto; la síntesis de sacarosa ocurre en el citosol.

Todos los productos intermedios implicados en la producción de la glucosa, además del G3P, también participan en la glucolisis. La observación global es que muchas de las enzimas y los productos intermedios implicados en el procesamiento de la glucosa son comunes a la respiración y la fotosíntesis.

Cuando la fotosíntesis sucede lentamente, casi toda la glucosa producida se usa para fabricar sacarosa. Como indicó el Capítulo 5, la sacarosa es un disacárido («dos-azúcar») compuesto por una molécula de glucosa unida a una molécula de fructosa. La sacarosa es hidrosoluble y se transporta rápidamente a otras partes de la planta. Si la sacarosa se transporta a zonas de planta que están creciendo activamente, se descompone para servir como combustible a la respiración y el crecimiento celular. Si se transporta a células de almacenamiento en las raíces, se convierte en almidón y se almacena para utilizarse después.

Cuando la fotosíntesis tiene lugar rápidamente y la sacarosa abunda, la glucosa se usa para sintetizar almidón en los cloroplastos de las células fotosintéticas. Recuerda del Capítulo 5 que el almidón es un polímero de glucosa. En las células fotosintéticas, el almidón funciona como un almacén de azúcar temporal. El almidón no es hidrosoluble, de modo que no puede transportarse de las células fotosintéticas a otras zonas de la planta. Por la noche, el almidón almacenado temporalmente en las células de las hojas se descompone y se utiliza para producir moléculas de sacarosa. A continuación la sacarosa es usada por la célula fotosintética en la respiración o bien se transporta a otras partes de la planta. De este modo, los cloroplastos proporcionan azúcares a las células de toda la planta de día y de noche.

Si un ratón come el almidón almacenado en un cloroplasto o una célula de la raíz, no obstante, la energía química de los enlaces C-C y C-H del almidón se utiliza para el crecimiento y la reproducción del ratón. Si después un búho se come al ratón, la energía química de los tejidos del ratón sirve para el crecimiento y la reproducción del depredador. De este modo, prácticamente todo el crecimiento y la reproducción celular se puede remontar a la energía química originalmente capturada por la fotosíntesis. La fotosíntesis es, pues, la materia de la vida.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El ciclo de Calvin es un proceso de tres fases: fijación del CO_2 (síntesis de 3-fosfoglicerato), producción de un hidrato de carbono (síntesis de G3P), y regeneración de RuBP.

Deberías ser capaz de...

1) Describir de qué tres formas se transporta el CO_2 al rubisco: (a) mediante ácidos orgánicos en las células del mesófilo; (b) gracias a ácidos orgánicos sintetizados por la noche y almacenados en vacuolas, y (c) directamente.
2) Explicar cómo afecta la solubilidad del almidón y la sacarosa a su uso por parte de las plantas.

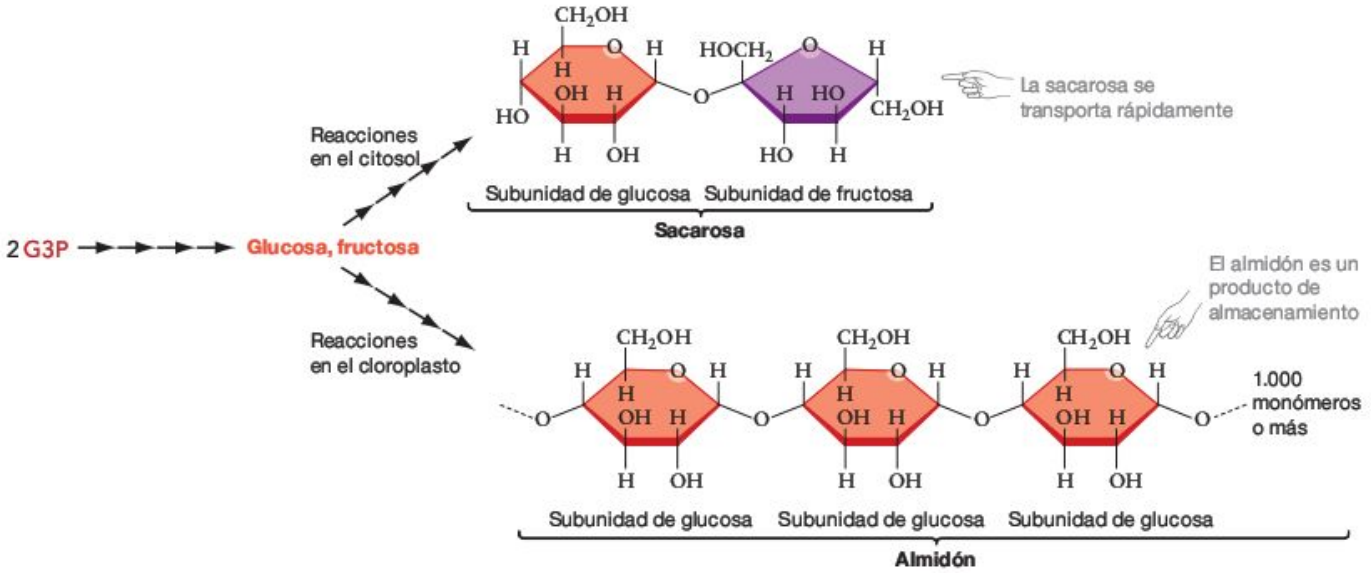


FIGURA 10.25 La sacarosa y el almidón son los principales productos de la fotosíntesis. En las plantas, los azúcares se transportan en forma de sacarosa y se almacenan en forma de almidón.

EJERCICIO La sacarosa puede convertirse en almidón, y el almidón en sacarosa. Añade un elemento al diagrama para indicar esto.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La fotosíntesis es la conversión de energía lumínica en energía química, almacenada en los enlaces de hidratos de carbono. La sacarosa generada por la fotosíntesis sirve como combustible para la respiración celular, y es un sustrato para la síntesis de hidratos de carbono complejos, aminoácidos, ácidos grasos, y otros componentes celulares. Como fuente primaria de alimento para un conjunto diverso de heterótrofos, los organismos fotosintéticos proporcionan la energía que sostiene casi toda la vida en la Tierra.

La fotosíntesis consiste en dos conjuntos de reacciones conectados. En las reacciones producidas directamente por la luz, se genera ATP y el transportador de electrones NADPH. En las reacciones posteriores, llamadas ciclo de Calvin, se usa el ATP y NDPH para reducir el dióxido de carbono (CO_2) a hidratos de carbono [$(CH_2O)_n$]. En células eucariotas, ambos procesos ocurren en los cloroplastos.

Las reacciones dependientes de la luz tienen lugar en las membranas internas del cloroplasto que están organizadas en estructuras llamadas tilacoides en pilas conocidas como grana. El ciclo de Calvin tiene lugar en una porción líquida del cloroplasto, llamada estroma.

Deberías ser capaz de explicar por qué los biólogos han dejado de usar la frase «reacciones independientes de la luz» para describir el ciclo de Calvin.

Las reacciones dependientes de la luz transforman la energía de la luz solar en energía química en forma de electrones con alta energía potencial. Los electrones excitados se usan para producir NADPH o bien se donan a una cadena de transporte de electrones, que resulta en la producción de ATP mediante quimiósmosis.

La fase de transformación de la energía en la fotosíntesis empieza cuando una molécula de pigmento en un complejo antena absorbe un fotón de la parte azul o roja del espectro visible. Cuando tiene lugar la absorción, la energía del fotón se transfiere a un electrón en la molécula de pigmento. La energía del electrón excitado se transporta finalmente a moléculas de clorofila que actúan como centros de reacción. Allí un electrón de alta energía se transfiere a un receptor de electrones, que se reduce. De este modo, la energía lumínica se transforma en energía química.

Las plantas y las algas tienen dos tipos de centros de reacción, que pertenecen a complejos más grandes llamados fotosistema I y fotosistema II. Cada fotosistema consiste en un complejo antena con 200-300 moléculas de clorofila y carotenoides, un centro de reacción, y un receptor de electrones que completa la transformación de la energía.

En el fotosistema II, los electrones de alta energía son aceptados por la feofitina, un receptor de electrones. A continuación los electrones pasan a una cadena de transporte de electrones, donde se va reduciendo gradualmente su energía cinética. La energía liberada por esas reacciones redox se usa para bombear protones a través de la membrana del tilacoide. El gradiente de protones resultante provoca la síntesis de ATP por parte de la ATP sintasa. Este método de producir ATP se llama fotofosforilación. Los electrones donados a la cadena de transporte de electrones por el fotosistema II son reemplazados con electrones extraídos del agua, resultando en la producción de oxígeno como producto intermedio.

En el fotosistema I, los electrones de alta energía son aceptados por proteínas que contienen hierro y azufre y transportados a la ferredoxina. En una reacción catalizada por una enzima, la forma reducida de la ferroxina pasa electrones al $NADP^+$ para formar NADPH.

El esquema Z describe cómo se cree que interaccionan los fotosistemas I y II. El esquema empieza con el movimiento de un electrón del fotosistema II a la cadena de transporte de electrones. Al final de la cadena, la proteína plastocianina lleva electrones al fotosistema I. Allí los electrones son promovidos a un estado de alta energía en respuesta a la absorción de un fotón, y posteriormente se utilizan para reducir $NADP^+$. Los electrones del fotosistema I pueden pasar ocasionalmente a la cadena de transporte de electrones en vez de ser utilizados para reducir $NADP^+$, resultando en un flujo cíclico de electrones entre los dos fotosistemas para producir el ATP adicional necesario para reducir el dióxido de carbono.

Web Animation en www.masteringbio.com

Chemiosmosis; Photosynthesis

Deberías ser capaz de predecir qué sucede con la concentración de NADP los primeros segundos después del envenenamiento del fotosistema I o del fotosistema II. También deberías ser capaz de explicar por qué se puede estimar la tasa de fotosíntesis midiendo la tasa de producción de oxígeno en los cloroplastos.

El ciclo de Calvin empieza con la enzima rubisco, que cataliza la adición de CO_2 a una molécula de cinco carbonos. El compuesto resultante pasa por una serie de reacciones que consumen ATP y NADPH y conducen a la producción de azúcar.

Las reacciones de reducción del CO_2 de la fotosíntesis dependen de los productos de las reacciones dependientes de la luz. El proceso empieza cuando el CO_2 se une a un compuesto de cinco carbonos llamado ribulosa bifosfato (RuBP). Esta reacción está catalizada por la enzima rubisco. El compuesto de seis carbonos resultante se divide inmediatamente a la mitad para formar dos moléculas de 3-fosfoglicerato. Después, el 3-fosfoglicerato se reduce a un azúcar llamado gliceraldehído-3-fosfato (G3P). Parte del G3P se usa para sintetizar glucosa y fructosa, que se unen para formar sacarosa; el resto participa en reacciones que regeneran la RuBP de modo que el ciclo pueda continuar.

El rubisco cataliza la adición de oxígeno además de dióxido de carbono a la RuBP. La reacción con el oxígeno provoca pérdida del CO_2 fijado y ATP, y se llama fotorrespiración. La fotorrespiración es especialmente problemática en climas cálidos y secos, cuando los estomas se cierran para impedir la pérdida de agua. Como el cierre de los estomas reduce la concentración de CO_2 en las células fotosintéticas, se ve favorecida la reacción del O_2 con RuBP. Las plantas C_4 y CAM tienen mecanismos distintos pero funcionalmente similares para aumentar las concentraciones de CO_2 en las células fotosintéticas y así limitar la fotorrespiración.

Web Animation en www.masteringbio.com

Photosynthesis

Deberías ser capaz de predecir qué sucedería en un cloroplasto que tuviera una forma inhabitual de rubisco, una que no se uniera al oxígeno o bien una forma que funcionara 10 veces más rápido que las demás formas de la enzima.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué es el estroma de un cloroplasto?
   a. La membrana interna.
   b. Las partes de la membrana que conectan los grana.
   c. El interior del tilacoide.
   d. El líquido dentro del cloroplasto pero fuera de los tilacoides.

2. ¿Por qué la clorofila es verde?
   a. Absorbe todas las longitudes de onda del espectro visible, transmitiendo luz ultravioleta e infrarroja.
   b. Absorbe longitudes de onda solo de las partes roja y ultrarroja del espectro (680, 700 nm).
   c. Absorbe longitudes de onda en las partes roja y azul del espectro visible.
   d. Absorbe longitudes de onda solo de la parte azul del espectro visible y transmite todas las demás longitudes de onda.

3. ¿Qué significa decir que se fija el CO_2?
   a. Se une a un compuesto orgánico.
   b. Se libera durante la respiración celular.
   c. Funciona como un receptor de electrones.
   d. Funciona como un donante de electrones.

4. ¿Qué producen las reacciones dependientes de la luz en la fotosíntesis?
   a. G3P.
   b. RuBP.
   c. ATP y NADPH.
   d. Sacarosa y almidón.

5. ¿Por qué coinciden el espectro de absorción de la clorofila y el espectro de acción de la fotosíntesis?
   a. Los fotosistemas I y II se activan por distintas longitudes de onda.
   b. Las longitudes de onda de la luz absorbida por la clorofila activan las reacciones dependientes de la luz.
   c. La energía de las longitudes de onda absorbida por los carotenoides se pasa a la clorofila.
   d. La tasa de fotosíntesis depende de la cantidad de luz recibida.

6. ¿Qué sucede cuando se pasa un electrón excitado a un receptor de electrones en un fotosistema?
   a. Vuelve a su estado basal, resultando en un fenómeno conocido como fluorescencia.
   b. La energía química del electrón excitado se libera en forma de calor.
   c. El receptor de electrones se oxida.
   d. La energía de la luz solar se transforma en energía química.

Respuestas: 1. d; 2. c; 3. a; 4. c; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica cómo tiene lugar la fase de la transformación de la energía en la fotosíntesis. ¿Cómo se convierte la energía lumínica en energía química en forma de ATP y NADPH?
2. Explica cómo se produce la fase de reducción del carbono en la fotosíntesis. ¿Cómo se fija el dióxido de carbono? ¿Por qué son necesarios los dos compuestos, ATP y NADPH, para fabricar azúcar?
3. Dibuja el esquema Z. Explica cómo interaccionan los fotosistemas I y II siguiendo el recorrido de un electrón a través del esquema Z. ¿Qué molécula conecta los dos fotosistemas?
4. ¿Cuándo se produce la fotorrespiración? ¿Cuáles son sus consecuencias para las plantas?
5. Haz un esquema que muestre cómo la fotosíntesis C_4 y CAM separan la adquisición de CO_2 del ciclo de Calvin en el espacio y en el tiempo, respectivamente.
6. ¿Por qué necesitan las plantas cloroplastos y mitocondrias?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe las semejanzas y diferencias entre las mitocondrias y los doroplastos. ¿En qué se parecen y en qué se diferencian sus estructuras? ¿Qué moléculas o sistemas funcionan en ambos tipos de organelas? ¿Qué enzimas o procesos son únicos en cada organela?
2. ¿Estás de acuerdo con la hipótesis de que la fotorrespiración es un «retraso» evolutivo? ¿Por qué sí o por qué no?
3. Además de su función protectora, los carotenoides absorben ciertas longitudes de onda y pasan la energía a los centros de reacción de los fotosistemas I y II. De acuerdo con su función, predice exactamente dónde están situados los carotenoides en el doroplasto. Explica tus razones. ¿Cómo comprobarías tu hipótesis?
4. Considera las plantas que ocupan la capa superior, media e inferior de un bosque, y las algas que viven cerca de la superficie del océano o en aguas más profundas. ¿Esperarías encontrar los mismos pigmentos fotosintéticos en las especies que viven en esos hábitats tan distintos? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Cómo comprobarías tu hipótesis?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

11 El ciclo celular

CONCEPTOS CLAVE

- Después de que los cromosomas son copiados, la mitosis distribuye una copia cromosómica a cada una de las dos células hijas. La mitosis y la citocinesis dan lugar a dos células que son idénticas a la célula parental.
- A lo largo de su vida, las células eucariotas atraviesan un ciclo que consiste en cuatro fases minuciosamente controladas.
- En organismos pluricelulares, el crecimiento celular descontrolado lleva al cáncer. Distintos tipos de cáncer resultan de diferentes tipos de defectos en el control del ciclo celular.

Esta célula, de un jacinto, está sufriendo un tipo de división celular denominado mitosis. Entender cómo se produce la mitosis es un objetivo fundamental dentro de este capítulo.

El Capítulo 1 introdujo la teoría celular, que mantiene que todos los organismos están compuestos por células y que todas estas provienen de células preexistentes. Aunque la teoría celular fue extensamente aceptada entre los biólogos de la década de 1860, quedó una gran confusión acerca de cómo se reproducían las células. La mayoría de los defensores de la teoría celular creía que las nuevas células surgían de las células preexistentes por un proceso que se parecía al crecimiento de cristales minerales. Sin embargo, Rudolf Virchow propuso que las nuevas células provenían de la división de células preexistentes, es decir, la **división celular.**

En los últimos años del siglo XIX, meticulosas observaciones al microscopio de nuevos individuos en desarrollo, o **embriones,** confirmaron la hipótesis de Virchow. El estudio documentó que los eucariotas multicelulares comienzan su vida como embriones de una sola célula y crecen por medio de una serie de divisiones celulares. Conforme se dispuso de mejores microscopios, los biólogos fueron capaces de observar y describir el proceso de división con más detalle. En especial, los investigadores centraron su atención en el núcleo de las células en división y el destino de los cromosomas. Los cromosomas son los portadores del material hereditario (las instrucciones para construir y manejar la célula). Estos primeros estudios revelaron dos formas fundamentalmente diferentes de división nuclear previa a la división celular. En animales, un tipo de división celular lleva a la producción de los espermatozoides y los óvulos, y el otro tipo de división nuclear lleva a la formación de todos los demás tipos celulares. Los espermatozoides y los óvulos son células reproductoras masculinas y femeninas, llamadas **gametos;** todos los demás tipos se conocen como **células somáticas** (literalmente, «pertenecientes-cuerpo»). En ambos tipos de división celular, una llamada célula parental se dice que da lugar a células hijas.

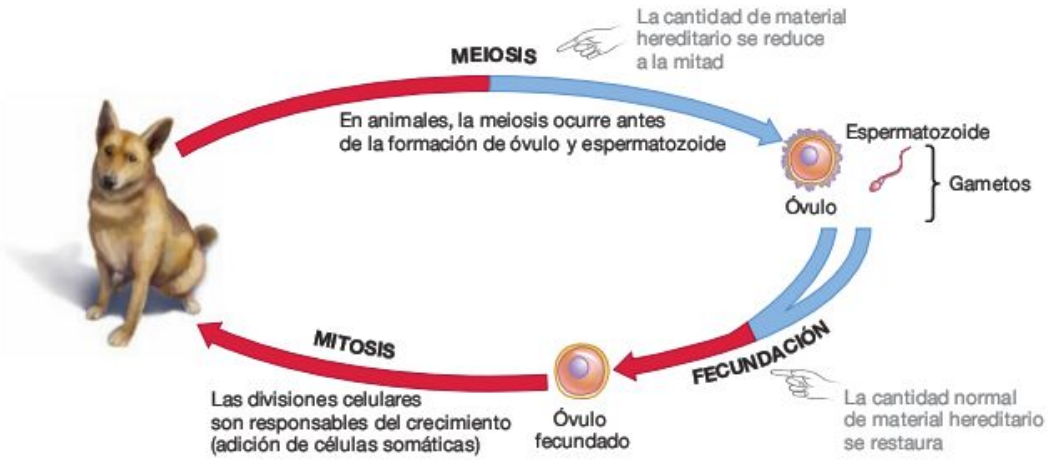


FIGURA 11.1 Dos tipos de división nuclear tienen lugar en muchas especies. En animales, la meiosis permite la formación de óvulos y espermatozoides. La mitosis es responsable de la producción de células somáticas.

Durante el tipo de división nuclear que lleva a la producción de espermatozoides y óvulos, la cantidad de material hereditario encontrado en el núcleo de la célula parental se reduce a la mitad. Como resultado, las células hijas que se transforman en espermatozoides y óvulos no contienen el mismo material genético que la célula parental. Este tipo de división nuclear se llama **meiosis.** En animales, la meiosis ocurre solo previamente a la formación de los gametos (**Figura 11.1**). En general, la meiosis produce células reproductoras y es la base de la reproducción sexual. El Capítulo 12 explora el mecanismo y las consecuencias de la meiosis en detalle.

Cuando se forman las nuevas células somáticas en eucariotas, la cantidad de material hereditario en la célula original y las células hijas sigue siendo constante. La **mitosis** es una división del material genético que produce células hijas que son genéticamente idénticas a su célula parental. La mitosis se suele acompañar normalmente de la **citocinesis** («movimiento celular»), la división del citoplasma en dos células hijas. Todo junto, la mitosis y la citocinesis son los procesos responsables de tres sucesos clave en los eucariotas pluricelulares.

1. *Crecimiento* El ancestro de trillones de células genéticamente idénticas que forma tu cuerpo puede ser rastreado a través de una serie de divisiones mitóticas hasta llegar a un único óvulo fecundado, el resultado de la unión de un espermatozoide y un óvulo de tus padres.
2. *Curación de heridas* Cuando sufres un rasguño o un corte, las células que reparan tu piel y curan la herida se generan mediante mitosis y citocinesis.
3. *Reproducción* Cuando las levaduras aumentan enormemente su número en la masa del pan o en un tanque de cerveza, se están reproduciendo por mitosis y citocinesis. En ambas especies, unicelular y pluricelular, la mitosis seguida de citocinesis es la base de la reproducción asexual. La **reproducción asexual** da lugar a descendencia que es genéticamente idéntica al individuo parental.

El objetivo de este capítulo es explorar cómo ocurre la mitosis y cómo se regula la división celular. La primera sección introduce la relación entre la mitosis y otras fases importantes en el ciclo de vida celular. Las siguientes dos secciones proporcionan un análisis en profundidad de cada suceso de la mitosis y exploran cómo se regula la mitosis y otros acontecimientos del ciclo de vida celular. El capítulo concluye examinando cómo puede desencadenarse la división celular incontrolada y el cáncer cuando los sistemas que regulan esta división celular se quiebran.

11.1 Mitosis y ciclo celular

Durante el estudio de la división celular, los biólogos del siglo XIX descubrieron que ciertos colorantes químicos mostraban estructuras filiformes visibles en el núcleo de células eucariotas en división. En 1879 Walther Flemming continuó este descubrimiento documentando cómo las estructuras filiformes en embriones de salamandra iban cambiando conforme la célula se dividía. Como muestra la **Figura 11.2a,** las hebras que Flemming observaba se emparejaban cuando aparecían por primera vez, justo antes de la división celular. Durante la división celular, cada pareja de hebras se rompía para producir hebras únicas sin aparear en las células hijas. Flemming introdujo el término *mitosis* del griego *mitos* («hebra»), para describir el proceso de división.

Justo después de que Flemming realizara ese descubrimiento, se reportaron observaciones similares para el gusano *Ascaris*. Además de confirmar que cada pareja de hebras de esta especie se separa, los científicos aportaron que el número total de hebras en una célula sigue constante durante las siguientes divisiones. Así pues, todas las células del cuerpo del gusano tenían el mismo número y tipo de hebras.

En 1888 Wilhelm Waldeyer acuñó el término **cromosoma** («cuerpo-coloreado») para referirse a las estructuras filiformes observadas durante la división celular (**Figura 11.2b**). Los cromosomas están formados en parte por ácido desoxirribonucleico (DNA). Más específicamente, un cromosoma consiste en una única y larga doble hélice de DNA que está envuelta por proteínas de una manera altamente organizada. El DNA codifica la información hereditaria celular o material

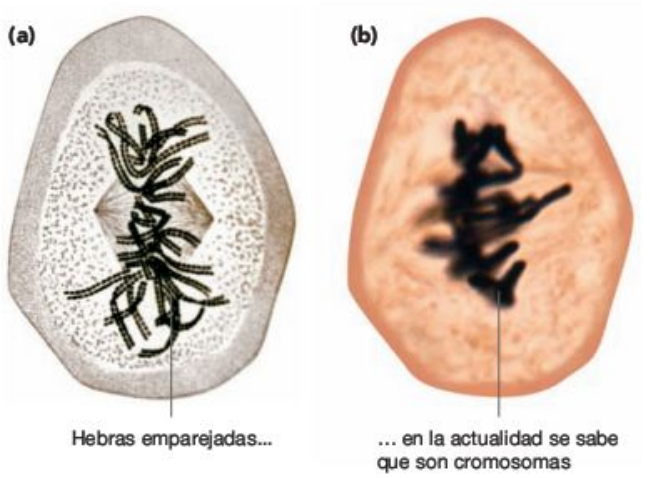


FIGURA 11.2 Desplazamiento de los cromosomas durante la mitosis. (a) Dibujo de Walter Flemming (1879) de la mitosis de un embrión de salamandra. Las hebras negras son cromosomas. **(b)** Los cromosomas se pueden teñir con colorantes y observarse al microscopio óptico.

genético. Un gen es un segmento de DNA que codifica para una proteína en particular o ácido ribonucleico (RNA) presente en la célula. Observando cómo se mueven los cromosomas durante la mitosis, los biólogos se dieron cuenta de que el propósito de la mitosis era distribuir el material genético de la célula parental a las células hijas durante la división celular. Previamente a la mitosis, cada cromosoma es copiado. Cuando comienza la mitosis, los cromosomas, además, pasan de formas fibrosas, delgadas y alargadas a estructuras compactas que pueden moverse por la célula de forma eficiente. Durante el desarrollo de la mitosis, las copias de los cromosomas se distribuyen a cada una de las dos células hijas. La **Figura 11.3** ilustra cromosomas sin replicar, cromosomas replicados antes de condensarse previamente a la mitosis, y cromosomas replicados que se han condensado al comienzo de la mitosis.

Sin embargo, antes de profundizar en los detalles de cómo ocurre la mitosis, se examinará cómo se ajusta a los demás sucesos de la vida de una célula.

Fase M e interfase

Cuando los primeros investigadores estudiaron el destino de los cromosomas durante la división celular, se dieron cuenta de que incluso las plantas de crecimiento rápido y las células animales no se dividían continuamente. Por el contrario, las células en crecimiento pasaban por una fase de división llamada **fase mitótica** (o **M**) y una fase de no división llamada **interfase** («entre-fases»). Los cromosomas pueden ser teñidos y observados al microscopio óptico solo durante la fase M, cuando se condensan en estructuras compactas. Sin embargo, en realidad las células pasan la mayoría de su vida en interfase. No se observan cambios importantes en el núcleo durante la interfase, cuando los cromosomas se desenrollan formando estructuras extremadamente largas y delgadas. Incluso cuando se emplean colorantes, por lo general no son

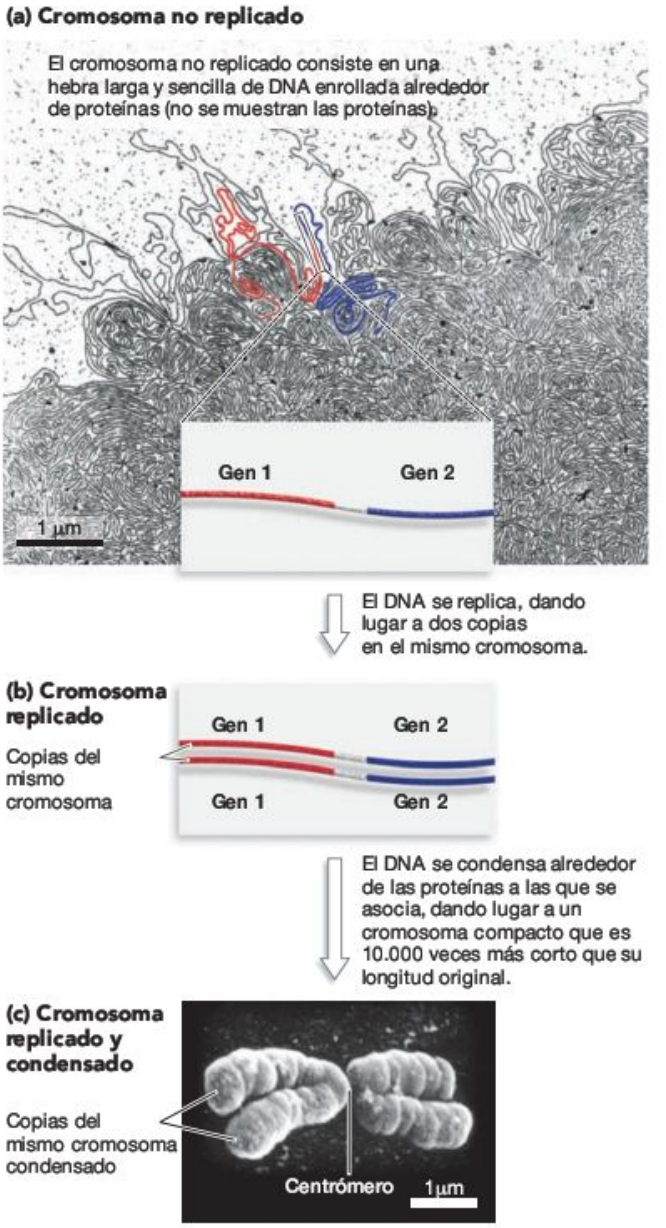


FIGURA 11.3 Cambios en la morfología del cromosoma antes y durante la mitosis. (a) Los cromosomas están formados por largas moléculas de DNA asociadas a proteínas. Los genes son segmentos de DNA. **(b)** Los cromosomas se replican previamente a la mitosis, formando dos copias idénticas que permanecen unidas. **(c)** De forma temprana en la mitosis, los cromosomas replicados se condensan en estructuras altamente compactas, unidas por una región llamada centrómero.

visibles al microscopio óptico cromosomas individuales en interfase.

Los biólogos del siglo XIX sabían que los cromosomas migraban a las células hijas durante la mitosis, y que cada célula hija acababa con el mismo número de cromosomas que la célula parental. Así pues, era lógico pensar que los cromosomas tenían que ser replicados en la célula parental en algún momento del ciclo celular. ¿Cuándo ocurría la replicación?

El descubrimiento del ciclo celular

La pregunta de cuándo son copiados los cromosomas no se resolvió hasta los primeros años de la década de 1950, cuando se dispuso de isótopos radioactivos. Para estudiar la hipótesis de cuál es el momento de la replicación cromosómica, los investigadores expusieron las células en crecimiento a un isótopo radioactivo que sería incorporado en el DNA conforme éste estuviera siendo sintetizado. Los componentes específicos utilizados fueron el fósforo radioactivo o la timidina radioactiva. El fósforo es un componente de los desoxirribonucleótidos como la timidina, y los desoxirribonucleótidos son componentes del DNA (véase el Capítulo 4). La idea era marcar el DNA cuando los cromosomas estuvieran siendo copiados, y después lavar cualquier isótopo radioactivo que no se hubiera incorporado. El DNA marcado podría ser entonces visualizado exponiendo las células tratadas a una película de rayos X. Las emisiones de fósforo o timidina radioactiva crean un punto negro en la película. Esta es la técnica llamada autorradiografía (véase **BioHabilidades 7**).

Cuando Alma Howard y Stephen Pelc realizaron los primeros experimentos utilizando este enfoque, simplemente miraron si los puntos negros (indicación de síntesis activa de DNA) estaban presentes en el núcleo de las células en fase M o en interfase. Cuando observaban las células justo después de que terminara la exposición al isótopo radioactivo, descubrieron que los puntos negros aparecían solo en células en interfase, pero nunca en células en fase M. Esta fue una fuerte evidencia de que la replicación del DNA ocurría durante la interfase.

Howard y Pelc habían identificado una nueva etapa en la vida de una célula; la llamaron **fase de síntesis** (o **S**), por sintetizarse DNA. La fase S forma parte de la interfase. Sus datos mostraban que la duplicación del material genético tenía lugar independientemente de la mitosis, el proceso que distribuye las copias cromosómicas a las células hijas. Para describir la alternancia normal entre la fase M y la interfase, Howard y Pelc comenzaron a referirse a ello como ciclo celular. El **ciclo celular** es la secuencia ordenada de eventos que ocurren desde la formación de una célula eucariota, pasando por la duplicación de sus cromosomas hasta el momento en que sufre su propia división. Durante el ciclo tienen lugar dos sucesos clave: (1) la replicación, o copia del material hereditario en los cromosomas, y (2) el reparto de los cromosomas duplicados a las dos células hijas durante la fase M. El material hereditario se duplica, con una copia que va a cada célula hija durante la mitosis. Como resultado, las células hijas contienen información genética idéntica a la de la célula parental.

El descubrimiento de las fases gap

Howard y Pelc, junto con investigadores de otros laboratorios, continuaron estos primeros resultados preguntándose cuánto duraba la fase S. Los científicos emplearon la siguiente estrategia experimental para responder a esta pregunta: exponían a las células en crecimiento a fósforo o timidina radioactiva y a continuación esperaban varios lapsos de tiempo antes de mirar las células. En un experimento, los investigadores trabajaban con células que estaban creciendo en cultivo y detenían el marcaje de su DNA tras 30 minutos de exposición a

CUADRO 11.1 Métodos de cultivo celular

Para los investigadores, existen importantes ventajas en el crecimiento de células vegetales y animales fuera del propio organismo. Los cultivos celulares proporcionan grandes poblaciones de un único tipo celular y la oportunidad de controlar las condiciones experimentales de forma precisa.

El primer intento con éxito en el cultivo de células animales tuvo lugar en 1907, cuando un científico cultivó células nerviosas de anfibios en una gota de fluido de la espina dorsal. Pero no fue hasta 1950 y 1960 que los biólogos pudieron cultivar de forma rutinaria células de plantas y animales en el laboratorio. Este largo periodo de tiempo se debió a la dificultad de recrear las condiciones que existen en el organismo intacto.

Para crecer en cultivo, las células animales deben ser provistas con una mezcla líquida que contenga nutrientes, vitaminas y hormonas que estimulen el crecimiento. Inicialmente, esta mezcla era proporcionada mediante el uso de suero, que es la porción líquida de la sangre; en la actualidad, el medio sin suero está disponible para ciertos tipos de células. El medio sin suero es preferible porque se encuentra definido químicamente de forma mucho más precisa que el suero. Además, muchos tipos de células animales no crecerán en cultivo a no ser que sean provistos con una superficie sólida que imite los tipos de superficies a las que se adhieren las células en los organismos intactos. Como resultado, las células se cultivan típicamente en matraces, como se muestra en la Figura 11.4.

Sin embargo, incluso bajo condiciones óptimas, las células normales tienen una duración de vida finita en cultivo. Al contrario, muchos cultivos de células cancerígenas crecen indefinidamente. En cultivo, las células cancerígenas no se adhieren a la superficie de la matraz de cultivo. Estas características se correlacionan con las propiedades de las células cancerígenas en los organismos: crecen de manera continua y descontrolada y pueden separarse del lugar donde fueron originadas e infiltrarse en nuevos tejidos y órganos.

Debido a su inmortalidad y su relativa facilidad para crecer, las células cancerígenas en cultivo son usadas normalmente en la investigación de aspectos básicos de estructura y función celular. Por ejemplo, el primer tipo celular humano en ser cultivado fue aislado en 1951 de un tumor maligno de cérvix uterino. Estas células fueron llamadas células HeLa en honor de su fuente, Henrietta Lacks, que murió pronto del cáncer cervical. Las células HeLa se siguen cultivando en laboratorios de todo el mundo. Han sido utilizadas en numerosos estudios de función celular humana, incluyendo experimentos que documentaron que la replicación cromosómica ocurre de forma independiente a la mitosis.

la timidina radioactiva. Las células en cultivo son herramientas experimentales muy potentes porque pueden ser manipuladas mucho más fácilmente que células en organismos intactos (**Cuadro 11.1**). Para detener el marcaje de DNA con timidina radioactiva, inundaban la solución que rodeaba a las células con timidina no radioactiva. Visto de otra forma, utilizaron el método de pulso de marcado y seguimiento *(pulse-chase)* introducido en el Capítulo 7 para marcar una pequeña población de células. A continuación analizaron las células marcadas dos horas después del final del marcaje, luego cuatro horas después del marcaje, seis horas después del marcaje, etc. Cuando sacaron la gráfica del porcentaje de células marcadas que estaban sufriendo mitosis respecto al tiempo de exposición, obtuvieron el resultado indicado en la **Figura 11.4.**

Las células que estos investigadores estaban estudiando tardaban 24 horas en completar un ciclo celular. Sin embargo, las células no se dividían simultáneamente; en cualquier momento, las células de una muestra se encontraban en diferentes momentos de la interfase y la fase M. Así pues, la clave para interpretar la Figura 11.4 es darse cuenta de que cuando el pulso terminaba, algunas células debían haber acabado de completar la fase S. Si habían entrado en la fase M inmediatamente, algunas células marcadas en fase M debían haber estado presentes justo después de terminar el pulso. Pero, en su lugar, no aparecían células marcadas en división hasta cerca de cuatro horas. El brusco intervalo de tiempo de cuatro horas entre el final del pulso y la aparición del primer núcleo mitótico marcado corresponde al lapso de tiempo que tiene lugar desde el final de la fase S al comienzo de la fase M. Visto de otra manera, existe un retraso en el ciclo. Este intervalo representa el periodo en el que la replicación cromosómica se completa pero la mitosis no ha comenzado todavía.

Este intervalo en el ciclo celular viene a ser llamado **fase G_2,** por segundo *gap,* o intervalo. Fue considerado segundo intervalo porque los datos indicaban que existía otro. Por lógica, date cuenta de que en la Figura 11.4 los núcleos marcados sufriendo mitosis se observan durante un periodo de entre seis y ocho horas. Debido a que todas estas células tenían que estar en algún lugar de la fase S (variando desde justo el comienzo de la síntesis de DNA hasta casi el final) cuando la timidina radioactiva estaba disponible, es lógico concluir que la fase S dura de seis a ocho horas. Sin embargo, cuando el tiempo de duración de las fases S, G_2 y M es añadido y comparado con las 24 horas que tardan estas células en completar un ciclo celular, hay una discrepancia de siete a nueve horas. Esta discrepancia representa el intervalo llamado **fase G_1,** por primer *gap,* o intervalo. Como muestra la **Figura 11.5,** la fase G_1 ocurre después de la fase M pero antes de la fase S. En estas células, la fase G_1 es cerca de dos veces más larga que la G_2.

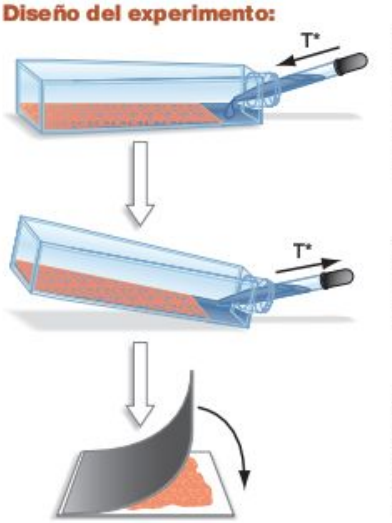
¿Por qué existen las fases *gap*? Además de copiar sus cromosomas durante la fase S, las células en división deben replicar también las organelas y producir citoplasma adicional. Antes de que la mitosis pueda tener lugar, la célula parental debe crecer lo suficiente y sintetizar suficientes organelas para que las células hijas sean normales en tamaño y función. Las dos fases *gap* proporcionan el tiempo requerido para llevar a cabo estas tareas. Permiten a la célula completar todos los requerimientos para la división celular, además de la replicación cromosómica.

Experimento

Pregunta: ¿Cuánto dura la fase S?

Hipótesis: No hay una hipótesis explícita, este experimento fue de naturaleza experimental.

Diseño del experimento:



1. Alimentar a las células en cultivo con timidina radioactiva (T*). Solamente las células que sintetizan DNA (en fase S) incorporarán la T* marcada.
2. Tras 30 minutos, lavar la T* no incorporada en el cultivo celular.
3. Se dispersan las células y se exponen a una emulsión fotográfica 2, 4, 6,... 16 horas después del final del marcaje.

Predicción: Sin predicciones explícitas.

Resultados:

Conclusión: La fase S dura en torno a ocho horas. Lo más importante es que existe un lapso entre la fase S y la fase M.

FIGURA 11.4 Un intervalo de tiempo *(gap)* tiene lugar entre la replicación cromosómica y la mitosis. Debido a que la timidina es incorporada en el DNA sintetizado *de novo,* un pequeño pulso de timidina radioactiva marca la población de células que se encuentra en fase S. El gráfico muestra el porcentaje de células marcadas que sufre mitosis en relación al tiempo desde que el pulso terminó.

Dada esta visión general de los sucesos principales en la vida de una célula, volveremos ahora a la fase M y se profundizará en el proceso de la mitosis. Una vez que el material genético se ha copiado, ¿cómo lo dividen las células entre las células hijas? Recuerda que un gen es un segmento de DNA que contiene in-

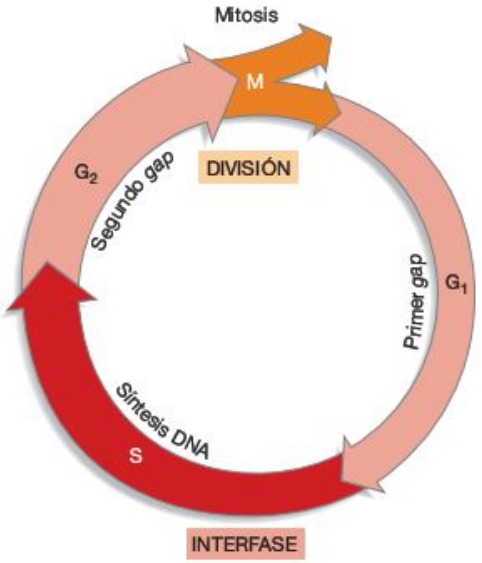


FIGURA 11.5 El ciclo celular tiene cuatro fases. Ciclo celular representativo. El tiempo requerido para las fases G_1 y G_2 varía considerablemente entre células y organismos.

formación para la síntesis de una proteína en particular o una molécula de RNA. ¿Cómo se aseguran las células de que cada célula hija recibe una dotación idéntica de cromosomas y, por tanto, una dotación idéntica de genes? (La discusión que sigue describe la mitosis en células de plantas y animales; el **Cuadro 11.2** en la página 230 describe la división celular en bacterias).

11.2 ¿Cómo tiene lugar la mitosis?

Las primeras observaciones de la división celular se centraron en el destino de los cromosomas de la célula parental. Debido a que los cromosomas que están sufriendo mitosis son visibles al microscopio óptico cuando están teñidos, los investigadores pudieron observar el desarrollo de la mitosis. Como resultado, los sucesos principales de la mitosis fueron bien entendidos mucho antes de que el ciclo celular se descubriera del todo.

La mitosis resulta en la división de los cromosomas replicados y la formación de dos núcleos hijas con idénticos cromosomas y genes. La mitosis se acompaña normalmente de la citocinesis (división citoplasmática y formación de dos células hijas). A continuación se tomará una visión más próxima de los sucesos que ocurren en la mitosis, comenzando con observaciones sobre la naturaleza de los cromosomas de las células eucariotas.

Sucesos en la mitosis

El primer dibujo de la **Figura 11.6** muestra los cromosomas encontrados en una hipotética célula de una planta o un animal. El número de cromosomas en cada célula varía ampliamente entre especies. Ambos, humanos y plantas de patata, tienen un total de 46 cromosomas en cada célula; la planta de maíz tiene 20, los perros tienen 66 y las moscas de la fruta tienen 8. En la Figura 11.6 hay un total de cuatro cromosomas en la célula mostrada. (Aunque esta célula está en interfase, los cromosomas se muestran condensados parcialmente solo para hacerlos visibles). Los cromosomas eucariotas normalmente existen como hebras filiformes extremadamente largas formadas por DNA asociado con las proteínas globulares llamadas **histonas.** En eucariotas, el material DNA-proteína se llama **cromatina.**

El segundo dibujo de la Figura 11.6 muestra cromosomas que han sido copiados previamente a la mitosis. Cada una de las copias de DNA en un cromosoma replicado se llama **cromátida.** Las dos cromátidas están unidas a lo largo de toda su longitud, así como en una región especializada del cromosoma llamada **centrómero.** Las cromátidas del mismo cromosoma son

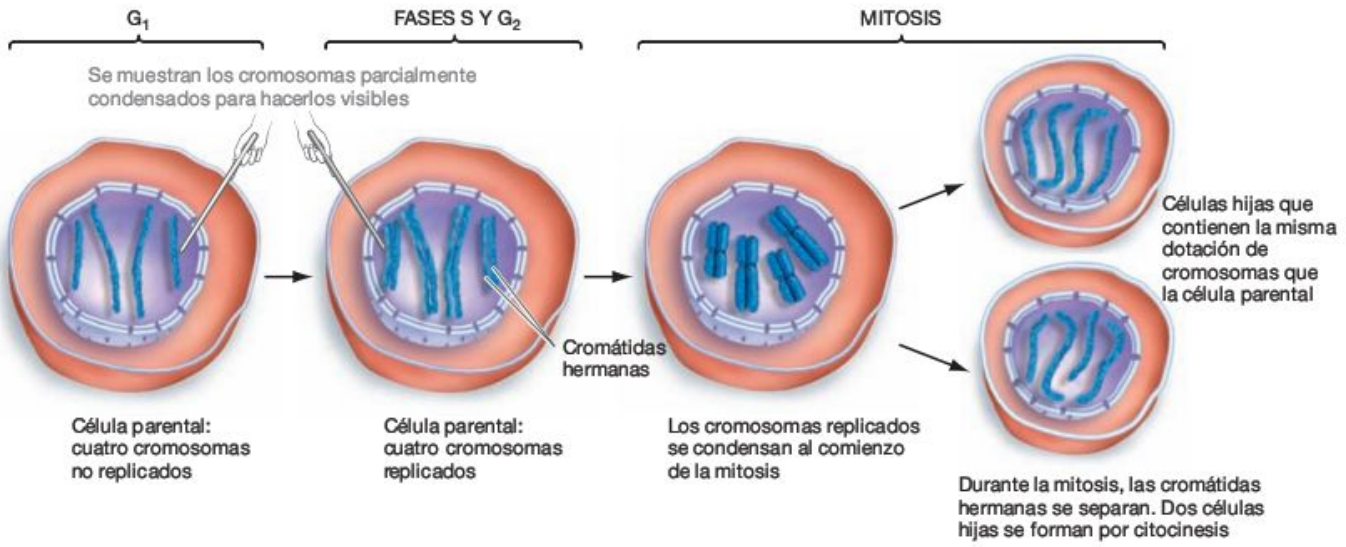


FIGURA 11.6 Una visión general de la mitosis. Los cromosomas se replican previamente a la mitosis. Durante esta, los cromosomas replicados se reparten entre los dos núcleos hijas. En la mayoría de los casos, la mitosis es seguida de la citocinesis.

PREGUNTA En las células hijas de la mitosis, ¿los cromosomas están replicados o no replicados?

conocidas como **cromátidas hermanas.** Las cromátidas hermanas representan copias exactas de la misma información genética. Cada cromátida contiene una larga doble hélice de DNA. Al comienzo de la fase M, cada cromosoma consiste en dos cromátidas hermanas que están unidas la una a la otra por el centrómero. Deberías ser capaz de explicar la relación entre cromosomas y (1) genes, (2) cromatina y (3) cromátidas hermanas.

El tercer dibujo de la Figura 11.6 muestra que cuando comienza la mitosis, la cromatina se condensa para formar una estructura mucho más compacta. Los cromosomas replicados y condensados corresponden a las hebras apareadas observadas por los primeros biólogos en las células de salamandra (véase la Figura 11.2).

El dibujo final de la Figura 11.6 muestra que durante la mitosis, las dos cromátidas hermanas se separan para formar cromosomas independientes, y una copia de cada cromosoma va a cada una de las dos células hijas. Como resultado, cada célula hija recibe una copia de la información genética que está contenida en cada cromosoma. Cada célula hija acaba exactamente con la misma dotación de cromosomas que la célula parental tenía previamente a la replicación, y así cada célula hija recibe la misma información genética.

Aunque la mitosis es un proceso continuo, los biólogos, por rutina, identifican diversas subfases en la fase M basándose en los distintos eventos que tienen lugar. Estas subfases de la mitosis se designan como profase, prometafase, metafase, anafase y telofase. Algunos estudiantes utilizan la regla nemotécnica IPPMAT para recordar que la interfase viene seguida de las subfases mitóticas profase, prometafase, metafase, anafase y telofase.

Para comprender cómo se desarrolla la mitosis, echaremos un vistazo, por orden, a cada subfase.

Profase La mitosis comienza con el evento de la **profase** («anterior-fase»), como se muestra en la **Figura 11.7.** Los cromosomas se han replicado ya durante la interfase (Figura 11.7, paso 1); durante la profase (paso 2), se condensan en estructuras compactas. Los cromosomas se hacen visibles inicialmente al microscopio óptico durante la profase.

En el citoplasma, la profase viene marcada por la formación del huso mitótico. El **huso mitótico** es una estructura que produce fuerzas mecánicas que empujan el conjunto de cromosomas hacia las células hijas durante la mitosis. El huso mitótico consiste en una formación de microtúbulos (componentes del citoesqueleto que fueron introducidos en el Capítulo 7). Grupos de microtúbulos se unen a los cromosomas y son llamados **fibras del huso.** En todos los eucariotas, las fibras del huso se originan de un centro organizador de microtúbulos. Aunque la naturaleza de esta región organizadora varía entre plantas, animales, hongos y otros grupos de eucariotas, la función del huso es la misma. La Figura 11.7 ilustra una célula animal sufriendo mitosis, de forma que el centro organizador de microtúbulos es el **centrosoma,** una estructura que contiene una pareja de centriolos (véase el Capítulo 7). Durante la profase en todos los eucariotas, las fibras del huso mitótico o bien comienzan moviéndose hacia los lados opuestos de la célula, o bien se forman en los polos opuestos.

Prometafase Una vez que los cromosomas se han condensado, el nucleolo desaparece y la membrana nuclear se fragmenta. Después de que la membrana nuclear se haya desintegrado, las fibras del huso de cada huso mitótico se unen a una de las dos cromátidas hermanas de cada cromosoma. Estos sucesos ocurren durante la **prometafase** («anterior mitadfase»); véase la Figura 11.7, paso 3.

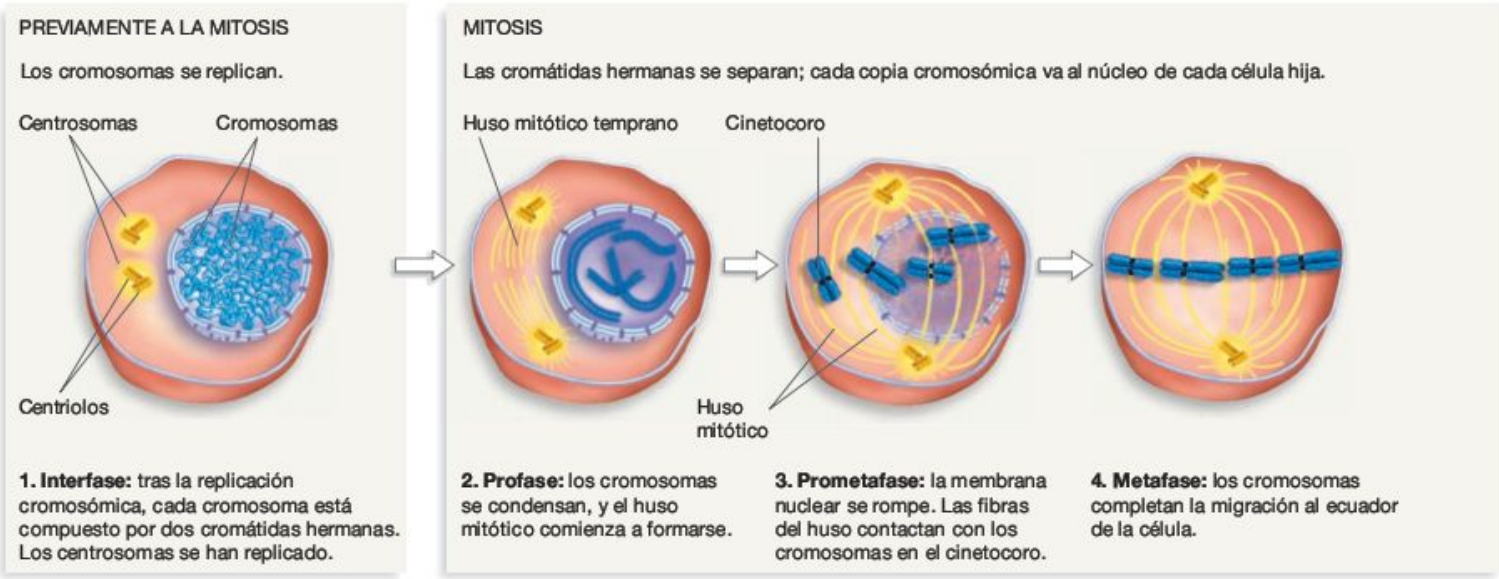


FIGURA 11.7 Mitosis y citocinesis.

La unión entre las fibras del huso y cada cromosoma tiene lugar en una estructura llamada **cinetocoro.** Los cinetocoros se localizan en la región del centrómero del cromosoma, donde las cromátidas hermanas están unidas entre ellas. Cada cromosoma tiene dos cinetocoros donde se unen las fibras del huso, una a cada lado.

Durante la prometafase en animales, los centrosomas continúan su movimiento a los polos opuestos de la célula. En todos los grupos, los microtúbulos unidos a los cinetocoros comienzan a mover los cromosomas hacia el ecuador de la célula.

Metafase Durante la **metafase** («mitad-fase»), los centrosomas en animales completan su migración a los polos opuestos de la célula (Figura 11.7, paso 4). En todos los grupos, los microtúbulos del cinetocoro acaban moviendo los cromosomas a la mitad de la célula. Cuando la metafase se termina, los cromosomas están alineados a lo largo del plano imaginario llamado **placa metafásica.** En este punto, la formación del huso mitótico se completa. Cada cromátida se une a las fibras del huso que discurren desde su cinetocoro a uno de los dos polos de la célula. Cada cromosoma es sostenido por las fibras del cinetocoro alcanzando los polos opuestos y ejerciendo la misma cantidad de tensión o arrastre. Está ocurriendo un juego de tira y afloja, con las fibras del huso del cinetocoro tirando de cada cromosoma en direcciones opuestas.

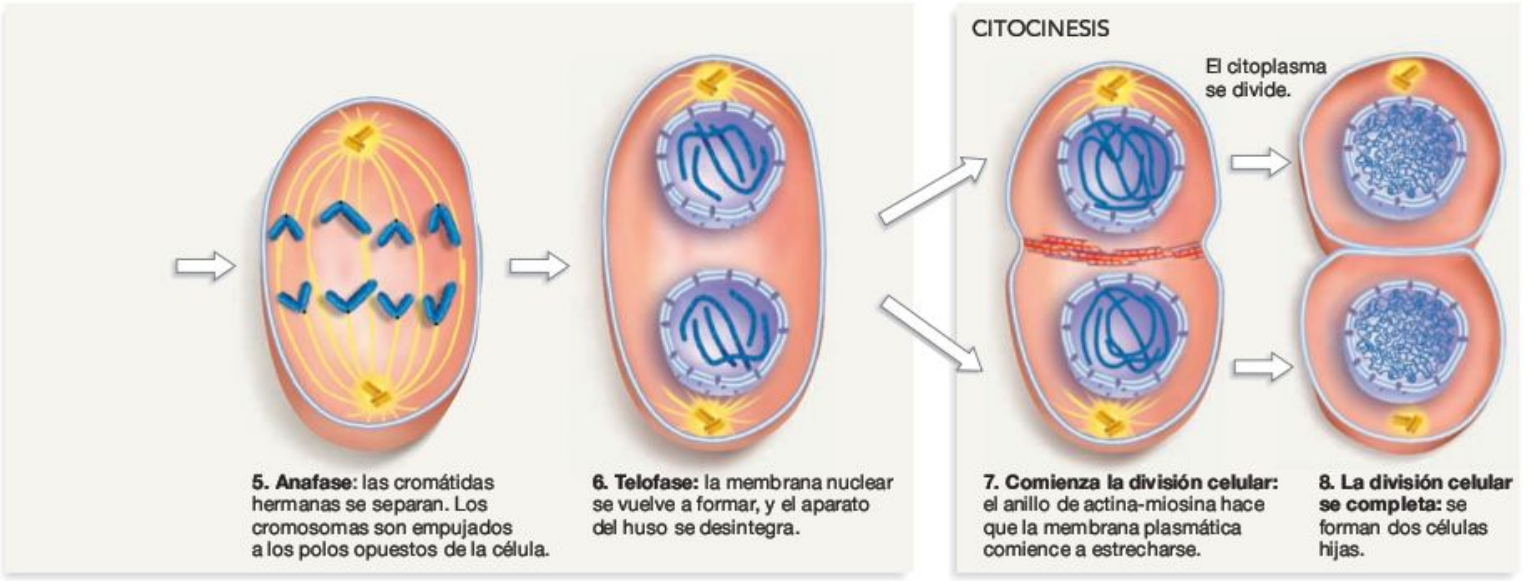
Anafase Al comienzo de la **anafase** («contra-fase»), los centrómeros que están manteniendo las cromátidas hermanas juntas se separan (Figura 11.7, paso 5). Debido a que se encuentran bajo tensión, las cromátidas hermanas son separadas por igual (con la misma cantidad de fuerza) para crear cromosomas independientes. Las fibras del huso del cinetocoro comienzan entonces a acortarse. Conforme lo hacen, las proteínas motoras arrastran a los cromosomas a los polos opuestos de la célula. Los dos polos de la célula son también alejados el uno del otro por las proteínas motoras asociadas con los microtúbulos, que no se encuentran unidos a los cromosomas.

Durante la anafase, los cromosomas replicados se separan en dos juegos idénticos de cromosomas no replicados. La separación de las cromátidas hermanas a los polos opuestos es un paso crítico en la mitosis, puesto que asegura que cada célula hija reciba la misma dotación cromosómica. Cuando la anafase es completada, cada polo de la célula tiene una colección equivalente y completa de cromosomas que son idénticos a aquellos presentes en la célula parental de forma previa a la replicación cromosómica.

Telofase Durante la **telofase** («fin-fase»), una membrana nuclear comienza a formarse alrededor de cada juego de cromosomas (Figura 11.7, paso 6). El huso mitótico se desintegra, y los cromosomas empiezan a descondensarse. La mitosis se completa una vez que los dos núcleos independientes se han formado.

Citocinesis

Antes de la aparición de la fase M, las mitocondrias, los lisosomas, los cloroplastos y otras organelas se han replicado, y el resto del contenido celular ha crecido. Durante la citocinesis (Figura 11.7, paso 7), el citoplasma se divide para formar dos células hijas, cada una con su propio núcleo y su juego completo de organelas. La citocinesis ocurre normalmente justo después de la mitosis.



En animales, hongos y mohos, la citocinesis comienza con la formación del **surco de división** (**Figura 11.9a**). El surco aparece debido a que un anillo de filamentos de actina se forma justo en el interior de la membrana plasmática, en un plano que divide a la célula en dos. Una proteína motora llamada miosina se une a estos filamentos de actina. Cuando la miosina une ATP o ADP, parte de la proteína se mueve de forma que permite que los filamentos de actina se deslicen (véase el Capítulo 46). Conforme la miosina se desplaza, el anillo de filamentos de actina del interior de la membrana plasmática se contrae en tamaño y se estrecha. Debido a que el anillo se encuentra unido a la membrana plasmática, la contracción empuja a la membrana con él. Como resultado, la membrana plasmática se introduce hacia dentro. Los filamentos de actina y miosina continúan deslizándose el uno sobre el otro, estrechando aún más el anillo, hasta que la membrana original se divide en dos y la división celular se ha completado.

En las plantas, el mecanismo de citocinesis es diferente. Una serie de microtúbulos y otras proteínas definen y organizan la región donde se formarán la nueva membrana plasmática y la pared celular. Las vesículas del aparato de Golgi son entonces transportadas hacia la mitad de la célula en división, donde formarán una estructura llamada **placa celular** (**Figura 11.9b**). Las vesículas llevan componentes de la pared celular y la membrana plasmática que se construirá gradualmente, completando la placa celular y dividiendo las dos células hijas.

Para ayudarte a revisar los principales eventos de la división celular, la **Tabla resumen 11.1** resume las estructuras clave implicadas, y la **Figura 11.10** muestra fotografías de las células en interfase y sufriendo mitosis y citocinesis. Tras haber estudiado esta tabla y la figura y revisado la Figura 11.7, deberías ser capaz de hacer una tabla con filas tituladas (1) centro organizador de microtúbulos y fibras del huso, (2) membrana nuclear y (3) cromosomas, y columnas tituladas con las cinco fases de la mitosis. Completa la tabla resumiendo qué ocurre con las tres estructuras durante cada fase de la mitosis.

Una vez que la mitosis y la citocinesis habían sido descritas en detalle, los biólogos centraron su atención hacia el entendimiento de los mecanismos moleculares que son responsables de los mismos. En particular, los científicos querían saber dos cosas: (1) ¿cómo se separan las cromátidas hermanas para convertirse en cromosomas independientes; y (2) ¿cómo se mueven los cromosomas hacia las células hijas? La partición exacta e igual del material genético en las dos células hijas es el aspecto más fundamental de la mitosis. ¿Cómo ocurre este proceso?

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com
The Phases of Mitosis; Mitosis

CUADRO 11.2 ¿Cómo se dividen las bacterias?

Para reproducirse, las células bacterianas se dividen en dos células hijas genéticamente idénticas. Este proceso es llamado **fisión binaria.** La **Figura 11.8** esquematiza los principales eventos involucrados. Recuerda que la mayoría de las bacterias contiene un único cromosoma circular compuesto por DNA y que este cromosoma se encuentra enrollado sobre sí mismo. El cromosoma bacteriano está localizado en una región distinta al citosol, llamada nucleoide, pero carece de núcleo. Investigaciones recientes han mostrado que después de la replicación del cromosoma, los dos cromosomas hijas permanecen unidos el uno al otro por un periodo de tiempo y a continuación se separan a los lados opuestos, o polos, de la célula. La comprensión de cómo ocurre este movimiento es en la actualidad un tema activo de investigación. Al partirse los cromosomas, un anillo contráctil compuesto por fibras FtsZ se forma entre los dos cromosomas. Las fibras FtsZ son el componente principal del citoesqueleto bacteriano y su estructura es similar a los microtúbulos. Al cerrarse el anillo FtsZ, el citoplasma bacteriano se divide en dos, completándose la división celular.

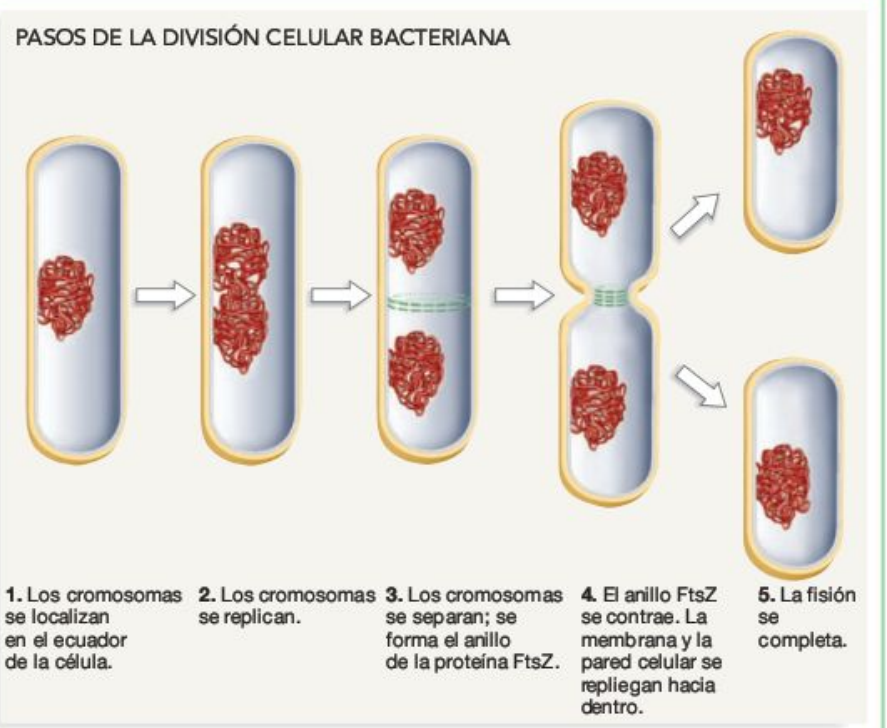


FIGURA 11.8 Pasos en la división celular bacteriana.

PREGUNTA ¿Son las células hijas de la división celular bacteriana idénticas la una a la otra en su dotación cromosómica, o son diferentes?

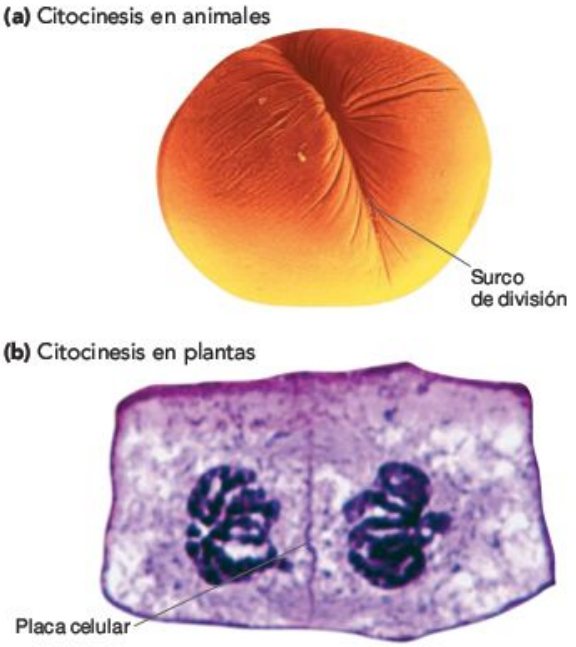


FIGURA 11.9 El mecanismo de la citocinesis varía entre los grupos eucariotas. **(a)** En animales, el citoplasma se fragmenta por un surco de división que divide la célula parental en dos. **(b)** En plantas, el citoplasma se divide por una placa celular que se forma por la mitad de la célula parental.

TABLA RESUMEN **11.1 Estructuras implicadas en la mitosis**

Estructura	Definición
Cromosoma	Una estructura formada por una molécula de DNA y asociada a proteínas.
Cromatina	El material que compone los cromosomas de eucariotas. Consiste en una molécula de DNA asociada a proteínas histonas.
Cromátida	Una hebra de un cromosoma replicado, con sus proteínas asociadas.
Cromátidas hermanas	Las dos hebras de un cromosoma replicado. Cuando los cromosomas se replican, están formados por dos cromátidas hermanas. El material genético en las cromátidas hermanas es idéntico. Cuando las cromátidas hermanas se separan durante la mitosis, se vuelven cromosomas independientes.
Centrómero	La estructura que une las cromátidas hermanas.
Cinetocoro	La estructura en las cromátidas hermanas donde se unen las fibras del huso.
Centro organizador de microtúbulos	Aquella estructura que organiza los microtúbulos.
Centrosoma	El centro organizador de microtúbulos en animales.
Centriolo	Estructuras cilíndricas compuestas por microtúbulos, localizados en el interior de los centrosomas animales.

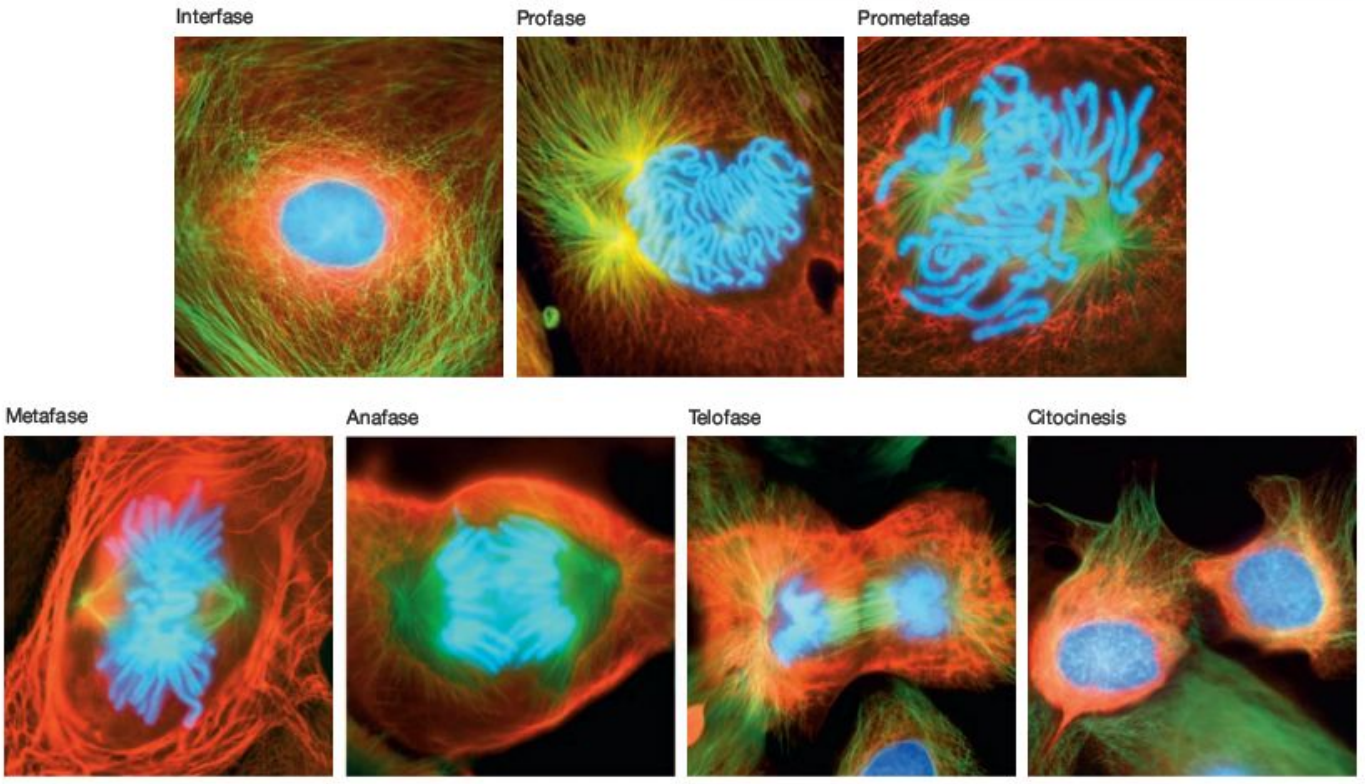


FIGURA 11.10 Mitosis y citocinesis en acción. Los micrográficos muestran células en interfase y sufriendo mitosis y citocinesis. Los cromosomas están teñidos de azul, los microtúbulos de verde, y los filamentos de actina de rojo.

EJERCICIO Al lado de cada imagen, describe qué está ocurriendo en menos de cinco palabras. En al menos dos de las fotografías, marca los cromosomas, los centrosomas y el huso mitótico. En la célula en metafase, marca la placa metafásica.

¿Cómo se mueven los cromosomas durante la mitosis?

Para comprender cómo se separan las cromátidas hermanas y cómo migran hacia las células hijas, los biólogos se han centrado en el entendimiento de cómo funcionan las fibras del huso. ¿Actúan los microtúbulos del huso como raíles, de la misma forma que lo hacen las vesículas de transporte? ¿Está implicada alguna clase de proteína motora? ¿Y cuál es la naturaleza del cinetocoro, lugar donde se encuentran unidos los cromosomas y los microtúbulos?

Fuerzas del huso mitótico Las fibras del huso están compuestas por microtúbulos. Recuerda del Capítulo 7 que los microtúbulos están formados por dímeros de α-tubulina y β-tubulina, que la longitud de un microtúbulo está determinada por el número de dímeros de tubulina que contiene, que los microtúbulos son asimétricos (es decir, tienen un extremo «más» y un extremo «menos»), y los microtúbulos crecen por su extremo «más». Durante la mitosis, las fibras del huso crecen del centro organizador de microtúbulos hasta que su extremo «más» se une al cinetocoro.

Estas observaciones sugieren dos posibles mecanismos para el movimiento de los cromosomas durante la anafase. ¿Se están acortando los microtúbulos del huso debido a la pérdida de dímeros de tubulina por un extremo? Alternativamente, es posible que los microtúbulos se deslicen el uno sobre el otro, como lo hacen los filamentos de actina y miosina durante la citocinesis en células animales, y que esta acción de deslizamiento empuja a los cromosomas hacia los polos de la célula.

Para probar estas hipótesis contrastadas, los biólogos introdujeron tubulina fluorescente en células en profase o en metafase. Este tratamiento hizo visibles las fibras mitóticas. (Véase el paso 1 en la sección de «Desarrollo experimental» de la **Figura 11.11**). Entonces, una vez comenzada la anafase, los investigadores marcaron una región del huso con un haz de láser en forma de barra. El láser ahogaba la fluorescencia en la región expuesta, haciendo la sección del huso oscura, o «fotoblanqueada», aunque seguía siendo funcional (véase el paso 2 del «Desarrollo experimental»). La sección de «Resultados» de la Figura 11.11 muestra que al progresar la anafase, tienen lugar dos hechos: (1) la región fotoblanqueada sigue estacionaria; y (2) las fibras del huso se acortan entre la región fotoblanqueada y el cinetocoro.

Para explicar este resultado, los biólogos concluyeron que los microtúbulos del cinetocoro deben seguir estacionarios durante la anafase. Esta hipótesis sugiere que, en lugar de deslizarse entre ellos como las fibras de actina, los microtúbulos se acortan en el cinetocoro porque las subunidades de tubulina se han perdido por los extremos «más». Al acortarse los microtúbulos del cinetocoro en el cinetocoro, los cromosomas son arrastrados. ¿Cómo ocurre esto?

El motor cinetocoro La **Figura 11.12** muestra el modelo actual de la estructura y la función del cinetocoro durante el movimiento cromosómico. Sin embargo, la investigación continúa y es probable que el modelo presentado en la figura sea modificado conforme estén disponibles más datos adicionales.

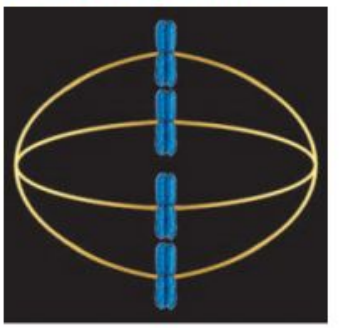
Experimento

Pregunta: ¿Cómo se acortan los microtúbulos para separar las cromátidas hermanas en anafase?

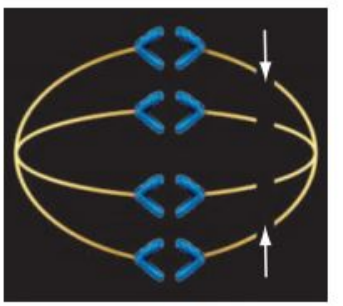
Hipótesis: Los microtúbulos se acortan por un extremo.

Hipótesis alternativa: Los microtúbulos se deslizan entre sí como filamentos de actina.

Diseño del experimento:



1. Se emplean marcadores fluorescentes para permitir que los cromosomas en metafase se hagan azul fluorescente y los microtúbulos amarillo fluorescente.

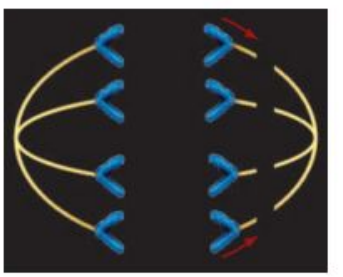


2. Al comienzo de la anafase, se fotoblanquea una sección de microtúbulos para marcarlos sin cambiar su función.

Predicción: La sección fotoblanqueada será todavía visible al comenzar a moverse los cromosomas.

Predicción de la hipótesis alternativa: La sección fotoblanqueada desaparecerá cuando los cromosomas comiencen a moverse.

Resultados:



La sección fotoblanqueada queda visible, pero la distancia entre los cromosomas y la sección fotoblanqueada disminuye.

Conclusión: Los microtúbulos se acortan por un extremo en el cinetocoro.

FIGURA 11.11 Durante la anafase, los microtúbulos se acortan en el cinetocoro.

EJERCICIO Añade dibujos que muestren el resultado que esperarías si los microtúbulos se acortaran en el final opuesto del cromosoma o si los microtúbulos se deslizaran entre sí.

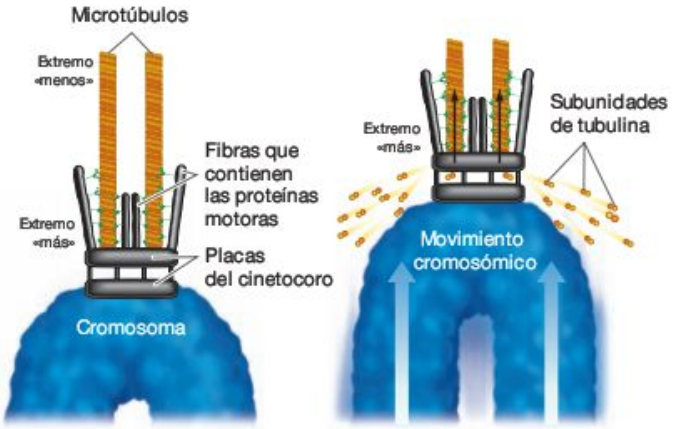


FIGURA 11.12 ¿Cómo desplazan los microtúbulos a los cromosomas durante la mitosis? El cinetocoro consiste en una placa interna y una placa externa, y fibras asociadas que contienen proteínas motoras. Las fibras están pensadas para actuar como «piernas» que llevan los cromosomas por debajo de la longitud de los microtúbulos del cinetocoro al acortarse los microtúbulos, debido a la pérdida de dímeros de tubulina en el cinetocoro.

Observa que el cinetocoro está pensado para tener una base que se una a la región del centrómero en el cromosoma y una «corona» de proteínas fibrosas proyectándose hacia fuera. Estudios recientes han mostrado que el cinetocoro contiene dineínas y otras proteínas motoras. Estas proteínas motoras están pensadas para unirse a las fibras de la corona del cinetocoro y ser capaces de «andar» por debajo de los microtúbulos (desde sus extremos «más», cercanos al cinetocoro, hacia sus extremos «menos», en el huso). Esta observación sugiere que el mecanismo del movimiento cromosómico es reminiscente de la forma en que la quinesina se mueve por los microtúbulos durante el transporte vesicular o la dineína lo hace por debajo de los dobletes de microtúbulos en los flagelos. Como se explicó en el Capítulo 7, proteínas motoras como la quinesina y la dineína no solo se unen o separan de los microtúbulos cuando unen ATP en vez de ADP, sino que también cambian de forma. La combinación de los cambios conformacionales y los ciclos de unión-separación hacen que las proteínas motoras se muevan por debajo de la longitud de un microtúbulo u otra fibra.

Para agrupar todas estas ideas, los biólogos sugieren que conforme se desarrolla la anafase, las proteínas del cinetocoro catalizan la pérdida de subunidades de tubulina en el extremo «más» de las fibras del huso, mientras que las dineínas y otras proteínas motoras del cinetocoro se mueven hacia el extremo «menos». Al acortarse el microtúbulo y repetirse el ciclo de separación-movimiento-reunión de las proteínas motoras, el cromosoma es empujado hacia uno de los extremos de las fibras mitóticas.

Los esfuerzos para comprender la estructura y el movimiento del huso llevan a la frontera de la investigación sobre la mitosis. Habiendo explorado cómo se desarrolla el proceso, nos centraremos en cómo es controlado. ¿Cuándo se divide una célula, y cuándo deja de dividirse? ¿Cómo es regulada una célula en división? Estas preguntas son fundamentales. Cuando tiene lugar la división celular de una manera descontrolada, se pueden formar tumores cancerígenos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Tras replicarse los cromosomas, la mitosis distribuye una copia de cada cromosoma a cada célula hija.
- La mitosis y la citocinesis llevan a la producción de células con el mismo material genético que el de la célula parental.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un cromosoma no replicado y un cromosoma replicado, y marcar las cromátidas hermanas y el centrómero sobre el cromosoma replicado.
2) Esquematizar lo que le ocurre al huso mitótico, a la membrana nuclear y a los cromosomas durante la profase, la promatefase, la metafase, la anafase y la telofase.

11.3 Control del ciclo celular

Aunque los eventos de la mitosis son virtualmente idénticos en todas las células eucariotas, otros aspectos del ciclo celular son variables. Por ejemplo, la longitud del ciclo celular puede variar entre diferentes tipos celulares, incluso en el mismo individuo. En humanos, las células intestinales se dividen rutinariamente más de dos veces al día para renovar el tejido que se pierde durante la digestión; fibras nerviosas maduras humanas y células musculares no se dividen nada. La mayoría de estas diferencias son debidas a la variación en la duración de la fase G_1. En células de división rápida, G_1 está esencialmente eliminado. Por el contrario, la mayoría de células que no se dividen se mantienen en G_1. Los científicos definen este estado de reclusión como estado G_0, o simplemente «G cero». Las células que están en G_0 salen del ciclo celular y son referidas a veces como postmitóticas. Las neuronas, las células musculares y otros muchos tipos celulares entran en el G_0 una vez que han madurado.

La tasa de división celular puede también variar en respuesta a cambios en las condiciones. Por ejemplo, las células de hígado humano se dividen normalmente cerca de una vez al año. Pero si parte del hígado es dañado o perdido, las células restantes se dividen cada uno o dos días hasta que la reparación es completada. Las células de los organismos unicelulares como las levaduras, las bacterias o las arqueas se dividen rápidamente solo si el ambiente es rico en nutrientes; de otro modo entran en un estado quiescente (inactivo).

Para explicar la existencia de tanta variabilidad, los biólogos supusieron que el ciclo celular debe estar regulado de alguna manera y que la regulación varía entre células y organismos. Comprender cómo es controlado el ciclo celular es en la actualidad el tema de mayor relieve en la investigación del ciclo celular, en parte porque defectos en el control pueden llevar a un crecimiento cancerígeno descontrolado.

El descubrimiento de las moléculas reguladoras del ciclo celular

La primera evidencia sólida de las moléculas de control del ciclo celular se hizo visible en la década de 1970, cuando los investigadores publicaron los resultados de experimentos de

fusión de parejas de células de mamíferos que estaban creciendo en cultivo. En la presencia de ciertos químicos, virus o descargas eléctricas, las membranas de las dos células que estaban creciendo en cultivo pueden fusionarse, creando una sola célula con dos núcleos.

¿Cómo señalaron los experimentos de fusión celular la existencia de moléculas de control del ciclo celular? Cuando los investigadores fusionaron las células que estaban en diferentes etapas del ciclo celular, algunos núcleos cambiaron sus fases. Por ejemplo, cuando una célula en fase M era fusionada con una célula en interfase, el núcleo de la célula en interfase iniciaba la fase M (**Figura 11.13a**). Los biólogos supusieron que el citoplasma de las células en fase M contenía moléculas reguladoras que inducían a las células en interfase a entrar en fase M.

Esta hipótesis fue apoyada por experimentos en el sapito de uñas surafricano, *Xenopus laevis*. Conforme un óvulo de estas ranas madura, cambia de una célula llamada **oocito,** que está recluida en una fase similar a G_2, a un óvulo maduro que ha entrado en fase M. Los huevos son objeto interesante de estudio, en parte porque tienen más de 1 mm de diámetro. Su gran tamaño hace relativamente fácil purificar grandes cantidades de citoplasma y el uso de jeringas con agujas extremadamente finas para inyectar los óvulos con citoplasmas de otros óvulos en diferentes estados de desarrollo. Cuando los biólogos purificaron el citoplasma de óvulos de rana en fase M y los inyectaron en el citoplasma de oocitos de rana recluidos en fase G_2, los oocitos inmaduros entraron en fase M (**Figura 11.13b**). Pero cuando el citoplasma de células en interfase era inyectado en oocitos en G_2, las células quedaban en fase G_2. Los investigadores concluyeron que el citoplasma de las células en fase M (pero no el citoplasma de las células en interfase) contenía un factor que conducía a los oocitos inmaduros hacia la fase M para completar su maduración.

Este factor fue finalmente purificado y en la actualidad se le conoce como **factor promotor de mitosis, o MPF.** Experimentos posteriores mostraron que MPF induce mitosis en todos los eucariotas. Por ejemplo, inyectar citoplasma en fase

Experimento

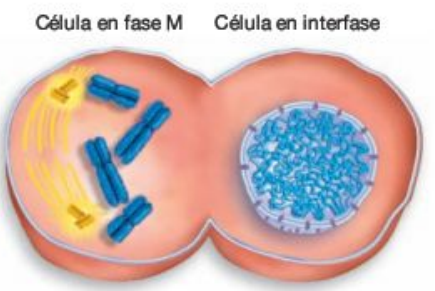
Pregunta: ¿Las moléculas reguladoras controlan la entrada hacia fases específicas del ciclo celular?

Hipótesis: Una molécula reguladora activa la mitosis (fase M).

Hipótesis nula: Ninguna molécula reguladora activa la mitosis.

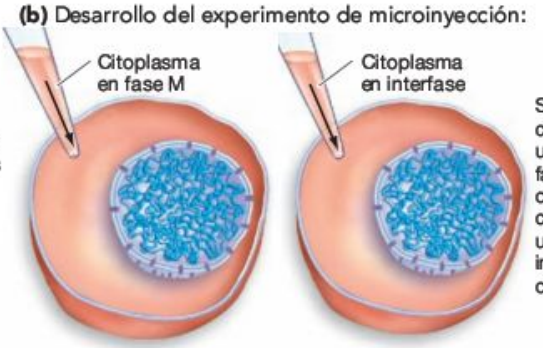
Diseño del experimento:

(a) Desarrollo del experimento de fusión celular:



Fusión de las células en fase M con células en fase G_1, S o G_2.

(b) Desarrollo del experimento de microinyección:



Se inyecta citoplasma de una célula en fase M en un oocito de rana y citoplasma de una célula en interfase en otro oocito de rana.

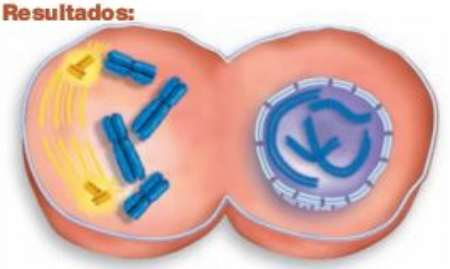
Predicción: Las células en interfase comenzarán la fase M.

Predicción de la hipótesis nula: Las células en interfase no comenzarán la fase M.

Predicción: Uno o ambos de los oocitos de rana comenzarán la fase M.

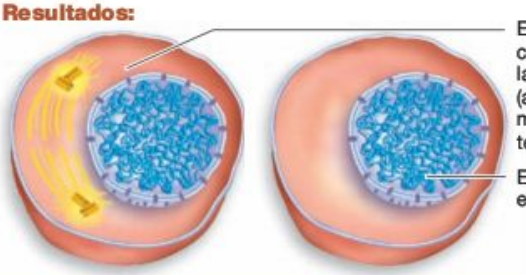
Predicción de la hipótesis nula: Ninguno de los oocitos de rana comenzará la fase M.

Resultados:



Los cromosomas de células en interfase se condensan, indicando el comienzo de la fase M.

Resultados:



El oocito es conducido hacia la fase M (aparece un huso mitótico temprano).

El oocito queda en fase G_2.

Conclusión: El citoplasma en fase M contiene una molécula reguladora que induce la fase M en células en interfase.

FIGURA 11.13 Evidencia experimental de las moléculas de control del ciclo celular. (a) Cuando las células en fase M se unen a las células en fase G_1, S o G_2, los cromosomas en interfase se condensan y comienza la fase M. **(b)** Experimentos de microinyección apoyaron la hipótesis de que una molécula reguladora induce la fase M.

M de células de mamífero en óvulos inmaduros de rana daba lugar a la maduración del óvulo. El MPF humano puede activar la mitosis en levaduras. La molécula parece ser una señal general que dice: «comenzar mitosis». ¿Cómo funciona?

El MPF contiene una proteína quinasa y una ciclina

Una vez que el MPF había sido aislado y purificado, los científicos descubrieron que estaba compuesto por dos subunidades polipeptídicas diferentes. Una de las subunidades es una **proteína quinasa,** enzima que cataliza la transferencia de un grupo fosfato de un ATP a una proteína objetivo. Recuerda del Capítulo 9 que las proteínas pueden ser activadas o inactivadas por fosforilación. Debido a que la adición de un grupo fosfato cambia la forma y la actividad de la proteína diana, las proteínas quinasas actúan con frecuencia como elementos reguladores en la célula.

Estas observaciones sugerían que el MPF actúa fosforilando a una proteína que activa la aparición de la mitosis. Sin embargo, la investigación mostró que la concentración de la proteína quinasa MPF es más o menos constante durante todo el ciclo celular. ¿Cómo puede el MPF activar la mitosis si la subunidad quinasa de la proteína está siempre presente?

La respuesta a esta pregunta se basa en la segunda subunidad de MPF, que pertenece a la familia de las proteínas llamadas **ciclinas.** Las ciclinas reciben su nombre porque sus concentraciones fluctúan a lo largo de todo el ciclo celular. Como muestra la **Figura 11.14a,** la ciclina asociada con MPF acrecienta su concentración durante la interfase y llega al máximo durante la fase M. Este incremento en la concentración es importante porque la subunidad quinasa de la proteína MPF puede activarse solamente cuando está unida a la subunidad ciclina. Como resultado, la subunidad quinasa de MPF es llamada **quinasa ciclina-dependiente,** o **Cdk.** El MPF es un dímero que consta de una subunidad ciclina y una subunidad quinasa ciclina-dependiente. La subunidad ciclina funciona como una proteína reguladora; la subunidad quinasa es la parte que cataliza la fosforilación de otras proteínas para comenzar la mitosis.

De acuerdo con la Figura 11.14a, el número de dímeros completos de MPF se incrementa sin cesar durante la interfase. ¿Por qué este aumento en la concentración de MPF no activa la aparición de la fase M? La respuesta es que la unidad Cdk de MPF se fosforila en dos localizaciones tras su unión a la ciclina. Cuando la Cdk se fosforila, cambia su conformación, de forma que deja a la proteína inactiva. Sin embargo, de forma tardía en la fase G_2, las enzimas hacen que uno de los grupos fosfato de la subunidad Cdk se caiga. Esta reacción de desfosforilación modifica la forma del MPF de tal modo que lo activa.

Una vez que el MPF es activado, se une a las proteínas nombradas en la **Figura 11.14b** y cataliza su fosforilación. Las proteínas cromosomales activadas por el MPF hacen que los cromosomas se condensen en hebras visibles durante la fase M. Además, las proteínas asociadas a microtúbulos, fosforiladas por el MPF, pueden estar implicadas en la unión de las fibras del aparato mitótico. En este sentido, el MPF activa la aparición de la fase M.

Sin embargo, el MPF también activa un complejo enzimático que promueve la degradación de la propia subunidad ciclina del MPF. Mediante la activación de este complejo enzimático, el MPF activa su propia destrucción. Este es un ejemplo de ***feedback* negativo,** similar al mecanismo de retroalimentación inhibitoria introducida en el Capítulo 9. Entonces, en respuesta a la actividad del MPF, la concentración de ciclina decrece rápidamente. Lentamente, se restablece de nuevo durante la interfase. De esta forma, se establece una oscilación en la concentración de ciclinas. Si entiendes este aspecto de la regulación del ciclo celular, deberías ser capaz de describir lo que hace el MPF. Deberías ser también capaz de explicar la relación entre el MPF y (1) la ciclina, (2) Cdk y (3) las enzimas que fosforilan el MPF y degradan el MPF.

La oscilación dramática en la concentración de ciclinas y su activación actúan como un reloj que dirige los sucesos ordenados del ciclo celular. Estos eventos se están produciendo millones de veces cada día en distintas ubicaciones de todo tu cuerpo. En un periodo de 24 horas consumes millones de células de las mejillas. Millones de células adicionales se pierden del epitelio intestinal cada día y quedan como desperdicio en tu cuerpo. Para reponerlas, las células de tus mejillas y del tejido intestinal están constantemente produciendo y degradando ciclinas y empujándose a sí mismas hacia el ciclo celular.

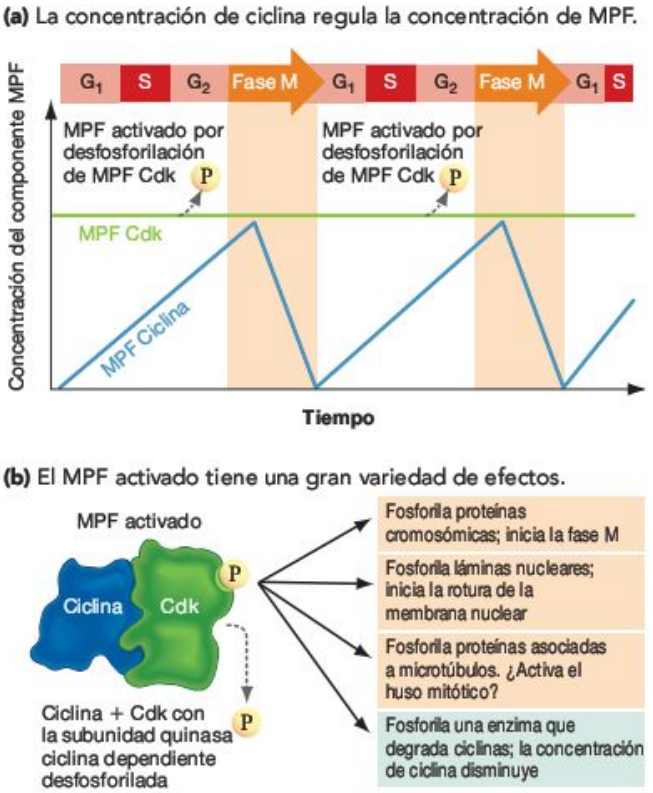


FIGURA 11.14 El factor promotor de la fase M es creado cuando una ciclina se une a la proteína quinasa. (a) La concentración de ciclina es cíclica en células en división, alcanzando su pico en la fase M. **(b)** La ciclina se une a una quinasa dependiente de ciclina, creando el MPF. Cuando el MPF es activado, activa genes que inician la fase M. También activa proteínas que degradan la ciclina.

PREGUNTA ¿Por qué es importante que el MPF active proteínas que degraden la ciclina?

Puntos de control del ciclo celular

El MPF es solo uno de los múltiples complejos proteicos implicados en la regulación del ciclo celular. Por ejemplo, una ciclina y una quinasa diferentes están implicadas en la activación del paso de la fase G_1 a la fase S, y diversas proteínas reguladoras están implicadas en el mantenimiento del estado G_0 de las células quiescentes. Una compleja variedad de moléculas reguladoras se encuentra involucrada en el mantenimiento de las células en determinados estados, o bien estimulando el paso a la siguiente fase.

Para dar sentido a estas observaciones, Leland Hartwell y Ted Weinert introdujeron el concepto de puntos de control del ciclo celular. Un **punto de control del ciclo celular** es un punto crítico en el ciclo celular que se haya regulado. Hartwell y Weinert identificaron los puntos de control analizando levaduras con defectos en el ciclo celular. Las células defectuosas carecen de un punto de control específico y, como resultado, se mantienen en división bajo condiciones de cultivo cuando las células finalizan su crecimiento. En el cuerpo, las células que se mantienen en crecimiento de esta forma producen una masa de células llamada **tumor.**

Como indica la **Figura 11.15,** hay tres puntos de control diferentes durante las cuatro fases del ciclo celular. En efecto, las interacciones entre moléculas reguladoras en cada punto de control permiten a la célula «decidir» si procede dividirse. Si estas moléculas reguladoras son defectuosas, el punto de control puede fallar. Como resultado, las células pueden empezar a crecer de una forma descontrolada.

El primer punto de control ocurre tardíamente en G_1. Para la mayoría de las células, este punto de control es el más importante para establecer si la célula continuará a través del ciclo celular y se dividirá o saldrá del ciclo y entrará en G_0. ¿Qué determina si una célula pasa el punto de control G_1?

- Debido a que la célula debe alcanzar un cierto tamaño antes de que sus células hijas sean lo suficientemente grandes para funcionar de forma normal, los biólogos supusieron que algunos mecanismos existen para detener el ciclo celular si la célula es demasiado pequeña.
- Los organismos unicelulares se detienen en el punto de control G_1 si las condiciones nutricionales son pobres.
- Las células en los organismos pluricelulares pasan (o no pasan) por el punto de control G_1 en respuesta a la señalización molecular de otras células, o lo que se denomina señales sociales.
- Si el DNA es físicamente dañado, la proteína **p53** activa genes que, o bien detienen el ciclo celular hasta que el daño pueda ser reparado, o conduce a la destrucción programada y controlada de la célula, un fenómeno llamado **apoptosis.** De esta forma, p53 actúa como un freno del ciclo celular. El cáncer se puede desarrollar si moléculas «freno» como p53 están defectuosas, porque el daño en el DNA queda sin ser reparado. Si el daño ocurre en ciertos genes, las células pueden comenzar a crecer de un modo descontrolado y extenderse a otras localizaciones en el cuerpo. Como consecuencia, proteínas reguladoras como p53 son llamadas **supresoras de tumores.**

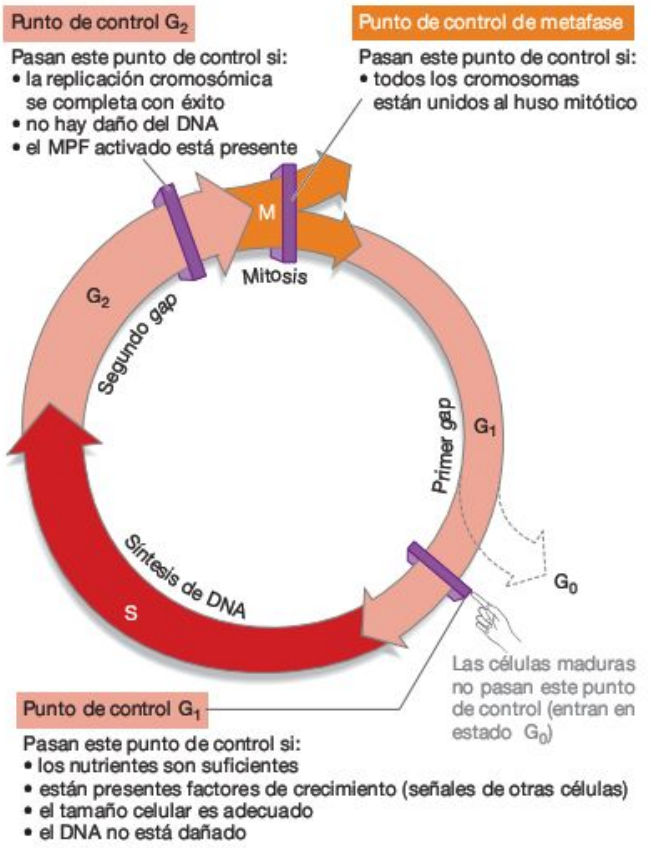


FIGURA 11.15 Los tres puntos de control del ciclo celular.

PREGUNTA ¿Por qué es ventajoso para una célula detenerse en el punto de control de la fase M si no todos los cromosomas están unidos al huso mitótico?

El mensaje general aquí es que los componentes del punto de control G_1 tienen la misma función: asegurar que la célula esté sana y pueda replicar su DNA y dividirse.

El segundo punto de control ocurre después de la fase S, en el límite entre las fases G_2 y M. Específicamente, las células se detienen en el punto de control G_2 si la replicación cromosómica no se ha completado correctamente o si el DNA está dañado. Debido a que el MPF es la señal clave activadora de la aparición de la fase M, los investigadores no se sorprendieron al encontrar que estaba implicado en el punto de control G_2. Aunque queda mucho por aprender, los datos sugieren que si el DNA es dañado o si los cromosomas no se replican correctamente, queda bloqueada la desfosforilación y activación de MPF. Cuando el MPF no es activado, las células continúan en fase G_2. Algunos datos indican que las células en este punto de control pueden responder también a señales de otras células y a señales internas en relación con su tamaño.

El punto de control final ocurre durante la mitosis. Si no todos los cromosomas están unidos correctamente al huso mitótico, la fase M se detiene en metafase. Concretamente, la anafase es retrasada hasta que todos los cinetocoros se encuentran bien unidos a las fibras del huso mitótico. Si este punto de control no existiera, algunos cromosomas podrían no separarse correctamente, y las células hijas recibirían un número incorrecto de cromosomas durante la anafase. Debido

a que recibirían demasiado o insuficiente material genético, el efecto en las células hijas podría ser desastroso.

En resumen, los tres puntos de control tienen el mismo propósito: evitar la división de las células que se hallan dañadas o que tienen otros problemas, y evitar el crecimiento de células maduras que están en fase G_0 y no deberían crecer más. Si uno de los puntos de control falla, las células afectadas pueden comenzar un crecimiento descontrolado. Para el organismo como un todo, las consecuencias de una división celular descontrolada son nefastas: cáncer.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El ciclo celular consiste en cuatro fases minuciosamente controladas.

Deberías ser capaz de...

Hacer un diagrama del ciclo celular e indicar:

1) la localización de los puntos de control del ciclo celular,
2) el nivel de Cdk en cada etapa,
3) el nivel de ciclina en cada etapa y
4) los niveles de actividad del MPF durante cada etapa.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Cell Cycle

11.4 Cáncer: división celular fuera de control

Pocas enfermedades inspiran más miedo que el cáncer. El miedo nace de la dificultad para tratar muchas formas de cáncer, la naturaleza potencialmente fatal de muchos cánceres, y su alta frecuencia. La mayoría de nosotros conoce a alguien que ha sufrido algún tipo de cáncer, y la mayoría también conoce a alguien que ha fallecido a consecuencia de la enfermedad. De acuerdo con la Sociedad Americana del Cáncer, un 50 por ciento de los hombres y un 33 por ciento de las mujeres, ambos estadounidenses, desarrollarán cáncer durante el transcurso de su vida. En EE.UU., uno de cada cuatro fallecimientos es por cáncer. Se trata de la segunda causa de muerte, superada solo por las enfermedades cardiacas.

Cáncer es un término general para la enfermedad causada por células que están creciendo de una manera descontrolada, que invaden tejidos cercanos y se extienden a otros lugares del cuerpo. Las células cancerígenas causan enfermedad debido a que emplean nutrientes y espacio que necesitan las células normales e interrumpen la función de los tejidos normales. Los humanos sufren de, al menos, 200 tipos de cáncer. Visto de otro modo, el cáncer no es una única enfermedad, sino una compleja familia de enfermedades que afecta a variedad de órganos, incluyendo el pecho, el colon, el cerebro, el pulmón y la piel. Además, diversos tipos de cáncer pueden afectar al mismo órgano. Los cánceres de piel, por ejemplo, se presentan de diversas formas. Algunas son relativamente fáciles de tratar; otras son a menudo fatales. La **Figura 11.16** proporciona datos de cómo ha cambiado con el tiempo el número de muertes debido a diferentes tipos de cáncer en EE.UU.

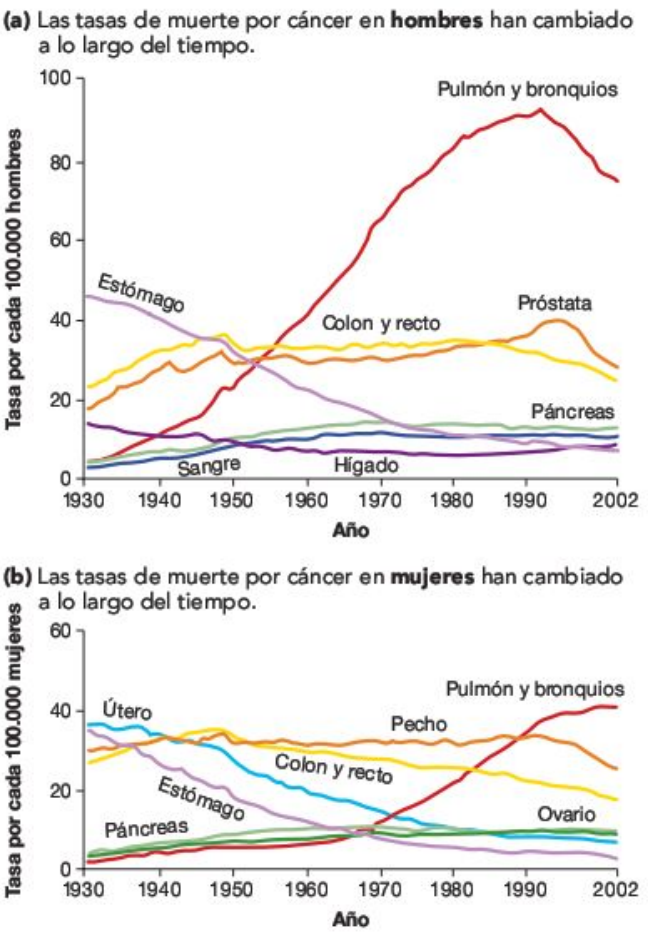


FIGURA 11.16 Cambios en las tasas de muerte por cáncer a lo largo del tiempo. Cambios en las tasas de muerte de varios tipos de cáncer en **(a)** hombres y **(b)** mujeres en EE.UU.

PREGUNTA En esta población, ¿cómo cambian las muertes debidas al cáncer de pulmón a lo largo del tiempo, de hombres respecto a mujeres? Sugiere una hipótesis que explique las similitudes y las diferencias.

Aunque algunos cánceres varían en el tiempo de desarrollo, la tasa de crecimiento, la gravedad y la causa tienen una característica común: los cánceres surgen de células en las que los puntos de control del ciclo celular han fallado. Más concretamente, las células cancerígenas tienen dos tipos de defectos: (1) defectos que hacen que las proteínas requeridas para el crecimiento celular se activen todo el tiempo, y (2) defectos que evitan que los genes supresores de tumores corten el ciclo celular. La proteína llamada Ras, por ejemplo, se introdujo en el Capítulo 8 como un componente clave en los sistemas de transducción de señales, incluyendo las cascadas de fosforilación que activan el crecimiento celular. Muchas células cancerígenas tienen formas defectuosas de Ras que no se inactivan cuando deberían. Por el contrario, el Ras defectuoso envía constantemente señales que activan la mitosis y la división celular. Asimismo, un gran porcentaje de células cancerosas tiene formas defectuosas del gen supresor de tumores p53. Las células que tienen el DNA da-

ñado, en lugar de ser detenidas o destruidas, continúan su crecimiento. Para adquirir un entendimiento de por qué ocurre el cáncer, se revisarán las características de estas enfermedades y a continuación se profundizará en los detalles de por qué los mecanismos moleculares se hacen defectuosos.

Propiedades de las células cancerígenas

Incluso cuando una sola célula de un organismo pluricelular comienza a dividirse de una manera descontrolada, se origina una masa de células llamada tumor. Por ejemplo, la mayoría de células en el cerebro humano adulto no se divide. Pero si una sola neurona anormal comienza una división descontrolada, el tumor en crecimiento que resulta puede interrumpir la función cerebral. ¿Qué se puede hacer? Si el tumor puede ser extraído sin dañar el órgano afectado, se podría curar. Esta es la razón por la que la extracción quirúrgica del tumor es normalmente el primer paso en el tratamiento del cáncer. Sin embargo, a menudo, la cirugía no cura el cáncer, ¿por qué?

Además de crecer rápidamente, las células cancerígenas son invasivas, es decir, son capaces de extenderse por todo el cuerpo por medio de los vasos linfáticos (introducidos en el Capítulo 49), que recogen el exceso de fluido de los tejidos y lo devuelven al flujo sanguíneo, o por medio del propio flujo sanguíneo. La invasividad es una característica que define un **tumor maligno** (uno que es cancerígeno). Las masas de células no invasivas son no cancerígenas y dan lugar a **tumores benignos.** Algunos tumores no invasivos, como las verrugas, crecen lentamente y no son nada dañinas. Otros crecen rápidamente y pueden causar problemas si se localizan en el cerebro u otras partes delicadas del cuerpo.

Las células se vuelven malignas y cancerígenas si adquieren la habilidad de separarse del tumor original e invadir otros tejidos. Extendiéndose del lugar del tumor primario donde se originó el crecimiento descontrolado, las células cancerígenas pueden establecer tumores secundarios en más localizaciones del cuerpo (**Figura 11.17**). Este proceso se llama **metástasis.** Si la metástasis ha ocurrido en el momento en que el tumor original es detectado, entonces los tumores secundarios han comenzado a formarse y la intervención quirúrgica del tumor primario no llevará a la curación. Como resultado, la enfermedad puede ser difícil de tratar. Esta es la razón por la que una detección temprana es la clave para tratar el cáncer de forma más efectiva.

El cáncer requiere la pérdida de control del ciclo celular

Si el cáncer está causado por un crecimiento celular descontrolado, ¿cuál es la naturaleza molecular de la enfermedad? Recuerda que cuando maduran muchas células, entran en fase G_0, es decir, que su ciclo celular se detiene en el punto de control G_1. Por el contrario, las células que pasan el punto de control G_1 son llevadas irreversiblemente a replicar su DNA y entrar en G_2. Basándose en esto, los biólogos supusieron que la mayoría de tipos de cáncer implican defectos en el punto de control G_1. Para comprender la naturaleza molecular de la enfermedad, los investigadores se centraron, pues, en el entendimiento de los mecanismos normales que actúan en ese punto de control. De este modo, la investigación en el cáncer y en el

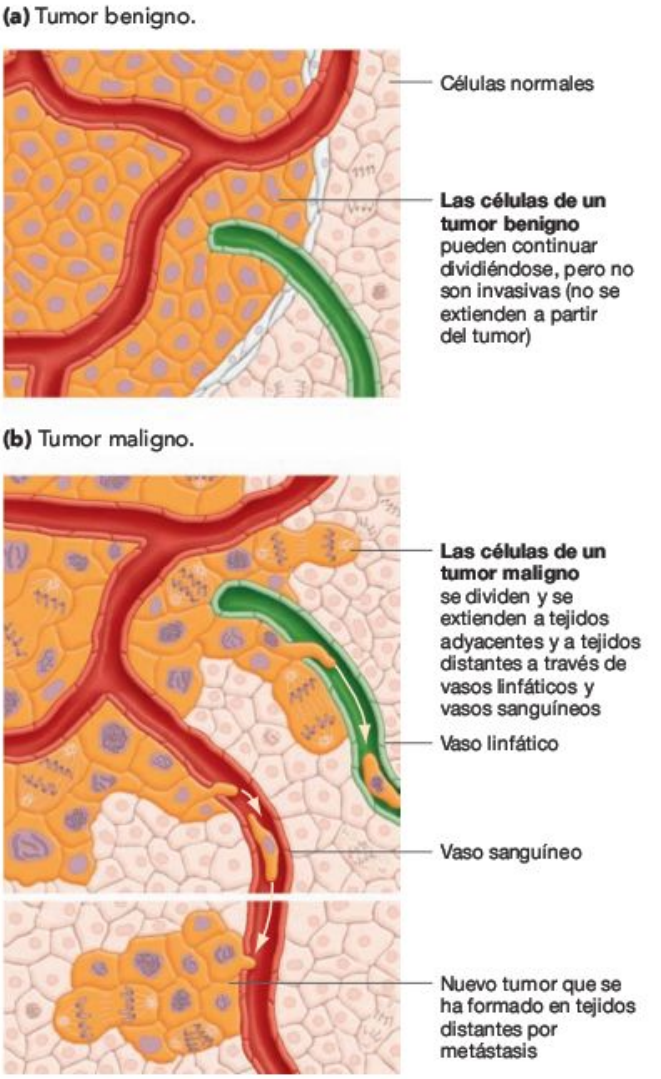


FIGURA 11.17 Los cánceres se extienden por zonas nuevas del cuerpo. (a) Los tumores benignos crecen en una única localización. **(b)** Los tumores malignos son metastáticos, es decir, que sus células pueden extenderse a partes distantes del cuerpo e iniciar nuevos tumores. Los tumores malignos causan cáncer.

ciclo celular normal se ha convertido en las dos caras de una misma moneda.

Control social En organismos unicelulares, el paso a través del punto de control G_1 está pensado para depender primeramente del tamaño celular y de la disponibilidad de nutrientes. Si los nutrientes son abundantes, las células pasan por el punto de control y crecen rápidamente. En organismos pluricelulares, sin embargo, las células reciben un aporte constante de nutrientes adecuados por vía sanguínea. Debido a que los nutrientes generalmente no se hallan limitados, las mayoría de las células en los organismos pluricelulares se divide en respuesta a algún otro tipo de señal. Debido a que estas señales llegan de otras células, los biólogos se refieren a ello como el *control social* sobre la división celular. La idea general es que las células individuales deberían ser autorizadas a dividirse solo cuando su crecimiento sea para el propio interés del organismo como un todo.

El control social del ciclo celular se basa en los tipos de señal célula-célula introducidos en el Capítulo 8, más concretamente, las señales llamadas factores de crecimiento. **Los factores de crecimiento** son polipéptidos o proteínas pequeñas responsables de estimular la división celular. Se descubrieron muchos factores de crecimiento al desarrollarse las técnicas de crecimiento de cultivos celulares. Cuando los investigadores aislaron células de mamíferos en cultivo y les suministraron nutrientes adecuados, las células se detenían en fase G_1. Solamente comenzaron a crecer cuando los biólogos les añadieron **suero,** el líquido que queda después de coagularse la sangre y eliminar las células sanguíneas. Algunos componentes del suero permitían a las células pasar por el punto de control G_1. ¿Cuáles eran?

En 1974 los biólogos triunfaron en la identificación de uno de estos componentes séricos: una proteína llamada factor de crecimiento derivado de plaquetas (PDGF). Como su nombre indica, el PDGF es liberado por los elementos de la sangre llamados **plaquetas,** que producen la coagulación de la sangre en las heridas. El PDGF se une al receptor de tirosín-quinasas en la membrana plasmática de las células de la zona y cuando reciben señales de crecimiento, se estimula su división. El incremento en el número de células facilita la curación de la herida.

Los investigadores descubrieron que el PDGF se produce por varios tipos celulares. Los científicos también consiguieron aislar e identificar muchos factores de crecimiento y para que crezcan en cultivo, deben administrarse distintas combinaciones de factores de crecimiento. Basándose en estos resultados, los biólogos dedujeron que tipos celulares diferentes en un organismo pluricelular son controlados por diferentes combinaciones de factores de crecimiento. Las células cancerígenas funcionan de otra manera, ya que a menudo pueden cultivarse con éxito sin ser suplementadas externamente con factores de crecimiento. Esta observación sugiere que el control social normal en el punto de control G_1 queda roto en las células cancerígenas.

Controles sociales y puntos de control del ciclo celular

¿Por qué no funcionan los controles sociales del punto de control G_1 en células cancerígenas? Se comenzará por la comprensión de la relación entre factores de crecimiento y el punto de control G_1 en células normales.

Recuerda de la Sección 11.3 que, para que una célula en interfase comience la mitosis, debe ser activado un complejo ciclina-Cdk específico. En células que se encuentran en estado de reposo G_0, la llegada de factores de crecimiento estimula la producción de ciclinas. La aparición de factores de crecimiento también estimula la producción de una proteína reguladora clave llamada E2F. E2F es análoga a MPF, que activa genes requeridos para la fase M. Cuando E2F se activa, se activa la expresión de genes requeridos para la fase S.

Sin embargo, cuando E2F es producida en un principio, se une a la proteína supresora de tumores llamada Rb. La **proteína Rb** es una de las moléculas clave que hace cumplir el punto de control G_1. Cuando E2F se une a Rb, está en la forma inactivada (no puede activar los genes requeridos para la fase S). En efecto, la responsabilidad de una célula de dividirse depende de si Rb permanece unida a la proteína E2F. Siempre que Rb esté unida a E2F, la célula quedará en G_0.

Esta situación cambia de forma espectacular si continúan llegando factores de crecimiento. Con una estimulación social mantenida, continuará la producción de ciclinas y, por lo tanto, de complejos ciclina-Cdk. Sin embargo, las ciclinas implicadas son diferentes de las ciclinas involucradas en la iniciación de la fase M. Son específicas del punto de control G_1. (También existen ciclinas específicas del punto de control G_2). Cuando los complejos Ciclina-Cdk de G_1 son activados, comienzan a catalizar la fosforilación de Rb (**Figura 11.18**). Cuando Rb es fosforilada, cambia su forma y no se une más a E2F. E2F no unido es libre de activar sus genes diana, y la fase S queda impedida. Así pues, los factores de crecimiento fun-

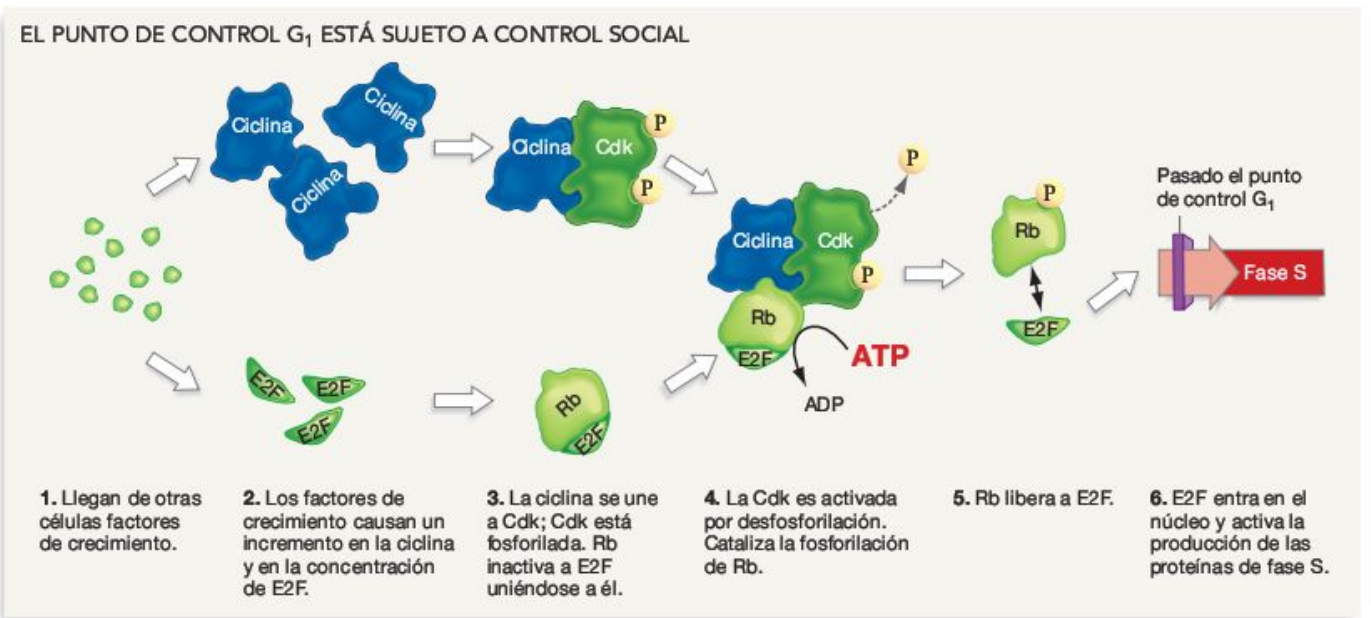


FIGURA 11.18 El punto de control G_1 está sujeto a control social. Las células que están en G_0 no salen y comienzan a dividirse otra vez a menos que reciban señales de otras células, en forma de factores de crecimiento. Si llegan suficientes señales, las proteínas que responden superan los efectos inhibitorios de la proteína Rb y comienza la fase S.

cionan como una señal social que dice: «Está bien hacer caso omiso de Rb. Continúa, pasa el punto de control G_1 y divídete».

Las células pueden volverse cancerígenas cuando los controles sociales fallan, es decir, cuando las células comienzan a dividirse en *ausencia* de una señal de «adelante» por parte de los factores de crecimiento. Uno o dos cosas irán mal.

- En algunos cánceres, la ciclina de G_1 es sobreproducida. Cuando las ciclinas permanecen en altas concentraciones, la Cdk que se une a la ciclina fosforila a Rb continuamente, activando E2F y enviando a la célula a fase S. La sobreproducción de ciclina resulta de la presencia de cantidades excesivas de factores de crecimiento o de producción de ciclinas en ausencia de señales de crecimiento, normalmente debido a un defecto en la cascada de señalización. La vía específica implicada comienza con un receptor tirosín-quinasa que responde a los factores de crecimiento e incluye a la proteína Ras destacada en el Capítulo 8. Por eso es habitual encontrar proteínas Ras defectuosas en células cancerígenas.
- La segunda posibilidad es que Rb sea defectuosa. Si la proteína Rb se pierde o si no une E2F de forma normal, cualquier E2F presente empuja a la célula hacia el punto de control G_1 y hacia la fase S. De esta forma, defectos en Rb llevan a una división celular descontrolada.

La unión entre la proteína Rb defectuosa y el cáncer fue descubierta originalmente en niños con retinoblastoma, un cáncer que se da en 1 de cada 20.000 niños. Esta enfermedad se caracteriza por la aparición de tumores malignos en el tejido sensible a la luz, o retina, del ojo. Sin embargo, trabajos posteriores mostraron que la mayoría de células cancerígenas humanas tiene defectos en la proteína Rb, y no solamente las células que producen retinoblastoma.

En resumen, la sobreproducción de ciclinas o los defectos en el propio Rb pueden llevar a la inactivación de Rb como supresor de tumores. Cuando Rb no funciona propiamente, el resultado puede ser el fallo en el control social del punto de control G_1, crecimiento celular desenfrenado y formación tumoral. Si comprendes la relación entre el fallo en el control social y el cáncer, deberías ser capaz de hacer diagramas como el de la Figura 11.18, mostrando las consecuencias de (1) la producción constante de ciclinas y (2) las proteínas defectivas de Rb.

El cáncer es una familia de enfermedades Uno de los más amplios mensajes revelados por la investigación de p53, Rb y otras moléculas involucradas en la detención del crecimiento celular es que una gran variedad de defectos puede llevar al fallo del punto de control de G_1 y al desarrollo de cáncer. Debido a que muchas proteínas son esenciales para el punto de control G_1, muchos defectos diferentes pueden hacer que falle este punto de control. Además, los investigadores se dan cuenta ahora de que raras veces el cáncer se debe a un solo defecto. La mayoría de los cánceres se desarrolla solamente después de que varios genes hayan sido dañados. El daño combinado es entonces suficiente para romper el control del ciclo celular e inducir un crecimiento descontrolado y metástasis. Cada tipo de cáncer se debe a una única combinación de errores. Visto de otro modo, el cáncer puede ser causado por cientos, si no miles de defectos diferentes.

Debido a que el cáncer es en realidad una familia de enfermedades con una base molecular compleja y altamente variable, no habrá una «bala mágica» o una única terapia que cure todas las formas de la enfermedad. Aun así, ha habido importantes progresos en el entendimiento del ciclo celular y en las bases moleculares del cáncer, y los programas de prevención y detección precoz del cáncer son cada vez más efectivos. La prognosis para muchos pacientes de cáncer es sorprendentemente mucho mejor ahora que hace solo unos pocos años.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Después de que los cromosomas sean copiados, la mitosis distribuye una copia cromosómica a cada una de las células hijas. La mitosis y la citoquinesis producen dos células que son idénticas a la célula parental.

La mayoría de eucariotas unicelulares y algunos eucariotas pluricelulares se reproducen por mitosis seguida de citocinesis. Las divisiones mitóticas son también responsables de la formación del cuerpo de los organismos pluricelulares a partir de un embrión de una sola célula.

La mitosis puede ser descrita como una secuencia de cinco fases:

Profase Los cromosomas se condensan y el huso mitótico se empieza a formar.

Prometafase La membrana nuclear se desintegra, y las fibras del huso hacen contacto con los cromosomas.

Metafase Las fibras del huso desplazan a los cromosomas hacia la placa metafásica, un plano imaginario en el ecuador de la célula.

Anafase Las fibras del huso separan las cromátidas hermanas.

Telofase Los cromosomas son empujados hacia polos opuestos de la célula, y se forma la membrana nuclear alrededor de cada set.

En la mayoría de células, la mitosis es seguida inmediatamente por una división de todos los contenidos celulares, o citocinesis.

Deberías ser capaz de explicar por qué la membrana nuclear tiene que desintegrarse previamente al contacto de los cromosomas con el huso mitótico, y qué ocurriría si las cromátidas hermanas de un cromosoma no se separaran en anafase.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

The Phases of Mitosis; Mitosis

Durante su vida, las células eucariotas atraviesan un ciclo que consiste en cuatro fases controladas minuciosamente.

Las células en división alternan entre la fase de división, llamada fase M, y la fase de no división, conocida como interfase. La síntesis cromosómica y la replicación, o fase S, ocurre durante la interfase. La fase S y la fase M están separadas por fases *gap* llamadas G_1 y G_2. El crecimiento celular y la replicación de componentes celulares no nucleares tienen lugar durante las fases *gap*. El orden de las fases en el ciclo celular es $G_1 \rightarrow S \rightarrow G_2 \rightarrow M \rightarrow G_1$, y así sucesivamente.

La progresión a través del ciclo celular está regulada en tres puntos de control. El paso a través del punto de control G_1 supone una obligación irreversible para dividirse y es dependiente del tamaño celular, la disponibilidad de nutrientes, la falta de daño en el DNA, y/o señales de crecimiento de otras células. Las células maduras no pasan este punto de control. En el punto de control G_2, la progresión a través del ciclo se retrasa hasta que la replicación cromosómica se ha completado con éxito. En el punto de control de metafase durante la fase M, la anafase se retrasa hasta que los cromosomas están unidos correctamente al huso mitótico.

Una gran variedad de diferentes moléculas regula la progresión a través de los puntos de control del ciclo celular. Las moléculas reguladoras más importantes son las quinasas dependientes de ciclinas (Cdk) y las ciclinas, que se encuentran en todas las células eucariotas. Las Cdk activas son enzimas que activan el paso del punto de control mediante la fosforilación de importantes proteínas diana. Las ciclinas son proteínas cuyas concentraciones oscilan durante el ciclo celular, regulando la actividad de las Cdk. En los organismos pluricelulares, las concentraciones de ciclinas están controladas parcialmente por factores de crecimiento de otras células. Como resultado, el punto de control G_1 se dice que está bajo control social.

Deberías ser capaz de predecir qué ocurre si un aporte de factores de crecimiento lleva a un incremento en la producción de ciclinas.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Cell Cycle

En organismos pluricelulares, un crecimiento celular descontrolado desencadena cáncer. Distintos tipos de cáncer resultan de diferentes tipos de defectos en el control del ciclo celular.

El cáncer es una enfermedad común caracterizada por la pérdida de control en el punto de control G_1, dando lugar a células que se dividen de una manera descontrolada. Las células cancerígenas tienen también la habilidad de extenderse por el cuerpo, lo que hace que el tratamiento sea difícil. En células normales, las señales de los factores de crecimiento son necesarias para producir los complejos G_1 ciclina-Cdk y activar la división. Una importante diana de los complejos G_1 ciclina-Cdk activados es la proteína retinoblastoma (Rb), que regula una proteína responsable de la iniciación de la fase S. Defectos en la ciclina G_1 y en la proteína Rb son comunes en las células cancerígenas humanas.

Deberías ser capaz de explicar por qué el cáncer es considerado una familia de enfermedades y por qué es poco probable tener una única cura para el cáncer.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué afirmación acerca de las células hijas de la mitosis es correcta?
   a. Se diferencian genéticamente la una de la otra y de la célula parental.
   b. Son genéticamente idénticas la una a la otra y a la célula parental.
   c. Son genéticamente idénticas la una a la otra pero diferentes a la célula parental.
   d. Solo una de las dos células hijas es genéticamente idéntica a la célula parental.

2. La progresión a través del ciclo celular está regulada por oscilaciones en la concentración de ¿qué tipo de molécula?
   a. p53, Rb y otras supresoras de tumores.
   b. Receptores tirosín-quinasa.
   c. Quinasas dependientes de ciclina.
   d. Ciclinas.

3. De acuerdo con los datos de la Figura 11.4, las primeras células mitóticas marcadas aparecen cerca de cuatro horas después de que acabe el periodo de marcaje. De estos datos, los investigadores concluyeron que G_2 duraba alrededor de cuatro horas. ¿Por qué?
   a. La duración del ciclo celular entero y de las fases G_1, S, y M era conocida, así que la duración de G_2 podía ser descubierta por sustracción.
   b. Confirmaba otros datos que indicaban que G_2 duraba alrededor de cuatro horas en células en cultivo de este tipo.
   c. Las ciclinas fueron marcadas, de forma que su concentración tenía que acrecentarse durante cuatro horas.
   d. Las células marcadas estaban en fase S, de forma que pasaban cuatro horas entre el final de la fase S y el desarrollo de la fase M.

4. ¿Qué eventos principales ocurren durante la anafase de la mitosis?
   a. Los cromosomas se replican, de forma que cada cromosoma está formado por dos cromátidas hermanas idénticas.
   b. Los cromosomas se condensan y la membrana nuclear desaparece.
   c. Los cromosomas terminan en los polos opuestos de la célula y se forman dos membranas nucleares.
   d. Las cromátidas hermanas se separan, formando cromosomas independientes.

5. ¿Qué evidencia sugiere que durante la anafase las fibras del huso se acortan en el cinetocoro y no en la base del huso mitótico?
   a. Las proteínas motoras están localizadas en el cinetocoro.
   b. Las proteínas motoras están localizadas en el cinetocoro y en la base del huso mitótico.
   c. Cuando los microtúbulos fluorescentes son blanqueados por el centro, el segmento blanqueador permanece estacionario al acortarse las fibras cerca del cinetocoro.
   d. Cuando los microtúbulos fluorescentes son blanqueados por el centro, el segmento blanqueado se mueve hacia la base del huso mitótico al acortarse las fibras cerca del centro organizador de microtúbulos.

6. La función normal de la proteína Rb es unirse a E2F, inactivándolo. ¿Cuáles son las consecuencias de defectos en Rb?
   a. Se une más estrechamente a E2F, de forma que E2F no puede estimular la producción de moléculas necesarias en la fase S. La célula no puede progresar a través del ciclo celular.
   b. No responde más a la fosforilación (no puede ser regulada).
   c. No se une correctamente a E2F, de forma que E2F estimula continuamente la producción de moléculas necesarias en la fase S.
   d. Rb actúa como supresora de tumores, con una función similar a p53.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. d; 4. d; 5. c; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Haz un esquema de las fases de la mitosis en una célula con seis cromosomas realizando una lista de los sucesos principales de cada fase. Identifica por lo menos dos eventos que deban ser completados con éxito para que las células hijas compartan una dotación idéntica de cromosomas.
2. Realiza un mapa de conceptos que ilustren sucesos normales y anormales en el punto de control G_1. Tu diagrama debe incluir p53, Rb, E2F, señales sociales, G_1 Cdk, G_1 ciclina, proteínas de la fase S, crecimiento descontrolado, ciclina-Cdk fosforilada (inactivada), ciclina-Cdk desfosforilada (activada), Rb fosforilada (inactivada).
3. Explica cómo la fusión celular y los experimentos de microinyección apoyaron la hipótesis de que moléculas específicas están implicadas en la transición de la interfase a la fase M.
4. ¿Por qué la mayoría de las proteínas quinasas son consideradas proteínas reguladoras?
5. ¿Por qué las ciclinas son llamadas ciclinas? Explica su relación con las quinasas dependientes de ciclinas y con los factores de crecimiento.
6. La detección temprana es la clave para sobrevivir a la mayoría de cánceres. ¿Por qué?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. En organismos pluricelulares, las células que no se dividen permanecen en fase G_1. Para la célula, ¿por qué es mejor mantenerse en G_1 en vez de en fase S, G_2 o M?
2. Cuando los embriones de la mosca de la fruta comienzan a desarrollarse, la mitosis tiene lugar sin citocinesis. ¿Cuál es el resultado?
3. Predice el resultado de un experimento que implique la fusión de una célula en fase G_1 con una célula en fase G_2. ¿Qué le ocurriría al núcleo en fase G_1? ¿Y al núcleo en fase G_2? ¿Por qué?
4. El cáncer es fundamentalmente una enfermedad de personas mayores. Además, un grupo de individuos puede compartir una predisposición genética al desarrollo de ciertos tipos de cáncer, sin embargo varía mucho el tiempo de desarrollo, o bien no se cursa la enfermedad. Discute estas observaciones para aclarar el hecho de que normalmente tienen que darse diversos defectos para que el cáncer se desarrolle.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Meiosis

12

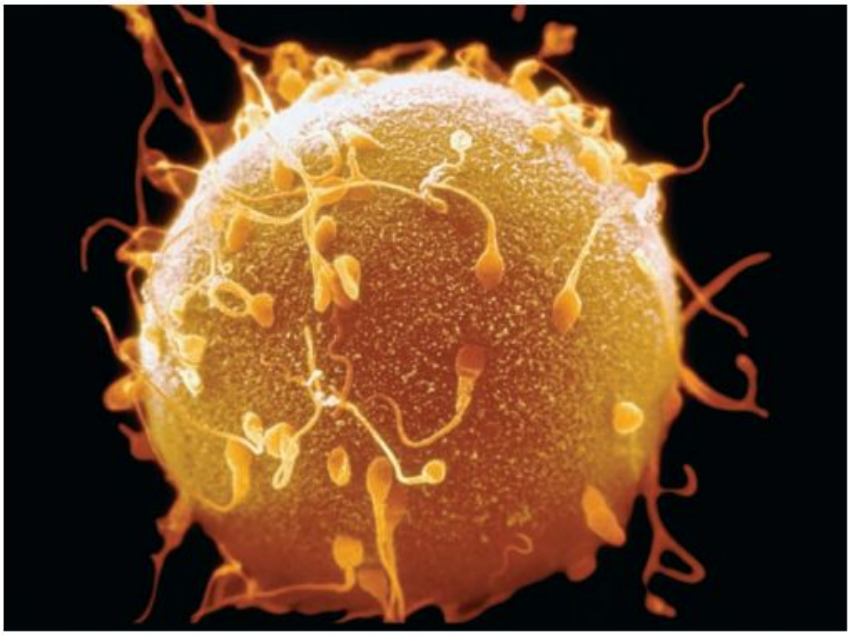


Imagen al microscopio electrónico de barrido de espermatozoides humanos tratando de entrar en la célula que se convertirá en cigoto o célula huevo. Este capítulo introduce un tipo de división celular denominada meiosis, que en los animales ocurre antes de la formación del óvulo y el espermatozoide.

CONCEPTOS CLAVE

- La meiosis es un tipo de división celular. Se produce en células que tienen la mitad de cromosomas que la célula parental. En animales, la meiosis está involucrada en la formación de óvulos y espermatozoides. Cuando un óvulo y un espermatozoide se combinan para formar la célula hija, el número original de cromosomas se restaura.
- Cada célula producida en la meiosis recibe una combinación diferente de cromosomas. Debido a la localización de los genes en los cromosomas, cada célula generada por meiosis recibe una combinación diferente de genes. La meiosis da lugar a una descendencia que es genéticamente diferente entre sí y de los padres.
- La hipótesis principal para explicar la meiosis es que una descendencia genéticamente variable tiene más probabilidades de prosperar ante cambios ambientales.
- Si ocurren errores durante la meiosis, los óvulos y los espermatozoides resultantes pueden llevar un número equivocado de cromosomas. Es poco frecuente que una descendencia con un número incorrecto de cromosomas se desarrolle de forma normal.

Cuestiones sencillas, como por qué existe la reproducción sexual y el sexo, son a veces las más relevantes. Este capítulo trata sobre qué es la reproducción sexual y por qué algunos organismos la realizan. El entendimiento del sexo ha sido uno de los grandes misterios de la biología clásica y contemporánea.

Antes de adentrarnos en la cuestión de por qué existe el sexo, es importante darse cuenta de que hay dos niveles básicos en biología para explicar algo: la explicación última y la explicación próxima. La **explicación última** es de naturaleza evolucionista. Explica *por qué* ocurre algo. Respecto al sexo, los biólogos quieren saber por qué evoluciona. Esta es una pregunta importante porque la mayoría de organismos no se reproduce nunca sexualmente, o bien lo hace solo de forma ocasional. Además, es una pregunta de difícil respuesta, ya que la reproducción asexual es mucho más eficiente que la reproducción sexual. Los organismos que se reproducen asexualmente no tienen que mostrar adornos de brillantes coloridos, emanar esencias exóticas o bailar o cantar para atraer y reproducirse sexualmente. En su lugar, solo tienen que clonarse a sí mismos. En eucariotas que se reproducen asexualmente, la clonación se realiza por mitosis.

Al buscar una explicación última para el sexo, los biólogos se han centrado en una sencilla observación: la descendencia

producida asexualmente es idéntica genéticamente a sus padres. Por el contrario, la descendencia producida sexualmente, es genéticamente diferente a sus padres. Es de suponer que la reproducción sexual y las molestias implicadas valen la pena siempre, puesto que la variación genética es buena para la descendencia en ciertos tipos de ambientes. ¿Por qué es el sexo ventajoso para algunas especies? Esta cuestión es el centro de las Secciones 12.2 y 12.3.

Una **explicación próxima** trata acerca de los mecanismos. Explica *cómo* ocurre algo. Por ejemplo, los biólogos quieren saber cómo se da el proceso de reproducción sexual en términos de estructuras moleculares y celulares, y los hechos que están sucediendo. Es sabido desde hace mucho tiempo que, durante la reproducción sexual, una célula reproductora masculina (un **espermatozoide**) y una célula reproductora femenina (un **óvulo**) se unen para formar un nuevo individuo. El proceso de fusión del espermatozoide y el óvulo se llama **fecundación.** Los primeros biólogos estudiaron los óvulos grandes y translúcidos de erizos de mar para observar la fecundación. Debido a la semitransparencia de los óvulos de los erizos de mar, los científicos fueron capaces de observar la fusión del núcleo del espermatozoide con el óvulo.

Cuando estos resultados se publicaron en 1876, se lanzó una pregunta importante a nivel próximo acerca del número de cromosomas encontrados en los padres, los espermatozoides, los óvulos y la descendencia. Los biólogos celulares habían establecido ya que el número de cromosomas era constante de una célula a otra en los organismos multicelulares. También fue aceptado que el número de cromosomas era el mismo en la célula madre y las células hijas tras la mitosis. Los biólogos confirmaron que todas las células en un nuevo individuo en crecimiento, o **embrión,** son el resultado de divisiones mitóticas, y que todas las del cuerpo son descendientes directas del núcleo que se formó en la fecundación. La pregunta es: ¿cómo se pueden combinar los cromosomas de un espermatozoide y de un óvulo y dar lugar a un descendiente que tiene el mismo número de cromosomas que su madre y su padre?

Una pista clave para responder a esta pregunta llegó en 1883, cuando un investigador se dio cuenta de que todas las células del cuerpo de las lombrices del género *Ascaris* tenían cuatro cromosomas, mientras que los núcleos de los espermatozoides y los óvulos tenían solo dos cromosomas cada uno. Cuatro años después, August Weismann propuso formalmente la hipótesis para explicar el enigma: durante la formación de los **gametos** (células reproductoras como los espermatozoides y los óvulos) debe existir una forma diferente de división celular que lleve a una reducción en el número de cromosomas. En concreto, Weismann pensó que si el espermatozoide y el óvulo contribuían con el mismo número de cromosomas al óvulo fecundado, debían tener cada uno la mitad del número normal de cromosomas. Así pues, cuando el espermatozoide y el óvulo se unieran, la célula resultante tendría el mismo número de cromosomas que tienen las células del padre y de la madre.

En las décadas sucesivas, los biólogos confirmaron esta hipótesis mediante la observación de la formación del gameto en una amplia variedad de especies de plantas y animales. Finalmente, esta forma de división celular vino a ser llamada meiosis (literalmente, «acto de reducción»). La **meiosis** es una división celular que lleva a una disminución de la mitad del número de cromosomas. En animales precede a la formación de óvulos y espermatozoides y proporciona una explicación cercana satisfactoria de cómo ocurre la reproducción sexual. Para un biólogo, la pregunta «¿por qué el sexo?» es equivalente a la pregunta «¿por qué la meiosis?». Se profundizará en el tema examinando cómo se produce la meiosis.

12.1 ¿Cómo ocurre la meiosis?

Cuando los biólogos celulares comenzaron a estudiar las divisiones celulares que llevaban a la formación de los gametos, hicieron una observación importante: cada organismo tiene un número característico de cromosomas. Observa el dibujo de la **Figura 12.1,** basado en un artículo publicado por Walter Sutton en 1902. Se muestran los cromosomas de un saltamontes durante las divisiones celulares que dan lugar a la formación de los espermatozoides. En total, hay 23 cromosomas en la célula. Sutton se dio cuenta, sin embargo, de que solo había 12 tipos diferentes de cromosomas según el tamaño y la forma. En esta especie había dos cromosomas de cada tipo.

Sutton designó los 11 cromosomas con las letras de la *a* hasta la *k* y el duodécimo con la letra *X*. Algunos años más tarde, Nettie Stevens estableció que el cromosoma X está asociado con el sexo del individuo y fue llamado **cromosoma sexual.** Los cromosomas no sexuales, como los *a*-*k* de las células de los saltamontes de Sutton, son conocidos como **autosomas.** Se entiende que los saltamontes solo tienen un tipo de cromosoma sexual. En esta especie, las hembras tienen dos cromosomas sexuales y son llamados XX; los machos tienen solamente un cromosoma sexual y son conocidos como X0, donde 0 se refiere al cromosoma «perdido». Dos tipos de cromosomas sexuales, conocidos como X e Y, existen en humanos y en otros mamíferos. Las mujeres poseen dos cromosomas X, mientras que los hombres tienen un cromosoma X y un cromosoma Y.

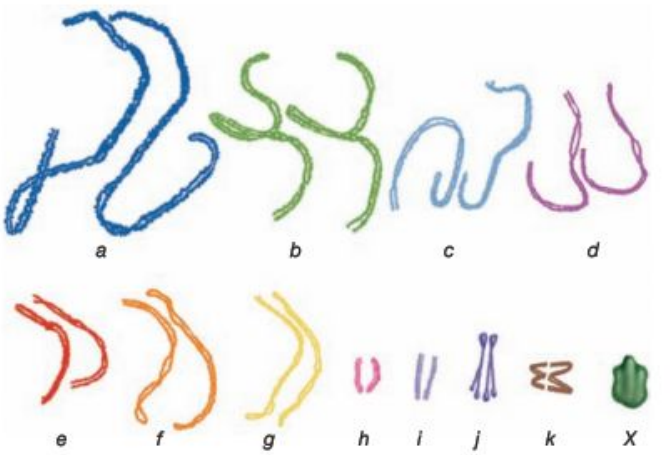


FIGURA 12.1 Células con diferentes tipos de cromosomas, y cromosomas en parejas. Las letras designan a cada uno de los 12 tipos diferentes de cromosomas encontrados en las células del saltamontes. Existen dos de cada tipo de cromosoma (excepto el X, puesto que este es un macho). Los dos miembros de una pareja de cromosomas se denominan homólogos.

Sutton introdujo también un término importante para las parejas de cromosomas sexuales y los autosomas. Se refirió a los dos cromosomas de cada tipo como **cromosomas homólogos** («iguales proporciones»). Por ejemplo, los dos cromosomas etiquetados como *c* tienen el mismo tamaño y la misma forma y son homólogos.

Trabajos posteriores mostraron que los cromosomas homólogos son similares no solo en tamaño y forma, sino también en contenido. Los cromosomas homólogos llevan los mismos genes. Un **gen** es un segmento de DNA que influye en uno o más rasgos hereditarios en un individuo. Un rasgo es una característica. Por ejemplo, cada copia de un cromosoma *c* encontrada en un saltamontes lleva genes que influyen en la formación del ojo, el tamaño del cuerpo, el canto o la habilidad de saltar. Sin embargo, las versiones de un gen encontrado en los cromosomas homólogos pueden variar. Los biólogos emplean el de **alelo** para denotar distintas versiones de un mismo gen. Por ejemplo, los alelos de cada tipo de cromosoma *c* en el saltamontes podrían contribuir a redondear los ojos o bien a estrecharlos, a aumentar el tamaño del cuerpo o a reducirlo, a realizar cantos más largos o más cortos. Los cromosomas homólogos llevan los mismos genes, pero cada homólogo puede contener distintos alelos.

En este punto de su estudio, Sutton tuvo éxito al determinar el **cariotipo** del saltamontes (entendiendo como tal el número y el tipo de cromosomas presentes) (véase el **Cuadro 12.1** de la página 252). Al desarrollarse los estudios de cariotipaje, los biólogos se percataron de que, como en los saltamontes, la gran mayoría de plantas y animales tiene más de un tipo de cromosoma. Estos investigadores establecieron términos para identificar el número de copias de los cromosomas que observaban. Organismos como los saltamontes, los humanos o los cedros se llaman **diploides** («forma doble»), porque tienen dos versiones de cada tipo de cromosoma. Los organismos diploides tienen dos alelos de cada gen, uno en cada cromosoma de la pareja de homólogos. Organismos como las bacterias, las arqueas y muchas algas se llaman **haploides** («forma simple»), pues sus células contienen solo un cromosoma de cada tipo. Los organismos haploides no contienen cromosomas homólogos. Solo tienen un alelo de cada gen.

Los científicos también inventaron una nomenclatura compacta para indicar el número de cromosomas y conjuntos de cromosomas en un organismo particular o tipo celular. Por convenio, la letra *n* representa el número de tipos diferentes de cromosomas en una célula determinada y se llama **número haploide.** Si los cromosomas sexuales están presentes, se cuentan como un solo tipo en el número haploide. Las células diploides tienen un número haploide que indica el número de diferentes tipos de cromosomas que están presentes. Para indicar el número completo de juegos de cromosomas observados, se coloca un número antes de la *n*. Por consiguiente, una célula puede ser *n*, o 2*n*, o 3*n*, etc. La combinación del número y la *n* se conoce como la **ploidía** de la célula. Las células o especies diploides son llamadas 2*n*, porque hay dos cromosomas de cada tipo (uno de cada parental). Las células o especies haploides son designadas simplemente como *n*, porque solo tienen un juego de cromosomas (no se observan homólogos). En células haploides, el número 1 delante de la *n* está implícito y no se escribe.

TABLA **12.1** **Número de cromosomas encontrado en algunos organismos conocidos**

Organismo	Número de tipos diferentes de cromosomas (número haploide *n*)	Número diploide de cromosomas (2*n*)
Humanos	23	46
Perro doméstico	36	72
Mosca de la fruta	4	8
Chimpancé	24	48
Hormiga bulldog	1	2
Guisante	7	14
Maíz	10	20

Trabajos posteriores revelaron que es común en especies de algunos linajes, en particular plantas terrestres como los helechos, contener más de dos tipos de cromosomas. En lugar de tener dos cromosomas homólogos por célula, como muchos organismos, las especies **poliploides** («múltiples formas») pueden tener tres o más cromosomas de cada tipo en cada célula. Dependiendo del número de homólogos presentes, estas especies se llaman triploides (3*n*), tetraploides (4*n*), hexaploides (6*n*), octaploides (8*n*), etc. Por qué algunas especies son haploides, diploides o tetraploides es en la actualidad objeto de debate e investigación.

En resumen, el número haploide *n* indica el número de tipos distintos de cromosomas presentes. Especies diferentes tienen diferentes números haploides (**Tabla 12.1**) Las células humanas tienen 23 tipos diferentes de cromosomas, es decir, $n = 23$. En las células de saltamontes que estudió Sutton, $n = 12$. Por el contrario, la ploidía celular (*n*, 2*n*, 3*n*, etc.) indica el número de cada tipo de cromosoma presente. Establecer la ploidía de una célula es lo mismo que establecer el número de juegos haploides de cromosomas presentes. Debido a que la mayoría de células humanas y de saltamontes contienen dos cromosomas de cada tipo, son diploides. En humanos, $2n = 46$; en los saltamontes de Sutton, $2n = 24$. La ploidía se refiere al número de cada tipo cromosómico presente; el número haploide identifica cuántos tipos diferentes de cromosomas existen.

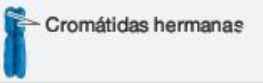
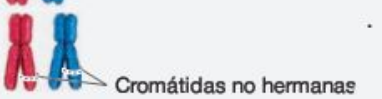
La **Tabla Resumen 12.2** resume el vocabulario que los biólogos emplean para describir el número y el tipo de cromosomas encontrados en la célula.

En cualquier caso, Sutton y otros biólogos celulares hicieron algo más que describir los cariotipos observados en sus organismos objeto de estudio. Por medio de un cuidadoso examen, fueron capaces de rastrear cómo cambia el número de cromosomas durante la meiosis. Estos estudios confirmaron la hipótesis de Weismann sobre que un tipo especial de división ocurre durante la formación de los gametos. Este resultado fue un avance muy importante en la comprensión del sexo a nivel próximo.

Una visión general de la meiosis

Recuerda que las células replican cada uno de sus cromosomas antes de sufrir meiosis. Al comienzo del proceso, los cro-

TABLA RESUMEN **12.2** **Lenguaje empleado para indicar la carga cromosómica de una célula**

Término	Definición	Ejemplo o comentario
Cromosoma	Estructura hecha de DNA y proteínas; lleva la información hereditaria de la célula.	Las células eucariotas tienen cromosomas lineales, filiformes; la mayoría de bacterias y arqueas posee solamente un cromosoma circular.
Cromosoma sexual	Cromosoma asociado con el sexo de un individuo.	Cromosomas X e Y de humanos: los hombres son XY, las mujeres XX. Los cromosomas Z y W de pájaros y mariposas: los machos son ZZ, las hembras ZW.
Autosoma	Un cromosoma no sexual.	Cromosomas 1-22 en humanos.
Cromosoma no replicado	Un cromosoma que consiste en una única copia (en eucariotas, una sola «hebra»).	
Cromosoma replicado	Un cromosoma que ha sido copiado; está formado por dos estructuras lineales, unidas por el centrómero.	
Cromátidas hermanas	Copias de un cromosoma en un cromosoma replicado.	
Cromosomas homólogos	En un organismo diploide, los cromosomas son similares en tamaño, forma y contenido génico.	Tienes un cromosoma 22 de tu madre (rojo) y un cromosoma 22 de tu padre (azul).
Cromátidas no hermanas	Las copias de un cromosoma en cromosomas homólogos.	
Tétrada	Cromosomas homólogos que se encuentran unidos.	
Número haploide	El número de diferentes tipos de cromosomas en una célula se simboliza con *n*.	Los humanos tienen 23 tipos diferentes de cromosomas ($n = 23$).
Número diploide	El número de cromosomas presentes en una célula diploide; se simboliza con 2*n*.	En humanos, todas las células excepto los gametos son diploides y contienen 46 cromosomas ($2n = 46$).
Ploidía	El número de cada tipo de cromosoma presente equivale al número de juegos de cromosomas haploides existentes.	
Haploide	Tener uno de cada tipo de cromosomas (*n*).	Las bacterias y las arqueas son haploides, así como muchas algas; los gametos de plantas y animales son haploides.
Diploide	Tener dos de cada tipo de cromosomas (2*n*).	La mayoría de plantas y animales comunes son diploides.
Poliploide	Tener más de dos cromosomas de cada tipo, las células pueden ser triploides (3*n*), tetraploides (4*n*), hexaploides (6*n*), etc.	Los plátanos sin semilla son triploides; muchos helechos son tetraploides; el pan de trigo es hexaploide.

mosomas se encuentran en el mismo estado en el que están previamente a la mitosis. Cuando la replicación cromosómica se completa, cada cromosoma está formado por dos **cromátidas hermanas** idénticas. Las cromátidas hermanas contienen la misma información genética y están físicamente unidas por una porción del cromosoma llamada **centrómero,** así como a lo largo de toda su longitud (**Figura 12.2a**).

Para entender la meiosis, es fundamental comprender la relación entre cromosomas y cromátidas hermanas. Un cromosoma sin replicar está formado por una molécula de DNA individual con sus proteínas asociadas, mientras que un cromosoma replicado consiste en dos cromátidas hermanas. La clave está en entender que los cromosomas sin replicar y replicados se consideran cada uno de ellos cromosomas *individuales*, incluso estando los cromosomas compuestos por dos cromátidas hermanas. Un cromosoma es aún un cromosoma si no está replicado (compuesto por una sola hebra) o si está replicado (formado por dos hebras). Este es un concepto clave.

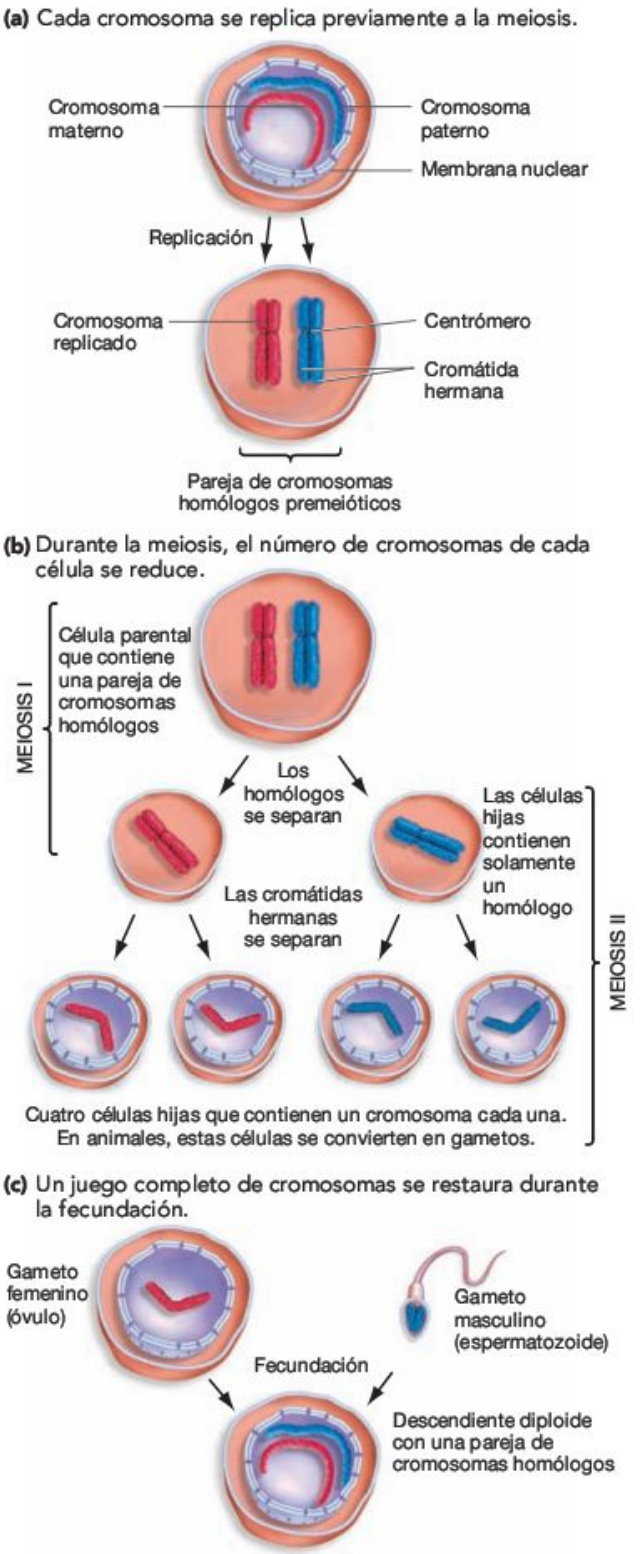


FIGURA 12.2 Sucesos principales en la meiosis. La meiosis reduce el número de cromosomas a la mitad. En los organismos diploides, los productos de la meiosis son haploides.

EJERCICIO En los apartados (b) y (c), escribe *n* o 2*n* al lado de cada célula para indicar su ploidía.

Si entiendes este concepto, debería ser capaz de dibujar el mismo cromosoma en estado replicado y no replicado, explicar por qué ambas estructuras representan un cromosoma único, y señalar las cromátidas hermanas en el cromosoma replicado.

La meiosis consiste en dos divisiones celulares, llamadas **meiosis I** y **meiosis II.** Como se muestra en la **Figura 12.2b**, las dos divisiones se dan consecutivamente pero difieren de forma marcada. Durante la meiosis I, los homólogos en cada pareja de cromosomas se separan entre sí. Un homólogo va a una célula hija; el otro homólogo se dirige hacia la otra célula hija. El homólogo que venía de la célula de la madre es de color rojo en la Figura 12.2; el homólogo que venía del padre es de color azul. Es una cuestión de azar que la célula hija reciba uno u otro homólogo. El resultado final es que las células hijas de la meiosis I poseen un cromosoma de cada tipo en lugar de dos y, por tanto, la mitad de los cromosomas que la célula parental. Durante la meiosis I, la célula parental diploide ($2n$) produce dos células hijas haploides (n). Cada cromosoma, sin embargo, sigue llevando dos cromátidas hermanas.

Durante la meiosis II, las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan. Una cromátida hermana va a una célula hija; y la otra cromátida hermana va a la otra célula hija. La célula que comienza la meiosis II tiene un cromosoma de cada tipo, pero cada cromosoma se ha replicado (es decir, todavía contiene dos cromátidas hermanas). Las células producidas por meiosis II tienen también un cromosoma de cada tipo, pero ahora los cromosomas no se han replicado.

Reiterando lo anterior, las cromátidas hermanas se separan durante la meiosis II, al igual que durante la mitosis. Realmente, la meiosis II es equivalente a una mitosis que ocurre en una célula haploide. Como en la mitosis, el movimiento de los cromosomas durante la meiosis I y II es causado por fibras del huso que se sujetan por el centrómero de cada cromosoma y separan las cromátidas hermanas.

Sutton y muchos otros biólogos celulares descubrieron esta secuencia de acontecimientos a través de una cuidadosa observación de las células al microscopio de campo claro. Basándose en estos estudios, llegaron a la comprensión de un concepto clave: el resultado de la meiosis es una reducción del número cromosómico. Por esta razón, la meiosis se conoce como una división reductora. En la mayoría de plantas y animales, la célula original es diploide y las cuatro células hijas son haploides. Estas cuatro células hijas haploides contienen un cromosoma homólogo de cada una y, finalmente, van a formar óvulos o espermatozoides mediante el proceso llamado **gametogénesis** («origen-gameto»), que se describe en el Capítulo 22, el Capítulo 40 y el Capítulo 48. Cuando dos gametos se fusionan durante la fecundación, se restaura un juego completo de cromosomas (**Figura 12.2c**). La célula resultante de la fecundación es diploide y se llama **cigoto.** En este sentido, cada individuo diploide recibe ambos, un juego de cromosomas haploides del padre y un juego de cromosomas haploides de la madre. Los cromosomas homólogos se consideran, por tanto, como maternos o paternos según su origen. Los **cromosomas maternos** provienen de la madre y los **cromosomas paternos** provienen del padre.

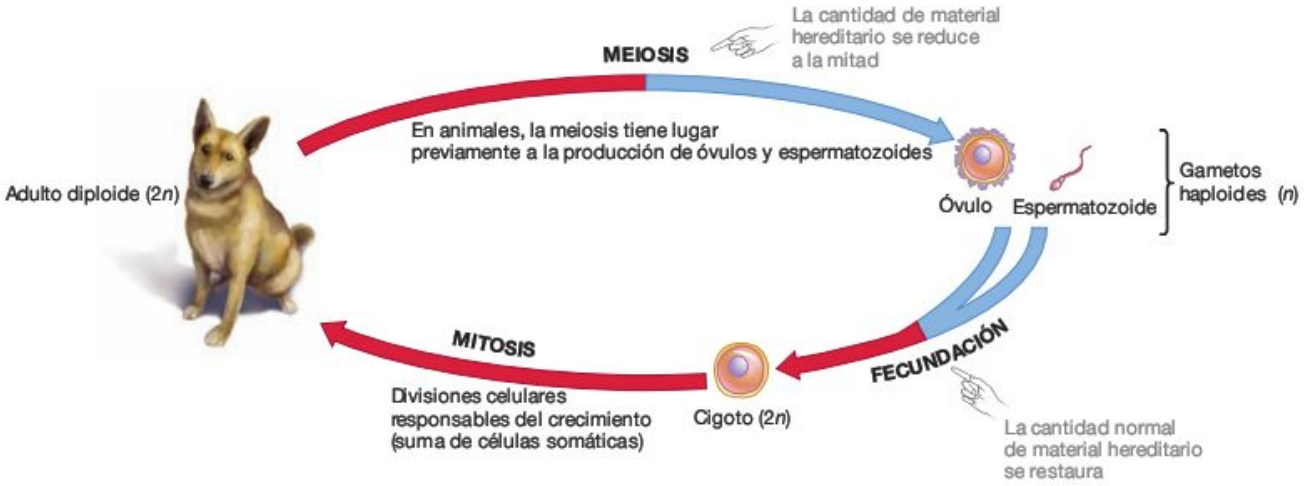


FIGURA 12.3 Cambios de ploidía durante el ciclo de vida de un perro. Este tipo de ciclo de vida se llama diploide dominante, porque el organismo es diploide durante la mayoría de su ciclo de vida.

EJERCICIO En muchas algas, la única fase diploide es el cigoto. El cigoto sufre meiosis para formar células haploides, que posteriormente se desarrollan en adultos haploides. Los adultos producen espermatozoides y óvulos haploides. Realiza un esquema de este ciclo de vida «haploide dominante».

La **Figura 12.3** representa estos eventos en el contexto del **ciclo de vida** de un animal (la secuencia de acontecimientos que ocurren durante la vida de un individuo), desde la fecundación hasta la generación de descendencia. Si examinas la figura, notarás los cambios de ploidía como resultado de la meiosis y la fecundación. En el caso del perro ilustrado aquí, la meiosis en un adulto diploide da lugar a la formación de gametos haploides, que se combinan para formar un cigoto diploide. Es importante, además, darse cuenta de que la meiosis y la gametogénesis ocurren en órganos especializados (los testículos y los ovarios de un perro, por ejemplo) y la meiosis representa una fracción mínima de todos los eventos de división celular que se dan durante el ciclo de vida.

Una vez que Sutton y los demás habían publicado su trabajo de la naturaleza de la meiosis y los cambios en la ploidía, el misterio de la fecundación fue por fin resuelto. Sin embargo, para apreciar las consecuencias de la meiosis en su totalidad, se analizarán sus fases con más detalle.

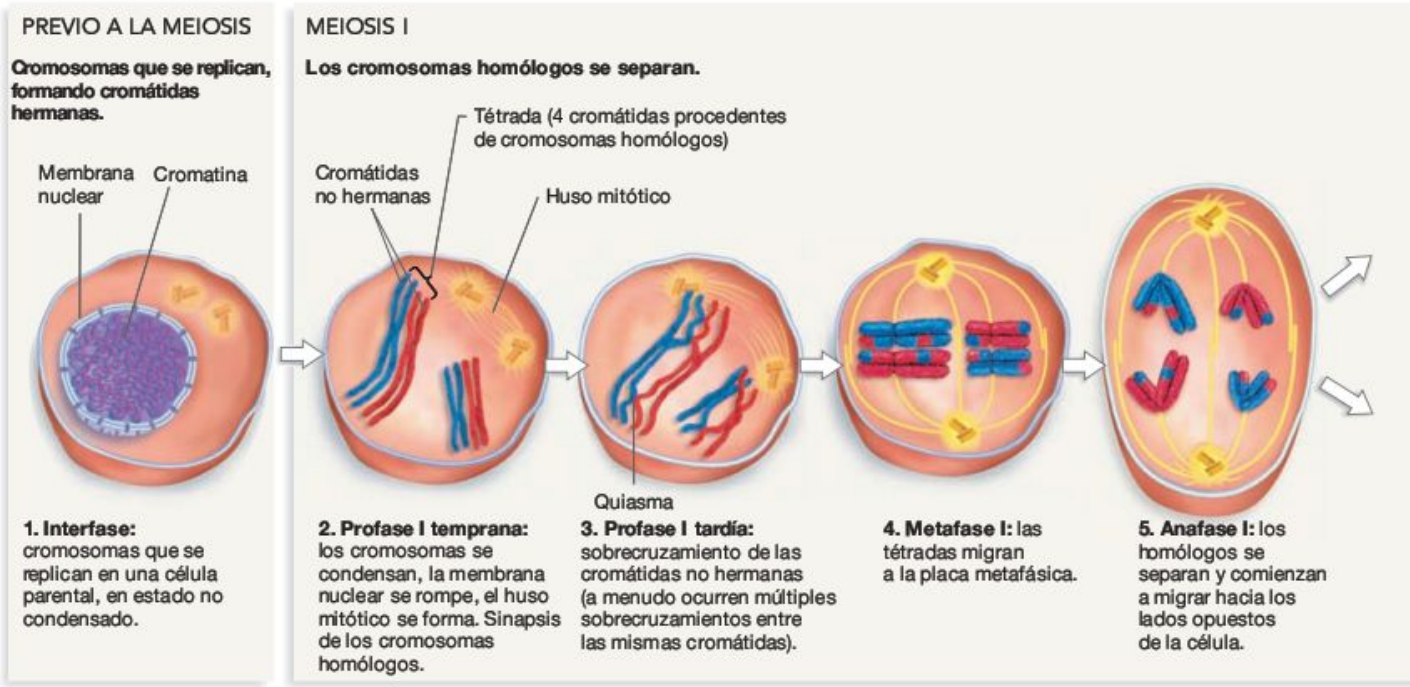


FIGURA 12.4 Fases de la meiosis.

EJERCICIO En el paso 3, rodea con un círculo todos los demás quiasmas.

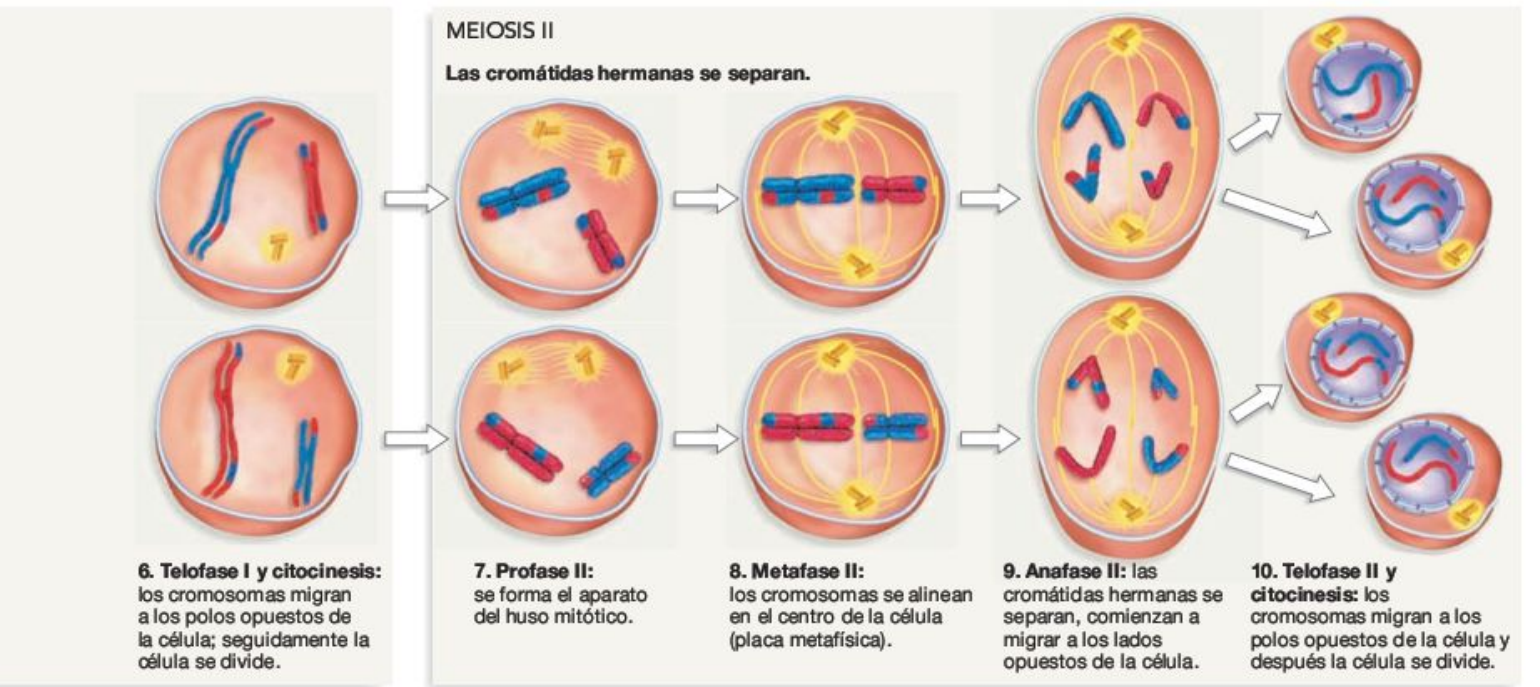
Las fases de la meiosis I

La meiosis comienza después de que los cromosomas se han replicado durante la fase S. Previamente al comienzo de la meiosis, los cromosomas son estructuras extremadamente largas, al igual que durante la interfase en el ciclo de vida normal de una célula. Las fases principales que se producen una vez comenzada la meiosis se muestran en la **Figura 12.4,** en la que se utiliza una especie diploide con un número haploide de 2 como ejemplo ($n = 2$; $2n = 4$). Como se muestra en la Figura 12.3, los cromosomas maternos son rojos y los paternos son azules.

Durante la profase I temprana los cromosomas se condensan, se forma el huso mitótico, y la membrana nuclear comienza a desaparecer. El siguiente evento ilustrado, todavía durante la profase temprana de la meiosis I, es crucial: las parejas de cromosomas homólogos se juntan. Este proceso de emparejamiento se llama **sinapsis** y se encuentra ilustrado en el paso 2 de la Figura 12.4. La sinapsis es posible gracias a que las regiones de los cromosomas homólogos que son similares a nivel molecular y se atraen la uno a la otra, mediante mecanismos que son en la actualidad objeto de investigación. La estructura que resulta de una sinapsis se llama **tétrada** (*tetra* significa «cuatro» en griego). Una tétrada consiste en dos cromosomas homólogos, con cada homólogo formado por dos cromátidas hermanas. Las cromátidas de los homólogos se conocen como **cromátidas no hermanas**. En la figura, las cromátidas de color rojo son cromátidas no hermanas respecto a las cromátidas de color azul.

Durante la profase I tardía, las cromátidas no hermanas se comienzan a separar en muchos puntos a lo largo de toda su longitud. Sin embargo, permanecen unidas en ciertos puntos, y parece como si se subrecruzaran la una sobre la otra. Cada cromosoma forma una estructura en forma de X llamada **quiasma**. (En el alfabeto griego, la letra *X* es «chi»). Normalmente, se forma al menos un quiasma en cada pareja de cromosomas homólogos; por lo general, existen varios quiasmas. Como muestra el paso 3 de la Figura 12.4, las cromátidas implicadas en la formación del quiasma son homólogas pero no hermanas. De acuerdo con esta observación, Thomas Hunt Morgan propuso que tenía lugar en los quiasmas un intercambio físico entre los cromosomas materno y paterno. Según esta hipótesis, las cromátidas materna y paterna se rompen y se vuelven a unir en cada quiasma, dando lugar a cromátidas que tienen ambos segmentos materno y paterno. Morgan denominó a este proceso de intercambio cromosómico **sobrecruzamiento.** En el paso 4 de la Figura 12.4 se ilustra el resultado del sobrecruzamiento mediante cromosomas con una combinación de segmentos en rojo y azul. Cuando tiene lugar el sobrecruzamiento, los cromosomas resultantes tienen una mezcla de alelos maternos y paternos.

La siguiente etapa importante en la meiosis I ocurre durante la metafase I, cuando una pareja de cromosomas homólogos (tétradas) migran hacia una región llamada **placa metafásica,** mediante las fibras del huso (paso 4). Dos puntos son claves aquí: cada tétrada migra a la placa metafásica de forma independiente a las otras tétradas, y el alineamiento de los homólogos de cada cromosoma materno y paterno es al azar. Durante la anafase I, los cromosomas homólogos de cada tétrada se separan y comienzan a migrar a los lados opuestos de la célula (paso 5). La meiosis I concluye con la telofase I, cuando los homólogos acaban de migrar a los polos opuestos de la célula (paso 6). Cuando la meiosis I se ha completado, tiene lugar la **citocinesis** (división del citoplasma) y se forman dos células hijas haploides.



El resultado final de la meiosis I es que un cromosoma homólogo de cada pareja es distribuido a una célula hija diferente. Ha tenido lugar una división reductora: las células hijas de la meiosis I son haploides. Sin embargo, las cromátidas hermanas continúan unidas en cada cromosoma, es decir, que las células hijas haploides producidas en la meiosis I contienen todavía los cromosomas replicados. Los cromosomas de cada célula son un surtido al azar de cromosomas maternos y paternos resultado del sobrecruzamiento y de la distribución al azar de los homólogos maternos y paternos durante la metafase.

Aunque la meiosis I es un proceso continuo, los biólogos resumen los sucesos identificando diferentes fases:

- Profase I temprana: los cromosomas replicados se condensan, el huso mitótico se forma y la membrana nuclear desaparece. Sinapsis de homólogos forman parejas de cromosomas (tétradas) homólogos. Las fibras del huso se unen a los cinetocoros en los centrómeros de los cromosomas.
- Profase I tardía: los sobrecruzamientos dan lugar a una mezcla de segmentos cromosómicos de los cromosomas maternos y paternos.
- Metafase I: las parejas de cromosomas homólogos (tétradas) migran a la placa metafásica y se alinean.
- Anafase I: los homólogos se separan y comienzan a moverse hacia los polos opuestos de la célula.
- Telofase I: los homólogos acaban su migración hacia los lados opuestos de la célula. En algunas especies, la membrana nuclear se forma de nuevo alrededor de cada juego de cromosomas.

Cuando se completa la meiosis I, la célula se divide.

Las fases de la meiosis II

Recuerda que la replicación cromosómica tenía lugar de forma previa a la meiosis I. Durante toda la meiosis I, las cromátidas hermanas continúan juntas. Debido a que no ocurre ninguna otra replicación cromosómica entre la meiosis I y la meiosis II, al comienzo de la meiosis II cada cromosoma está formado por dos cromátidas hermanas. Y puesto que solamente un miembro de cada pareja de cromosomas homólogos está presente, la célula es haploide.

A continuación, durante la profase II, se forma un huso mitótico en ambas células hijas. Las fibras del huso se amarran a cada lado de los cromosomas (una fibra del huso a cada cromátida hermana) y comienza el movimiento de los cromosomas hacia el centro de cada célula (paso 7 de la Figura 12.4). En la metafase II, los cromosomas están alineados en la placa metafásica (paso 8).

Las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan durante la anafase II (paso 9) y se mueven hacia células hijas diferentes durante la telofase II (paso 10). Una vez se encuentran separadas, cada cromátida se considera un cromosoma independiente. La meiosis II da lugar a cuatro células haploides, cada una de las cuales con un cromosoma de cada tipo.

Como en la meiosis I, los biólogos designaron por rutina las diferentes fases de la meiosis II:

- Profase II: se forma el huso mitótico. Si se formó una membrana nuclear al final de la meiosis I, esta se rompe.
- Metafase II: los cromosomas replicados, formados por dos cromátidas hermanas, se alinean en la placa metafásica.
- Anafase II: las cromátidas hermanas se separan. Los cromosomas no replicados que resultan comienzan su migración a los polos opuestos de la célula.
- Telofase II: los cromosomas finalizan su movimiento hacia los lados opuestos de la célula. Se forma una membrana nuclear alrededor de cada juego de cromosomas haploides.

Cuando se completa la meiosis II, cada célula se divide para formar dos células hijas. Debido a que la meiosis II tiene lugar en ambas células hijas de la meiosis I, el proceso da como resultado un total de cuatro células hijas de cada célula parental original. En pocas palabras, una célula diploide con cromosomas replicados da lugar a cuatro células haploides con cromosomas no replicados. Debería tener sentido, tras examinar en detalle la parte derecha de la Figura 12.4, que el movimiento de los cromosomas durante la meiosis II es virtualmente idéntico al que ocurre en una división mitótica en una célula haploide.

En animales machos las células producidas por meiosis van a formar espermatozoides a través de una serie de sucesos que se detallan en capítulos posteriores. Sin embargo, en las hembras de al menos algunas especies animales, la meiosis comienza en las células llamadas oocitos, posteriormente se detiene y vuelve a reanudarse en diversos momentos de la maduración de los oocitos a óvulos. En mamíferos, por ejemplo, la meiosis no se completa hasta que la fecundación tiene lugar. Y en plantas, los productos de la meiosis no forman gametos (en su lugar, las células haploides resultantes forman células reproductivas llamadas esporas) (véase el Capítulo 40). Sin embargo, para los objetivos de este capítulo, puedes pensar en la meiosis como un proceso involucrado en la formación de gametos.

La **Figura 12.5** y la **Tabla resumen 12.3** ofrecen una comparación detallada entre la mitosis y la meiosis. La diferencia clave entre ambos procesos es que los cromosomas homólogos se aparean pronto en la meiosis, pero no en la mitosis. Debido a que los homólogos se aparean en la profase de la meiosis I, pueden migrar a la placa metafásica juntos y después separarse durante la anafase de la meiosis I, dando lugar a una división reductora. Si comprendes esta diferencia clave entre la meiosis y la mitosis, deberías ser capaz de describir las consecuencias de la meiosis si los homólogos no se emparejan. A continuación se profundizará en los detalles de este hecho crítico.

Un acercamiento a los hechos clave en la profase de la meiosis I

La **Figura 12.7** ofrece más detalles de cómo ocurren diversos sucesos de gran relevancia en la meiosis I. El paso 1 de la Figura 12.7 muestra que después de completarse la replicación

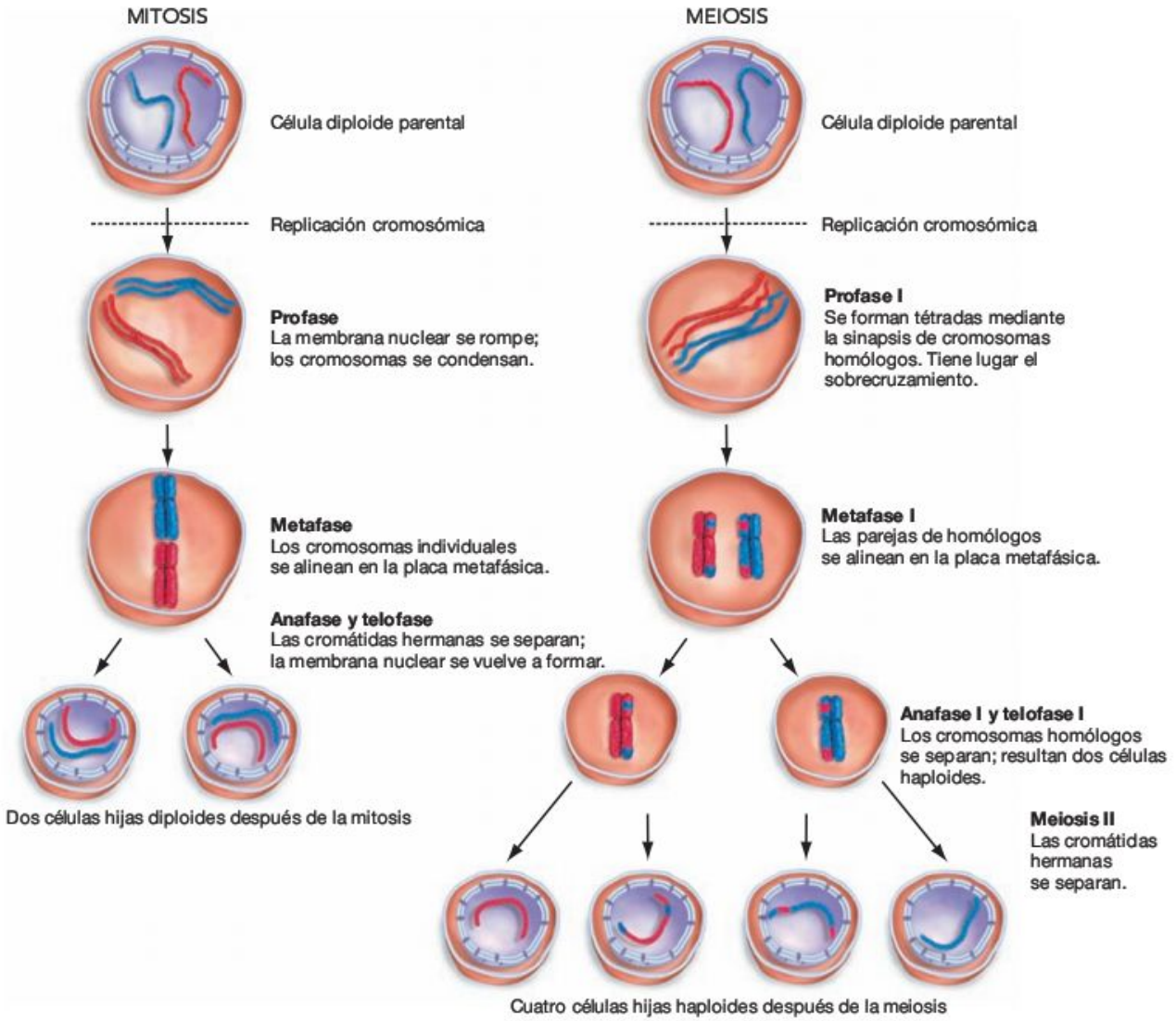


FIGURA 12.5 Comparación entre la mitosis y la meiosis. La mitosis produce dos células hijas con cargas cromosómicas idénticas. La meiosis produce cuatro células haploides con cargas cromosómicas diferentes entre sí y distintas a la célula diploide parental.

TABLA RESUMEN **12.3** **Diferencias clave entre la mitosis y la meiosis**

Característica	Mitosis	Meiosis
Número de divisiones celulares.	Uno	Dos
Número de cromosomas en las células hijas, comparado con la célula parental.	Igual	La mitad
Sinapsis de los homólogos.	No	Sí
Número de sobrecruzamientos.	Ninguno	Uno o más por pareja de cromosomas homólogos.
Similitud de los cromosomas en las células hijas.	Idéntica	Diferente, solo un cromosoma de cada tipo presente, segmentos maternos y paternos mezclados en los cromosomas.
Función en el ciclo de vida.	Reproducción asexual en eucariotas; división celular para el crecimiento de organismos multicelulares.	Precede a la producción de gametos en animales de reproducción sexual.

CUADRO 12.1 Técnicas de cariotipado

A pesar de que los cromosomas mantienen su individualidad e integridad física a través del ciclo celular, solo se hacen fácilmente visibles durante la mitosis o la meiosis, cuando se condensan. Para describir el cariotipo de un individuo, los biólogos deben estudiar, pues, las células que están sufriendo división celular.

El primer paso para generar un cariotipo es obtener una muestra de células del individuo que se está estudiando. Los investigadores de cáncer podrían recoger células de un tumor; los médicos interesados en la posibilidad de defectos en el nacimiento podrían obtener unas pocas células del embrión en desarrollo dentro de la madre. El siguiente paso es hacer crecer las células en cultivo, empleando las técnicas introducidas en el Capítulo 11. Cuando las células en cultivo se están dividiendo rápidamente, se tratan con un compuesto llamado colchicina. La colchicina interrumpe la mitosis en metafase bloqueando la formación del huso mitótico. En esta fase los cromosomas son relativamente fáciles de estudiar, pues se encuentran condensados formando cromátidas hermanas.

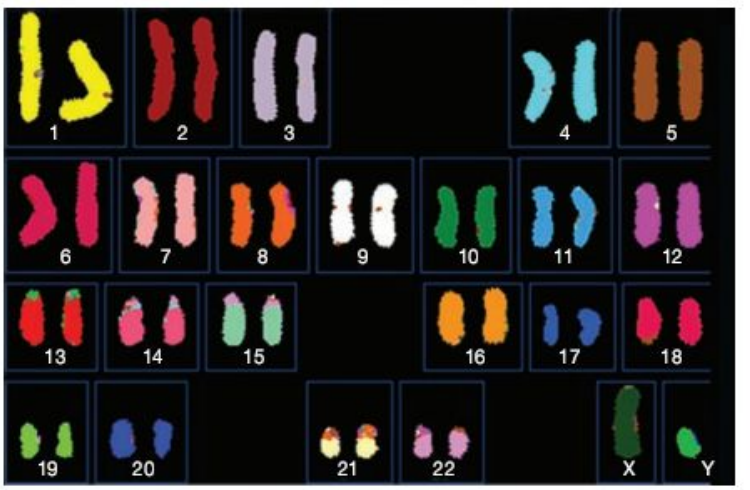
Posteriormente, los cromosomas de las células tratadas con colchicina son teñidos y examinados al miscroscopio óptico.

Los investigadores pueden distinguir cromosomas condensados por el tamaño; la posición del centrómero, que mantiene las cromátidas hermanas unidas; y por patrones de rayas o bandas que aparecen en respuesta a algunos colorantes. Se hacen aparentes diferencias muy sutiles entre cromosomas cuando se emplea una técnica de mayor resolución para cariotipar, llamada **cariotipado espectral** o **pintado cromosómico.** El «pintado» se hace con tintes fluorescentes que están unidos a moléculas cortas de DNA. Los segmentos tintados de DNA se unen a regiones particulares de cromosomas determinados. Utilizando una combinación de colorantes, los técnicos pueden dar a cada pareja de cromosomas homólogos un juego de colores diferente (**Figura 12.6a**). La imagen de alta resolución producida por esta técnica permite a los clínicos diagnosticar una selección de anormalidades cromosómicas. Considera algunos ejemplos:

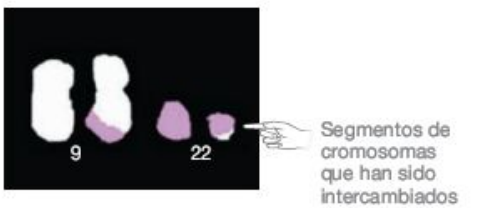
- La **Figura 12.6b** muestra cambios cromosómicos asociados a un cáncer llamado leucemia mielógena crónica. El defecto es una **translocación** (intercambio de segmentos cromosómicos). En este caso, una parte del cromosoma 9 y una parte del cromosoma 22 han cambiado sus localizaciones. La translocación produce un cambio genético que genera un crecimiento celular incontrolado.
- La **Figura 12.6c** muestra los cromosomas sexuales de un individuo con **síndrome de Klinefelter,** que se desarrolla en personas que tienen dos cromosomas X y un cromosoma Y en lugar de un solo X y un solo Y. Las personas con este síndrome tienen órganos sexuales masculinos pero son estériles. También pueden desarrollar algunos rasgos femeninos, como agrandamiento de los pechos.

El cariotipado es una herramienta diagnóstica importante. Conforme mejoran las técnicas para generar cariotipos, también mejora nuestra habilidad para detectar e interpretar defectos cromosómicos.

(a) Cariotipo humano normal.



(b) Las translocaciones son anormalidades.



(c) Cromosomas sexuales en el síndrome de Klinefelter.

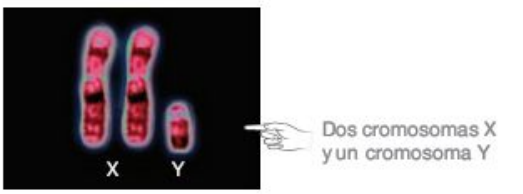


FIGURA 12.6 Cromosomas humanos. (a) Al contrario de la disposición ordenada vista aquí, los cromosomas condensados que sufren mitosis se encuentran dispuestos al azar al ser observados primero con el microscopio. Para determinar un cariotipo, un técnico utiliza un ordenador para separar la imagen de cada cromosoma condensado, coloca las parejas de homólogos al lado la una de la otra, y organiza los homólogos por número. Date cuenta de que incluso aunque los cromosomas estén replicados, el marcaje fluorescente es tan fuerte que las cromátidas individuales no se pueden diferenciar. **(b)** En este individuo, un segmento del cromosoma 9 (blanco) y un segmento del cromosoma 22 (morado) ha sido intercambiado por translocación. **(c)** Los individuos con síndrome de Klinefelter tienen dos cromosomas X y un cromosoma Y.

PREGUNTA ¿El cariotipo del apartado (a) es de un hombre o de una mujer?

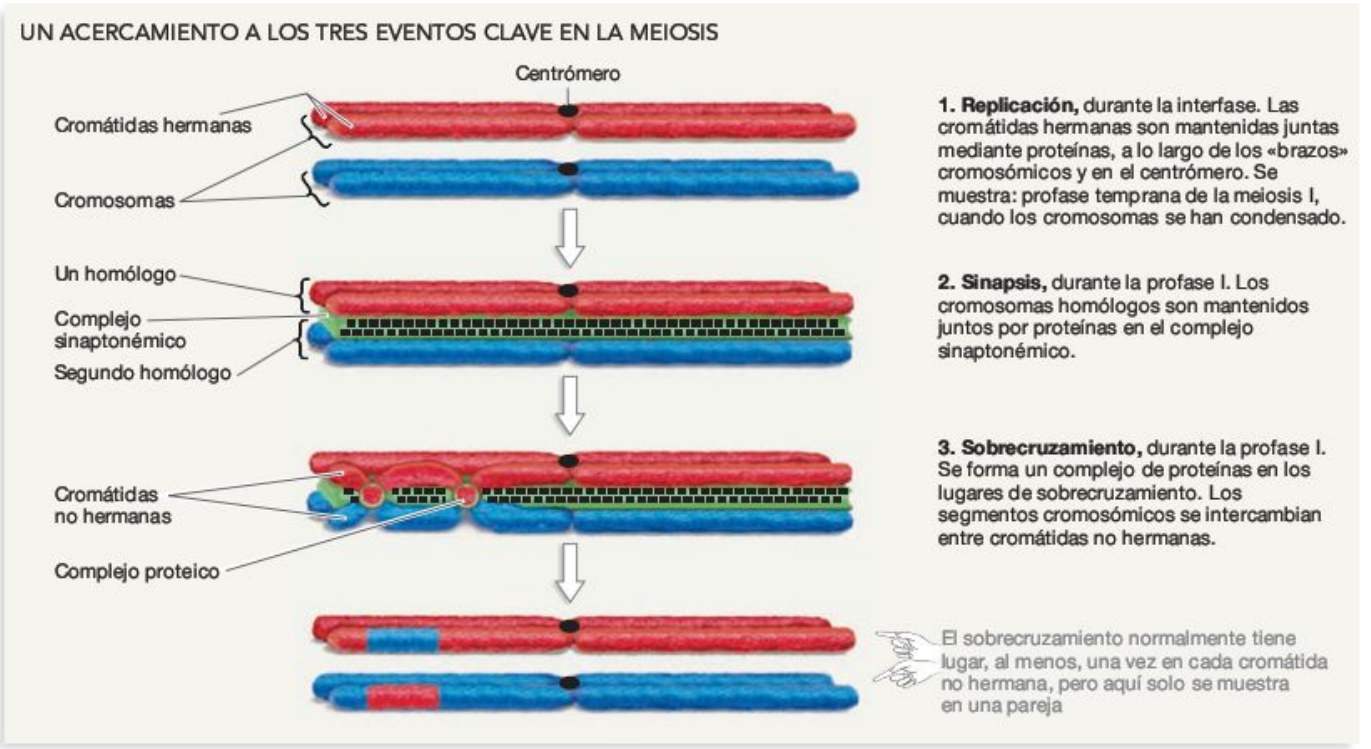


FIGURA 12.7 Un acercamiento a la replicación, la sinapsis y el sobrecruzamiento cromosómico.

cromosómica, las cromátidas hermanas permanecen estrechamente unidas a lo largo de toda su longitud. Cuando los homólogos se unen, dos parejas de cromátidas no hermanas son llevadas de forma muy próxima y mantenidas allí por una red de proteínas llamada **complejo sinaptonémico** (paso 2). El sobrecruzamiento puede tener lugar en muchos puntos a lo largo de esta estructura apareada. En la mayoría de especies el sobrecruzamiento ocurre típicamente al menos una vez en cada pareja de homólogos; en algunas especies tiene lugar dos o tres veces. Durante el proceso, un complejo de proteínas corta los cromosomas y luego vuelve a unir los segmentos de los homólogos. La clave para entender el sobrecruzamiento es reconocer que en cada punto donde ocurre, como en los círculos marcados como «complejo proteico» en el paso 3 de la Figura 12.7, las cromátidas no hermanas de cada homólogo se rompen físicamente en el mismo punto y *se unen entre sí.* Como resultado, se intercambian segmentos de los cromosomas materno y paterno, como se muestra en la parte inferior de la Figura 12.7. Si entiendes lo que está pasando durante el sobrecruzamiento, deberías ser capaz de hacer dos cadenas con clips, que simulen las cromátidas no hermanas, y a continuación representar un sobrecruzamiento entre ellas.

Esta explicación más detallada de la replicación, la sinapsis y el sobrecruzamiento debería ayudarte a interpretar los epígrafes de la **Figura 12.8,** que muestran células de saltamontes sufriendo meiosis. Una vez poseas un conocimiento sólido de cómo ocurre la meiosis, estarás preparado para considerar explicaciones últimas de por qué existe la meiosis y la reproducción sexual. La meiosis es un proceso intrincado y estrechamente regulado en el que están involucradas docenas, si no cientos, de proteínas diferentes. Dada esta complejidad, es lógico suponer que este tipo de división nuclear es extremadamente importante. ¿Por qué?

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com
Meiosis

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La meiosis se llama división reductora porque el número total de cromosomas presente es cortado a la mitad.
- Durante la meiosis, una sola célula parental diploide con cromosomas replicados da lugar a cuatro células haploides hijas.

Deberías ser capaz de...

1) Demostrar las fases de la meiosis ilustradas en la Figura 12.4 empleando bastoncillos o espaguetis cocidos.
2) Identificar el suceso que hace de la meiosis una división reductora, al contrario de la mitosis, y explicar por qué es responsable de esta división reductora.

(a) Profase de la meiosis I. (b) Anafase de la meiosis I. (c) Metafase de la meiosis II. (d) Anafase de la meiosis II.

FIGURA 12.8 Cromosomas meióticos en el saltamontes.

EJERCICIO (a) Marca los distintos quiasmas, las cromátidas hermanas, las tétradas y las cromátidas no hermanas; (b) añade el huso mitótico; (c) señala las cromátidas hermanas y la placa metafásica y añade el huso mitótico; (d) señala el número haploide y la ploidía de cada núcleo.

12.2 Las consecuencias de la meiosis

Los biólogos moleculares que descubrieron los detalles de la meiosis a finales del siglo XIX y principios del XX se dieron cuenta de que el proceso resolvía el enigma de la fecundación. La hipótesis de Weissman (que una división reductora precede la formación de los gametos en animales) se confirmó. Fue un avance muy importante para dar una explicación cercana a la reproducción sexual. Pero los investigadores comprendieron también que la meiosis tenía otro resultado importante: gracias al reparto independiente de cromosomas maternos y paternos y al sobrecruzamiento durante la meiosis I, los cromosomas en los gametos son diferentes de los cromosomas en las células parentales. Posteriormente, la fecundación junta un juego haploide de cromosomas de la madre y uno del padre para formar una descendencia diploide. La carga cromosómica de esta descendencia es diferente a la de cada parental. Es una combinación al azar de material genético de cada parental.

Este cambio en la carga cromosómica es fundamental. La observación crítica es que los cambios en la configuración cromosómica tienen lugar solamente durante la reproducción sexual, *no* durante la reproducción asexual. La **reproducción asexual** se refiere a cualquier mecanismo de producir descendientes que no involucre la fusión de los gametos. La reproducción asexual en eucariotas se basa normalmente en la mitosis, y los cromosomas de las células hijas de la mitosis son idénticos a los cromosomas en la célula parental (véase el Capítulo 11). Por el contrario, la **reproducción sexual** se refiere a la producción de descendientes que tienen una carga cromosómica diferente entre ellos y a la de los padres. ¿Por qué es importante esta diferencia?

Cromosomas y herencia

Los cambios en los cromosomas producidos por la meiosis y la fecundación son significativos, puesto que los cromosomas contienen el material hereditario de la célula. Por otro lado, los cromosomas contienen las instrucciones que especifican qué rasgo en particular podría estar en un individuo. Estos rasgos heredados abarcan desde el color de los ojos y la altura en humanos, al número o la forma de los pelos de las patas en la mosca de la fruta, o la forma de las semillas presentes en los guisantes.

En los primeros años del siglo XX los biólogos comenzaron a utilizar el término gen para referirse a las instrucciones heredadas de un rasgo en particular. El Capítulo 13 explora los experimentos que confirmaron que cada cromosoma está compuesto por series de genes que codifican información para diferentes rasgos. En humanos, por ejemplo, un solo cromosoma puede contener genes que influyen en la altura, el color del pelo, el espacio entre los dientes y la tendencia a desarrollar cáncer de colon; otro cromosoma podría contener genes que afectan al color de los ojos, la susceptibilidad a padecer alergias, y la predisposición a la esquizofrenia. En la mayoría de los casos hay cientos o miles de genes en cada cromosoma. Recuerda de la Sección 12.1 que el término *alelo* se refiere a una versión particular y que los cromosomas homólogos pueden llevar diferentes alelos. Podrían tener un cromosoma que llevara alelos que tendieran a producir una altura media, pelo negro y una predisposición baja al cáncer de colon; al igual que un cromosoma homólogo que llevase alelos que contribuirían a tener una altura baja, pelo rubio y predisposición al cáncer de colon. Otros individuos que conoces podrían tener alelos asociados con una altura extrema, pelo rojo y una predisposición moderada al cáncer de colon.

Los cromosomas están formados por genes, y durante la mitosis se distribuyen copias idénticas de los cromosomas a las células hijas. Por tanto, las células generadas por mitosis son genéticamente idénticas a la célula parental, y la descendencia producida durante la reproducción asexual es genéticamente idéntica entre sí y la célula parental. La descendencia de la reproducción asexual está formada por **clones,** o copias exactas, a sus parentales. Sin embargo, la descendencia producida por la reproducción sexual es genéticamente diferente entre sí y distinta tanto de su madre como de su padre. Se analizan tres aspectos de la meiosis que crean variación entre los cromosomas (y, por tanto, en los caracteres genéticos) de la des-

cendencia producida sexualmente: (1) separación y distribución de los cromosomas homólogos, (2) sobrecruzamiento y (3) fecundación.

¿Cómo produce variación genética la separación y la distribución de los cromosomas homólogos?

Cada célula de tu cuerpo contiene 23 parejas de cromosomas homólogos y 46 cromosomas en total. La mitad de estos cromosomas proviene de tu madre, y la otra mitad de tu padre. Cada cromosoma está compuesto por genes que influyen en rasgos particulares. Por ejemplo, un gen que afecta al color de ojos podría estar localizado en un cromosoma, mientras que uno de los genes que afecta al color de pelo podría estar localizado en un cromosoma diferente (**Figura 12.9a**).

Supón que los cromosomas que has heredado de tu madre contienen alelos que tienden a producir ojos marrones y pelo negro, pero los cromosomas que has heredado de tu padre incluyen alelos que tienden a producir ojos verdes y pelo rojizo. (Esto es una simplificación con el fin de explicarlo. En realidad, diversos genes con varios alelos interaccionan de forma compleja para dar lugar al color de los ojos y al color de pelo). ¿Contendrá algún gameto en particular de los que produces las instrucciones genéticas heredadas de tu madre o las instrucciones heredadas de tu padre?

Para contestar a esta cuestión, estudia el diagrama de la meiosis de la **Figura 12.9b.** En ella se muestra que cuando una pareja de cromosomas homólogos se alinea durante la meiosis I y los homólogos se separan, puede resultar una variedad de combinaciones de cromosomas maternos y paternos. Cada célula hija adquiere una combinación al azar de cromosomas maternos y paternos. Como se explicará en detalle en el Capítulo 13, este fenómeno es conocido como el principio de recombinación independiente. En el ejemplo dado aquí, la meiosis da lugar a gametos con alelos para los ojos marrones y el pelo negro, como tu madre, y ojos verdes y pelo rojizo, como tu padre. Pero también ocurren dos combinaciones adicionales: ojos marrones y pelo rojizo, u ojos verdes y pelo negro. Son posibles cuatro combinaciones diferentes de cromosomas paternos y maternos cuando dos cromosomas son distribuidos a las células hijas durante la meiosis I. Si entiendes cómo produce variedad genética la recombinación independiente en las células hijas de la meiosis, deberías ser capaz de explicar cómo afectaría la variación genética si los cromosomas maternos se alinearan siempre juntos en un lado de la placa metafásica durante la meiosis I y los cromosomas paternos se alinearan siempre al otro lado.

¿Cuántas combinaciones diferentes de homólogos maternos y paternos son posibles cuando están involucrados más cromosomas? En un organismo con tres cromosomas por cada juego haploide ($n = 3$), pueden ser generados ocho tipos de gametos por agrupamientos al azar de los cromosomas maternos y paternos. En general, un organismo diploide puede producir 2^n combinaciones de cromosomas maternos y paternos, donde n es el número haploide de cromosomas. Esto significa que un humano ($n = 23$) puede producir 2^{23}, o cerca de 8,4 millones de gametos que se diferencian en su combinación de juegos de cromosomas maternos y paternos. Claramente, la recombinación al azar de todos los cromosomas genera una cantidad impresionante de variación genética entre los gametos.

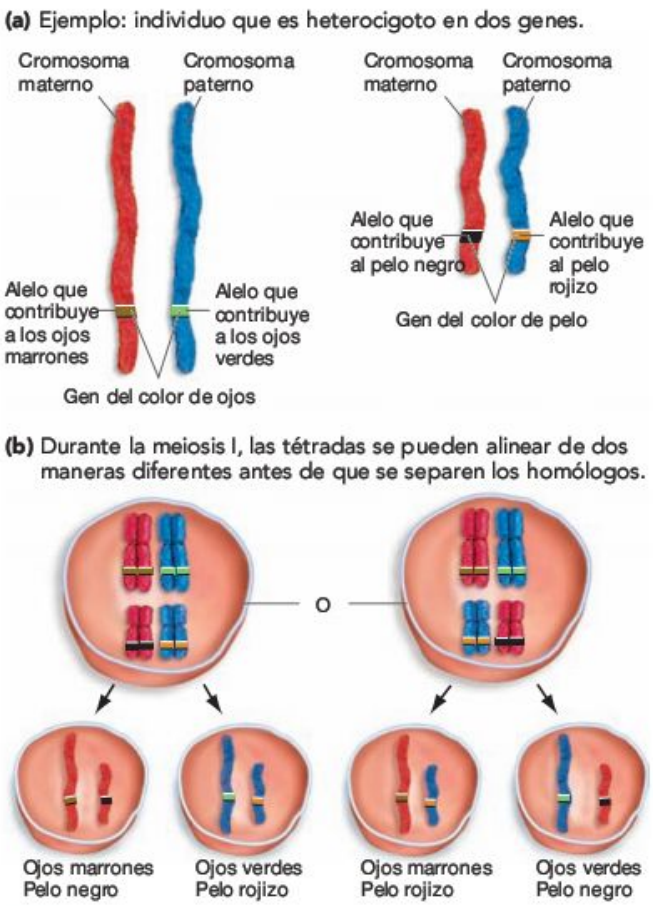


FIGURA 12.9 La separación de cromosomas homólogos da lugar a combinaciones variables de genes. (a) Un ejemplo hipotético: genes que influyen en el color de los ojos y el pelo en humanos están en cromosomas diferentes. (b) Las células de la parte de abajo son productos de la meiosis. Observa que cada célula tiene una combinación diferente de genes, debido a la separación de cromosomas homólogos durante la meiosis I.

El rol del sobrecruzamiento

Recuerda de la Sección 12.1 que los segmentos de cromátidas paternas y maternas se intercambian en cada quiasma que se forma durante la meiosis I. Por tanto, el sobrecruzamiento produce nuevas combinaciones de alelos en el mismo cromosoma (combinaciones que no existen en ninguno de los parentales). Este fenómeno se conoce como recombinación. La **recombinación genética** es cualquier cambio en la combinación de alelos de un cromosoma dado. En especies que se reproducen sexualmente, la recombinación ocurre por sobrecruzamientos durante la meiosis. Pero la recombinación genética se da también en organismos haploides como las bacterias, que no pueden sufrir meiosis (véase el **Cuadro 12.2**).

El sobrecruzamiento y la recombinación son importantes porque aumentan enormemente la variabilidad genética de los gametos producida por la meiosis. Recuerda que la separación

CUADRO 12.2 ¿Cómo ocurre la recombinación en bacterias?

En muchos eucariotas, la reproducción sexual ocurre cuando células haploides que se han formado por meiosis se combinan para formar un nuevo individuo diploide. Sin embargo, la reproducción sexual no existe en las bacterias. Las bacterias son haploides a lo largo de sus vidas y no sufren meiosis. A pesar de ello, los genes se pueden mover de un individuo a otro, mediante el mecanismo llamado conjugación.

La **conjugación** tiene lugar cuando una conexión física, llamada tubo de conjugación, se forma entre dos células bacterianas. En muchos casos la conjugación es seguida por un proceso llamado transferencia del plásmido: como se muestra en la **Figura 12.10a,** un pequeño bucle de DNA llamado plásmido se copia en una célula y se transfiere a otra célula. Los plásmidos fueron introducidos brevemente en el Capítulo 7 y son analizados con más detalle en el Capítulo 19.

Aunque, como se muestra en la **Figura 12.10b,** la conjugación también puede dar lugar a recombinación genética. Esto ocurre cuando un plásmido que se ha integrado en el cromosoma principal de la bacteria se copia y se transfiere con todos sus genes del cromosoma bacteriano principal, a través del tubo de conjugación a la célula receptora. En algunos casos la porción de cromosoma transferida reemplaza a la porción homóloga en los cromosomas originales de las células receptoras, dando lugar a una nueva combinación de alelos en ese cromosoma, es decir, a una recombinación.

La figura pone de relieve dos puntos clave acerca del «sexo» en las bacterias: (1) es una transferencia de material genético en un solo sentido, en lugar de un intercambio entre individuos, y (2) en lugar de involucrar a todos los genes presentes, la transferencia se limita a un plásmido o a una pequeña porción de genes del cromosoma principal.

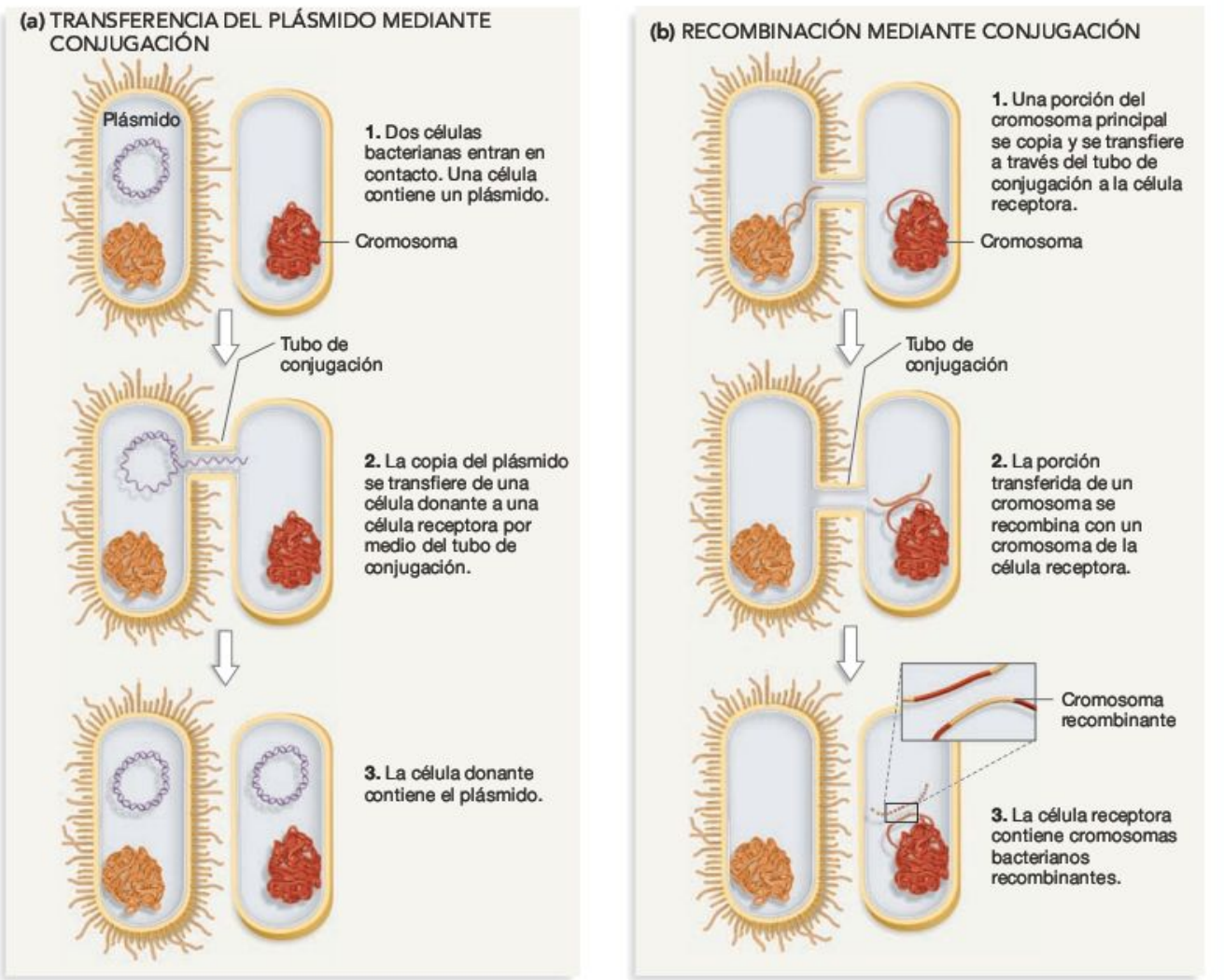


FIGURA 12.10 La reproducción en bacterias se da en un solo sentido y requiere solo unos pocos genes.

y la distribución de los cromosomas homólogos durante la meiosis varía la combinación de cromosomas presentes. Pero, además, el sobrecruzamiento varía la combinación de alelos en cada cromosoma. Datos recientes en humanos, por ejemplo, indican que tiene lugar una media de en torno a 50 quiasmas en cada célula que sufre meiosis I. Como resultado, el número de gametos genéticamente diferentes (PE) que puede producir un individuo es mucho mayor que los 8,4 millones producidos por la separación y la distribución de los homólogos. Cuando tiene lugar un sobrecruzamiento, un total de 50 o más veces en un juego entero de tétradas, el número de gametos genéticamente distintos que puede producir es virtualmente ilimitado.

Los biólogos afirman que la meiosis «baraja» los alelos, ya que cada célula hija adquiere una combinación al azar de cromosomas maternos y paternos y porque la mayoría de cromosomas contiene ambos alelos, maternos y paternos. Como se mostrará en la Sección 12.3, la variación genética producida por la meiosis tiene profundas consecuencias para la habilidad de la descendencia de sobrevivir y reproducirse.

¿Cómo afecta la fecundación a la variación genética?

El sobrecruzamiento y la mezcla al azar de los cromosomas maternos y paternos aseguran que cada gameto sea genéticamente único. Incluso si dos gametos producidos por la misma fusión individual se unen para formar un descendiente diploide (es decir, tiene lugar la **autofecundación**), es muy probable que la descendencia sea genéticamente diferente del parental (**Figura 12.11**). La autofecundación es común en algunas especies de plantas. También tiene lugar en muchas especies animales en las que un único individuo contiene ambos órganos sexuales, el femenino y el masculino.

Sin embargo, la autofecundación es rara o inexistente en muchas especies de reproducción sexual. En su lugar, los gametos de diferentes individuos se combinan para formar la descendencia. Esto se llama **fecundación cruzada.** La fecundación cruzada aumenta la diversidad genética de los descendientes porque se combinan cromosomas de diferentes individuos, que probablemente contengan distintos alelos.

¿Cuántos descendientes genéticamente distintos se pueden producir cuando tiene lugar la fecundación cruzada? Contestaremos a esta cuestión con los humanos como ejemplo. Recuerda que un único hombre puede producir alrededor de 8,4 millones de gametos diferentes, incluso en ausencia de sobrecruzamiento. Cuando una persona copula con un miembro del sexo opuesto, el número de combinaciones genéticas distintas que pueden generarse es igual al producto del número de gametos diferentes producidos por cada parental. En humanos esto significa que potencialmente 8,4 millones x 8,4 millones = $70{,}6 \times 10^{12}$ descendientes genéticamente distintos

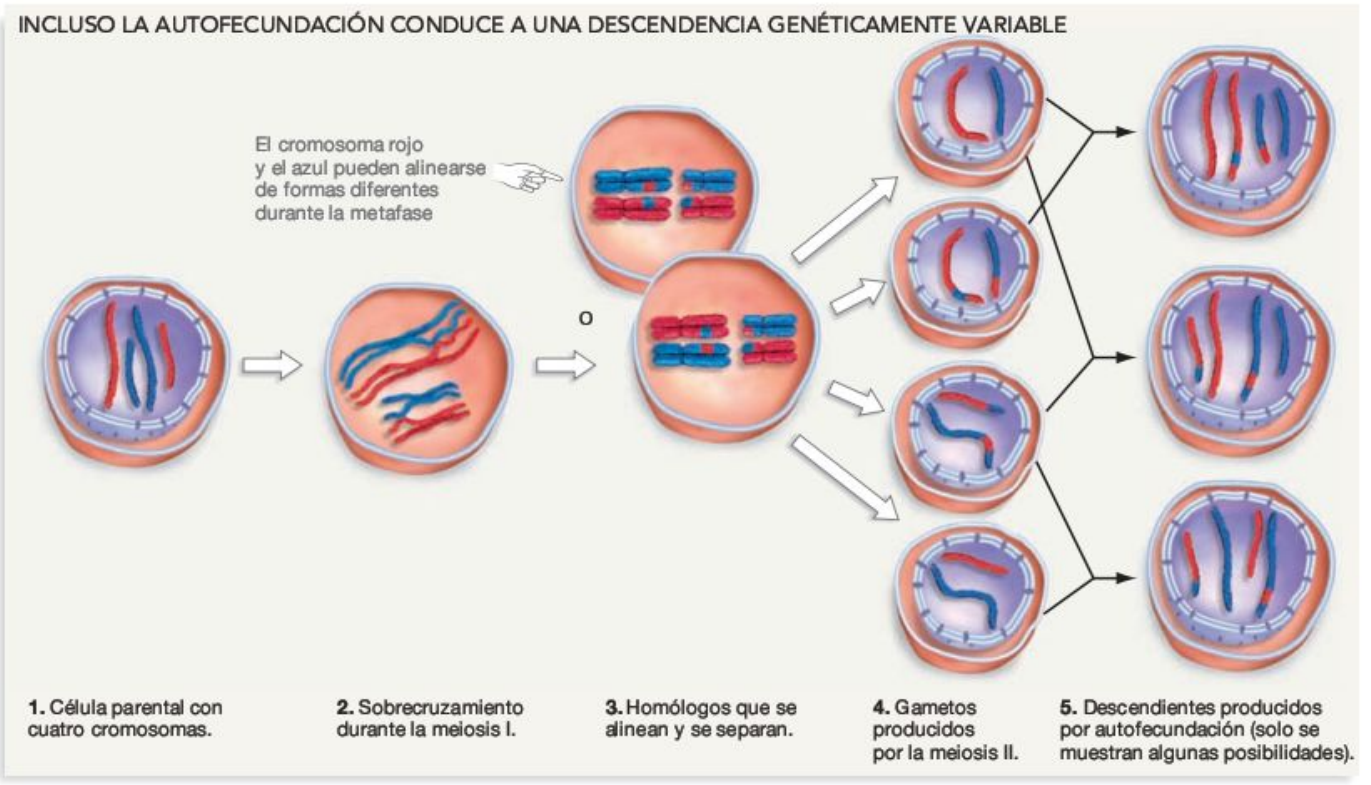


FIGURA 12.11 Incluso si la autofecundación tiene lugar, la descendencia es genéticamente variable. Posibles resultados de la autofecundación en un organismo con cuatro cromosomas ($2n = 4$).

EJERCICIO En el paso 5, solamente se muestran unos pocos de los múltiples tipos de descendientes que podrían producirse. Haz un boceto de dos tipos más que sean diferentes de los que se muestran.

pueden resultar de cualquiera de las uniones. Este número es mucho mayor que el número total de gente que ha existido, y el cálculo ni siquiera tiene en cuenta la variación generada por el sobrecruzamiento, que ocurre, al menos, una vez a lo largo de cada cromosoma. La reproducción sexual da lugar a una descendencia genéticamente diversa.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

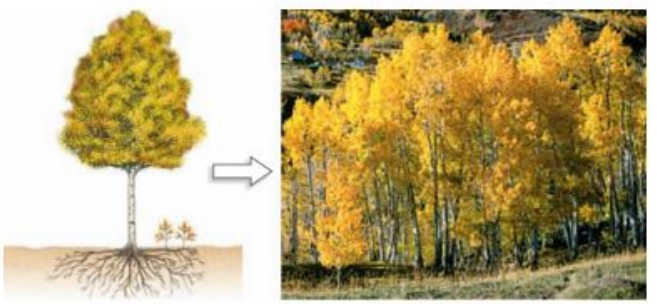
- Las células hijas producidas por meiosis son diferentes genéticamente de la célula parental porque los homólogos maternos y paternos se alinean al azar en la metafase de la meiosis I y porque el sobrecruzamiento conduce a la recombinación en los cromosomas.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar una célula parental diploide con n = 3 (tres tipos de cromosomas) y, a continuación, realizar un boceto de seis de los múltiples y genéticamente diferentes tipos de células hijas que pueden resultar cuando esta célula parental sufre meiosis.
2) Comparar y contrastar el grado de variación genética que resulta de la reproducción asexual, la autofecundación y la fecundación cruzada.

12.3 ¿Por qué existe la meiosis? ¿Por qué el sexo?

La meiosis y la reproducción sexual tienen lugar solamente en una pequeña fracción del linaje del árbol de la vida. Las bacterias y las arqueas normalmente sufren solamente reproducción asexual; la mayoría de algas, hongos y algunos animales y plantas terrestres se reproducen asexualmente, así como sexualmente. Recuerda que la reproducción asexual en eucariotas tiene lugar a través de la mitosis. Los álamos temblones, por ejemplo, pueden producir nuevos individuos echando brotes de tallos subterráneos (**Figura 12.12**). La reproducción asexual se encuentra, incluso, entre vertebrados. Por ejemplo, diversas especies del *guppy* o pez millón, del género *Poeciliopsis*, se reproducen exclusivamente mediante mitosis. Sin embargo, la reproducción sexual es común entre organismos pluricelulares («muchas células»). Es el modo mayoritario de reproducción en insectos, que poseen alrededor de 43 millones de especies, así como también en grupos con muchas especies, como moluscos (almejas, caracoles, calamares) y vertebrados.



Nuevos brotes emitidos por tallos subterráneos.

Resulta un clon de árboles genéticamente idénticos.

FIGURA 12.12 Reproducción asexual en álamos temblones. El álamo temblón emite tallos subterráneos, de los que brotan nuevos individuos. Tanto los tallos como los nuevos brotes se producen por mitosis. Al extenderse este proceso, se forma un gran grupo de individuos genéticamente idénticos. La fotografía muestra un grupo de ellos en otoño, cuando las hojas de los álamos temblones se vuelven amarillas brillantes.

Aunque el sexo desempeña un importante rol en la vida de muchos organismos, hasta hace poco no estaba claro por qué ocurría. Sobre la base teórica, los biólogos tenían buenas razones para pensar que la reproducción sexual no debería existir. Profundicemos acerca del tema.

La paradoja del sexo

En 1978, John Maynard Smith señaló que la existencia de la reproducción sexual presentaba una paradoja. Maynard Smith desarrolló un modelo matemático que mostraba que debido a que los individuos de reproducción asexual no tienen que producir descendencia masculina, su progenie puede producir dos veces toda la descendencia de la de individuos que puedan reproducirse sexualmente. Los diagramas de la **Figura 12.13** muestran este resultado enseñando el número de hembras (♀) y machos (♂) producidos durante diversas generaciones por reproducción asexual frente a la reproducción sexual. En este ejemplo, cada individuo produce cuatro descendientes durante todo el curso de su vida. En la población asexual, cada individuo es una hembra que produce cuatro descendientes. Pero en la población sexual, son necesarios dos individuos (uno macho y otro hembra) para producir cuatro descendientes. Así pues, dos de cada cuatro hijos que engendra cada hembra sexualmente (los machos) no pueden tener sus propios hijos. Como resultado, la generación 2 de la población sexual tiene solamente la mitad de descendientes productores de hijos que la generación 2 de la reproducción asexual. Maynard Smith se refirió a esto como el «doble coste de los machos». La reproducción asexual es mucho más eficiente que la reproducción sexual porque no se producen machos.

Basándose en este análisis, ¿qué ocurrirá cuando existan individuos asexuales y sexuales en la misma población y compitan entre ellos? Si todo lo demás es igual, los individuos que se reproducen asexualmente deberían incrementar su frecuencia en la población, mientras que los individuos que se reproducen sexualmente deberían disminuir su frecuencia. En realidad, el modelo de Maynard Smith predice que la reproducción sexual es tan ineficiente que debería ser totalmente eliminada. Al nivel último de explicación, la existencia del sexo es una paradoja.

Para resolver la paradoja del sexo, los biólogos comenzaron a examinar el supuesto «si todas las demás cosas son iguales». Visto de otro modo, los biólogos comenzaron a buscar formas por las que la meiosis y el sobrecruzamiento podían conducir a la producción de descendencia que se reprodujera más que los individuos engendrados asexualmente. Después de décadas de debate y análisis, comenzaron a emerger dos respuestas sólidas.

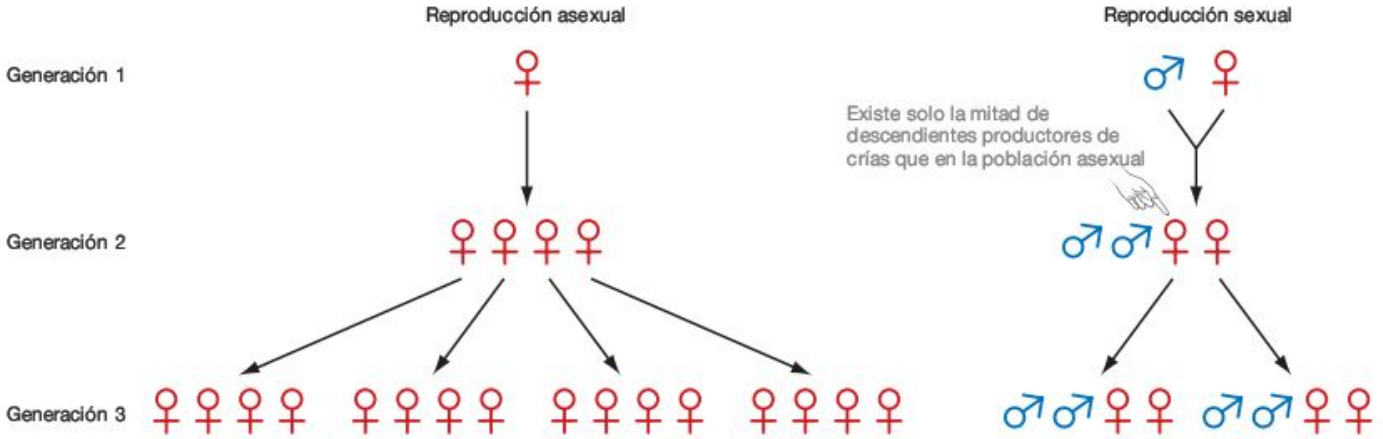


FIGURA 12.13 La reproducción asexual confiere una gran ventaja numérica. Cada símbolo femenino (♀) y masculino (♂) representa un individuo. En este caso hipotético, cada individuo produce cuatro descendientes en el curso de su vida, individuos que se reproducen sexualmente producen la mitad de machos y la mitad de hembras, y toda la descendencia sobrevive para reproducirse.

PREGUNTA ¿Cuántos descendientes generados asexualmente estarían presentes en la generación 4? ¿Cuántos descendientes producidos sexualmente?

La hipótesis de la selección purificadora

La primera respuesta a la paradoja del sexo se apoya en una simple observación: si un gen es dañado o cambiado de modo que le lleva a funcionar mal, será heredado por *todos* los individuos descendientes cuando ocurra la reproducción asexual. Supón que el gen dañado surge en la generación 1 de la Figura 12.13. Si el gen dañado es suficientemente importante, podría hacer que las cuatro hembras asexuales presentes en la generación 2 generaran menos de cuatro descendientes cada una (quizá porque murieran jóvenes). Si ocurriese, entonces la generación 3 no tendría tantos individuos en el linaje asexual en comparación con el linaje sexual. Un alelo que funciona mal y disminuye el buen estado físico de un individuo se dice que es deletéreo. Los individuos asexuales están condenados a transmitir todos sus alelos deletéreos a todos sus descendientes.

Supón, sin embargo, que el mismo alelo deletéreo incrementa la reproducción sexual de la hembra en la generación 1 de la Figura 12.13. Si la hembra tiene, además, una copia normal del gen, y si se aparea con un macho que tiene copias normales del gen, entonces el promedio será que a la mitad de sus descendientes les faltará el alelo deletéreo. A los individuos sexuales es probable que les falten los alelos deletéreos presentes en el parental.

La selección natural frente a los alelos deletéreos se llama selección purificadora. A lo largo del tiempo, la selección purificadora debería reducir sin cesar la ventaja numérica de la reproducción asexual.

Para probar esta hipótesis, los científicos compararon recientemente los mismos genes en especies íntimamente relacionadas de *Daphnia* (un habitante habitual de estanques y lagos) que se reproducen asexualmente. Como se predijo, encontraron que los individuos de las especies asexuales contenían muchos más alelos deletéreos que aquellos de las especies sexuales. Resultados como estos han convencido a los biólogos de que la selección purificadora es un factor importante de limitación del éxito de la reproducción asexual.

La hipótesis del cambio ambiental

La segunda hipótesis para explicar la reproducción sexual se centra en los beneficios de producir descendencia genéticamente diversa. Aquí la idea clave es: si el entorno cambia de una generación a la siguiente de forma que los padres se adaptan mal, entonces la descendencia que es genéticamente diferente de sus padres y entre sí tiene más posibilidades de sobrevivir y producir su propia descendencia. En cambio, los descendientes que son clones genéticos de sus padres tienen menos posibilidades de prosperar ante cambios ambientales.

¿Qué tipo de cambios ambientales favorecerían la diversidad genética de la descendencia? Las posibilidades incluyen cambios en la temperatura, la humedad, los predadores, los competidores y las fuentes de alimento. Sin embargo, los investigadores se han centrado recientemente en un componente en particular del cambio ambiental, la emergencia de nuevas cepas de agentes causantes de enfermedad.

Las características genéticas de los organismos y los virus causantes de enfermedad tienden a cambiar muy rápidamente a lo largo del tiempo. Durante tu propia vida, por ejemplo, han emergido diversos nuevos agentes causantes de enfermedad que afectan a humanos; se incluye el virus SARS, cepas nuevas de HIV, el parásito que causa la malaria y la bacteria de la tuberculosis. Además debido al empleo de medicamentos para combatir estos tipos de agentes, los humanos poseen cientos de genes involucrados en su defensa. En muchos de estos genes, ciertos alelos ayudan a los individuos a luchar contra ciertas cepas de bacterias, parásitos eucariotas o virus. Como se podría predecir, la presencia de ciertos alelos que combaten enfermedades es crucial para las plantas y los animales que no pueden contar con terapias farmacológicas como ayuda.

¿Qué ocurre si todos los descendientes producidos por un individuo son iguales genéticamente? Si una nueva cepa de un agente causante de enfermedad evoluciona, entonces todos los descendientes producidos asexualmente tienen muchas probabilidades de ser susceptibles a la nueva cepa. Pero si la

descendencia es genéticamente variable, es probable que, al menos, algunos descendientes tengan combinaciones de alelos que los capaciten para luchar contra la nueva enfermedad y producir su propia descendencia.

La lógica de la hipótesis es firme. ¿Existen datos que la verifiquen?

Examinando la hipótesis del cambio ambiental Curtis Lively y sus colegas probaron recientemente la hipótesis del cambio ambiental estudiando una especie de caracol nativo de Nueva Zelanda. Este tipo de caracol vive en estanques y en otros hábitats de agua fresca y es susceptible a infecciones por cerca de una docena de especies de gusanos parásitos trematodos. Los caracoles que quedan infectados no se pueden reproducir (los gusanos se comen sus órganos reproductores). Los parásitos son raros en algunos hábitats y son comunes en otros.

Los biólogos se interesaron en trabajar en estas especies de caracol porque algunos individuos se reproducían únicamente sexualmente, mientras que otros se reproducían solo asexualmente. Si la hipótesis del cambio ambiental para la ventaja del sexo es correcta, la frecuencia de individuos de reproducción sexual debería ser mucho mayor en hábitats donde los parásitos son más comunes que en aquellos en los que los parásitos son raros. (**Figura 12.14**). La lógica aquí es que los individuos que se reproducen asexualmente deberían tener alto rendimiento en ambientes donde los parásitos son raros. Debido a que producen tanta descendencia en ambientes sin parásitos, los alelos asociados con la reproducción asexual deberían incrementar su frecuencia. Por el contrario, individuos que se reproducen sexualmente deberían tener altos rendimientos en hábitats donde los parásitos son frecuentes. En estos ambientes, deberían ser más frecuentes los alelos que están asociados con la reproducción sexual.

Para probar estas predicciones, los investigadores recogieron un gran número de individuos de diferentes hábitats. Lively y sus colaboradores examinaron caracoles en hábitats donde los parásitos eran más o menos comunes y calcularon la frecuencia de individuos que se reproducían sexualmente frente a aquellos que se reproducían asexualmente. Los resultados se reflejan en la Figura 12.14. Los datos muestran que los hábitats donde las tasas de infección por parásitos son altas tienen un relativo alto número de individuos reproduciéndose sexualmente en comparación con los hábitats que tienen una baja incidencia de parásitos.

Este resultado y gran variedad de otros estudios prueban la hipótesis del cambio ambiental. Aunque la paradoja del sexo queda como un área activa de investigación, muchos biólogos se están convenciendo de que la reproducción sexual es una adaptación que reduce el impacto de la selección purificadora y aumenta el rendimiento de los individuos en ambientes donde son comunes los organismos inductores de enfermedad. Es una forma de eliminar del linaje a los malos alelos y asegurarse de que la descendencia tenga buenos alelos.

Experimento

Pregunta: ¿Por qué ocurre la reproducción sexual?

Hipótesis: En hábitats donde los parásitos son comunes, la descendencia generada sexualmente tiene rendimientos mayores que la de los individuos producidos asexualmente.

Hipótesis nula: No hay relación entre la presencia de parásitos y el método para reproducirse.

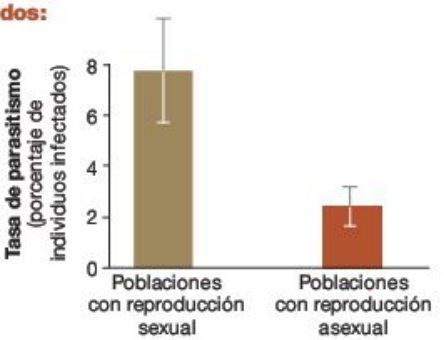
Diseño del experimento:

1. Recoger caracoles de una amplia selección de hábitats.
2. Documentar el porcentaje de machos en cada población, como un índice de frecuencias de reproducción sexual. Mayor número de machos significa que está ocasionándose más reproducción sexual.
3. Hay dos tipos de poblaciones: en una, los machos son frecuentes; en la otra, los machos son casi inexistentes. Se infiere que la reproducción sexual es o bien común, o casi inexistente.
4. Documentar el porcentaje de individuos infectados por parásitos en la población con reproducción sexual frente a la asexual.

Predicción: En poblaciones donde la reproducción sexual es común, las tasas de parasitismo son altas. En poblaciones con reproducción solo asexual, las tasas de infección son bajas.

Predicción de la hipótesis nula: No hay diferencias entre las tasas de parasitismo entre poblaciones que se reproducen sexual y asexualmente.

Resultados:



Conclusión: La reproducción sexual es frecuente en hábitats donde el parasitismo es común. La reproducción asexual es común en hábitats donde el parasitismo es raro.

FIGURA 12.14 ¿Está la reproducción sexual favorecida cuando la enfermedad o la tasa de parasitismo son altas?

12.4 Errores en la meiosis

Cuando los cromosomas homólogos se separan durante la meiosis I, un juego completo de cromosomas se transmite a

cada célula hija. Pero, ¿qué ocurre si hay un error y los cromosomas no se distribuyen correctamente? ¿Cuáles son las consecuencias para la descendencia si los gametos contienen un juego anormal de cromosomas?

En 1866, Langdon Down describió una serie de condiciones distintivas que ocurrían a la vez en algunos humanos. El síndrome se caracterizaba por retraso mental, un alto riesgo de padecer problemas cardiacos y leucemia, y un desorden cerebral degenerativo similar a la enfermedad de Alzheimer. El **síndrome de Down,** como se vino a llamar a este desorden, se observa en un 0,15 por ciento de nacidos vivos (1 niño de cada 666). Durante 80 años la causa del síndrome fue desconocida. Después, en los últimos años de la década de 1950 un investigador publicó observaciones en los juegos de cromosomas de nueve niños con síndrome de Down. Los datos sugerían que la condición estaba asociada con la presencia de una copia extra del cromosoma 21. Esta situación se llamó **trisomía** («tres cuerpos»), en este caso trisomía 21, porque cada célula tiene tres copias del cromosoma. Para explicar por qué ocurría la trisomía, el biólogo propuso que un cromosoma extra resultaba de un error durante la meiosis de uno de los padres.

¿Cómo ocurren los errores?

Para que un gameto consiga un juego completo de cromosomas, deben ser ejecutados perfectamente dos pasos en la meiosis.

1. Cada pareja de cromosomas homólogos se debe separar entre sí durante la primera división meiótica, de forma que solo un homólogo termine en cada célula hija. Si ambos homólogos migran al mismo polo de la célula parental, los productos de la meiosis serán anormales. Este tipo de error meiótico, ilustrado en la **Figura 12.15,** se denomina **no disyunción,** porque los homólogos no se separan. Date cuenta de que las dos células hijas tienen dos copias del mismo cromosoma (azul en la Figura 12.15), mientras que a las otras dos les falta ese cromosoma entero. Los gametos que contienen un cromosoma extra se simbolizan como $n + 1$; los gametos a los que les falta un cromosoma se simbolizan como $n - 1$. Si un gameto $n + 1$ (PE) es fecundado por un gameto n normal, el cigoto resultante será $2n + 1$. Esta situación es una trisomía. Si el gameto $n - 1$ es fecundado por un gameto n normal, el cigoto resultante será $2n - 1$. Esta situación se llama **monosomía.** Las células que tienen demasiados o insuficientes cromosomas se conocen como **aneuploides** («sin forma»).
2. Las cromátidas hermanas deben separarse la una de la otra y migrar a los polos opuestos de la célula en división durante la meiosis II. Si este paso falla, entonces las células hijas resultantes serán $n + 1$ y $n - 1$. Sin embargo, es relativamente raro que gametos anormales $n + 1$ y $n - 1$ se produzcan por no disyunción durante la segunda división meiótica.

Juntos, estos dos tipos de errores meióticos se producen con relativa alta frecuencia. En humanos, por ejemplo, los científicos estiman que sucesos de no disyunción ocurren en un 10 por ciento de las divisiones meióticas. Los tipos de errores varían, pero las consecuencias son casi siempre severas cuando los gametos defectuosos participan en la fecundación. En un estudio reciente de embarazos humanos que acabaron en un embrión temprano o muerte fetal, el 38 por ciento de los 119 casos implicaba dotaciones cromosómicas atípicas que resultaban de errores en la meiosis. La trisomía respondía

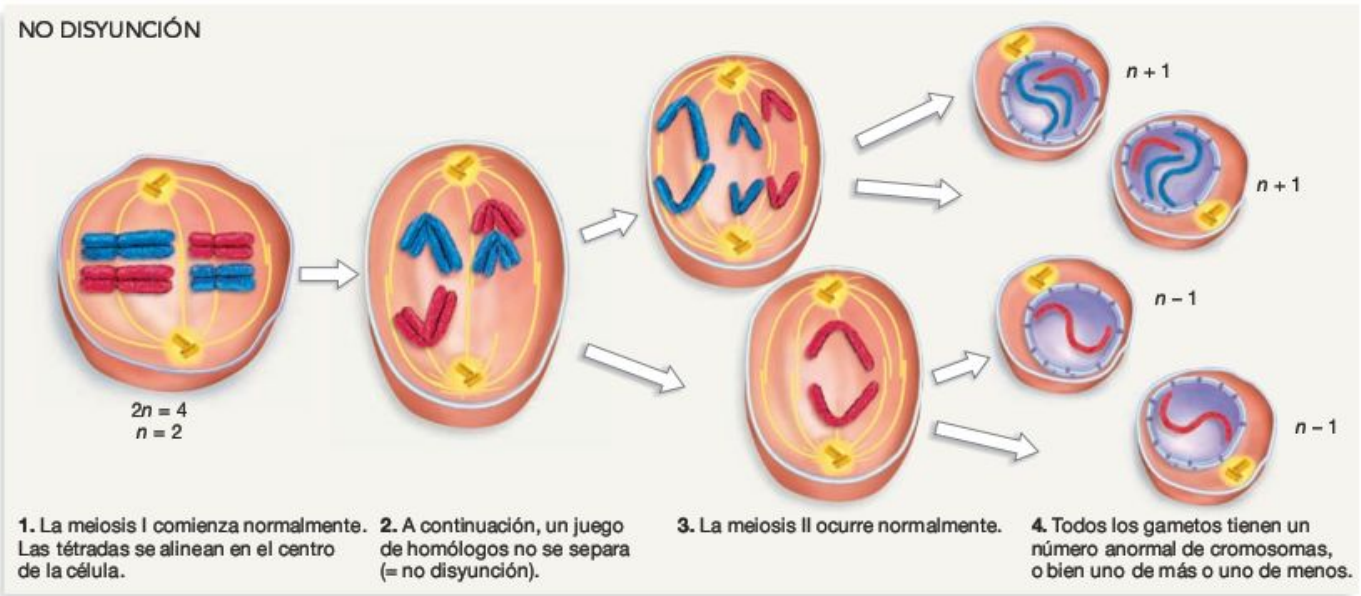


FIGURA 12.15 La no disyunción conduce a gametos con un número anormal de cromosomas. Si los cromosomas homólogos fallan al separarse durante la meiosis I, los gametos que resulten o bien tendrán un cromosoma extra o bien les faltará un cromosoma.

EJERCICIO La no disyunción también tiene lugar cuando la meiosis I ocurre normalmente pero dos de las cromátidas hermanas ilustradas en el paso 3 fallan al separarse (no disyunción en la meiosis II). Dibuja de nuevo los pasos 2-4 para mostrar cómo ocurre este mecanismo de no disyunción.

en un 36 por ciento de los cariotipos anormales encontrados. También era común encontrar un número incorrecto de juegos completos de cromosomas, llamado triploidía ($3n$). Menos comunes eran las anormalidades en el tamaño o la forma de los cromosomas, y la monosomía ($2n - 1$). Basándose en estos datos y en un gran número de otros estudios, está claro que los errores en la meiosis son una causa mayoritaria de abortos espontáneos en humanos.

¿Por qué ocurren errores?

La hipótesis principal para explicar la incidencia de la trisomía y otros errores meióticos es que son accidentes (errores al azar que ocurren durante la meiosis). De acuerdo con esta propuesta, no parece haber ninguna predisposición genética o heredada a la trisomía u otros tipos de disfunción. La mayoría de los casos de síndrome de Down, por ejemplo, tiene lugar en familias sin antecedentes de esta condición.

Incluso siendo los errores meióticos al azar, existen fuertes patrones en su existencia:

- Con la excepción de la trisomía 21, la mayoría de las trisomías y monosomías observadas en humanos implica los cromosomas sexuales. El síndrome de Klinefelter, que se desarrolla en individuos XXY (como se describe en el Cuadro 12.1), ocurre en alrededor de 1 de cada 1.000 varones nacidos vivos. La trisomía X (cariotipo XXX) tiene lugar en 1 de cada 1.000 nacidos vivos y da lugar a mujeres que pueden tener o no síntomas como daño en la función mental o esterilidad. El **síndrome de Turner** se desarrolla en individuos XO, donde «O» es la falta del segundo cromosoma X, y ocurre en aproximadamente 1 de cada 5.000 nacidos vivos. Los individuos con este síndrome son mujeres, pero estériles.
- La **Tabla 12.4** muestra los datos de trisomías recogidos en los autosomas de fetos humanos y de niños. Tres observaciones merecen ser mencionadas: (1) la trisomía es mucho más común en los cromosomas pequeños (números 13-22) que en aquellos más grandes (números 1-12); (2) la trisomía 21 es con diferencia el tipo más común de trisomía observada; y (3) los errores maternos son la causa de la mayoría de casos de trisomía. Por ejemplo, cerca de un 90 por ciento de los casos de síndrome de Down se debe a defectos cromosómicos en los óvulos.
- La edad materna es un importante factor de riesgo en la existencia de trisomía. Como se muestra en la **Figura 12.16,** la incidencia de síndrome de Down aumenta drásticamente en madres a partir de los 35 años.

TABLA **12.4** **La incidencia de la trisomía en humanos: efectos del número cromosómico y origen paterno frente a materno**

Trisomía (número cromosómico)	Número total de casos	Debido a error en el espermatozoide	Debido a error en el óvulo	Errores maternos (%)
2-12	16	3	13	81
13	7	2	5	71
14	8	2	6	75
15	11	3	8	73
16	62	0	62	100
18	73	3	70	96
21	436	29	407	93
22	11	0	11	100

FIGURA 12.16 La frecuencia de síndrome de Down aumenta en función de la edad materna.

PREGUNTA Supón que eres un obstetra. Basándote en estos datos, ¿a qué edad recomendarías a las madres embarazadas comprobar el cariotipo del embrión que portan?

¿Por qué se da este patrón? Los biólogos todavía no tienen una buena explicación de por qué la mayoría de los casos de aneuploidía en humanos se debe a problemas en la meiosis en las mujeres. Además, es todavía un misterio por qué hay una correlación tan fuerte entre la edad materna y la frecuencia de trisomía 21. Pero, para explicar por qué la mayoría de estos casos de aneuploidía implican al cromosoma 21 o a los cromosomas sexuales, los biólogos ofrecen dos hipótesis: (1) no se desarrollan normalmente individuos con otros tipos de aneuploidía y se abortan de forma espontánea, mucho antes de nacer; y (2) los cromosomas sexuales y el cromosoma 21 son más susceptibles de aneuploidía que otros tipos de cromosomas. Estas hipótesis no se excluyen mutuamente, así que ambas pueden ser correctas.

Los estudios sobre el mecanismo de la aneuploidía continúan. Mientras tanto, un mensaje está claro: el hecho de que la meiosis transcurra de forma correcta es crítico para la salud y el bienestar de la descendencia.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Mistakes in Meiosis

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La meiosis es un tipo de división nuclear. Da lugar a células que tienen la mitad de cromosomas que la célula parental, y en animales está implicada en la formación de óvulos y espermatozoides. Cuando se combinan un óvulo y un espermatozoide para formar un descendiente, el número original de cromosomas se restaura.

Cuando los biólogos confirmaron que el núcleo de un espermatozoide y un óvulo se fusionan durante la fecundación, apareció la hipótesis de que un tipo especial de división celular debía preceder a la formación de los gametos. En especial, la propuesta era que un espermatozoide y un óvulo deben tener cada uno la mitad del número normal de cromosomas encontrados en otras células. Esta hipótesis fue confirmada cuando los investigadores observaron la meiosis y establecieron que daba lugar a gametos con la mitad del número normal de cromosomas.

Conforme fueron descubriéndose los detalles de la meiosis, los biólogos se dieron cuenta de que los cromosomas existen en juegos. En organismos diploides los individuos tienen dos versiones de cada tipo de cromosoma. Una de las versiones es heredada de la madre y la otra del padre. Los cromosomas similares apareados se llaman homólogos. Los organismos haploides, por el contrario, tienen solamente un cromosoma de cada tipo.

Cada cromosoma se replica antes de que comience la meiosis. Al comienzo de la meiosis I, cada cromosoma consiste en una pareja de cromátidas hermanas unidas a lo largo de toda su longitud y en el centrómero. Las parejas homólogas de cromosomas se unen pronto en la meiosis I, formando una tétrada (un grupo de dos cromosomas homólogos). Después de que las cromátidas no hermanas de los cromosomas homólogos sufran sobrecruzamiento, la pareja de cromosomas homólogos migra a la placa metafásica. Al final de la meiosis I, los cromosomas homólogos se separan y son distribuidos a las dos células hijas. Durante la meiosis II, las cromátidas hermanas se separan y son distribuidas a las dos células hijas.

Deberías ser capaz de explicar por qué la meiosis no tiene lugar en bacterias, la mayoría de la cuales tienen un único cromosoma circular.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

Meiosis

Cada célula producida por meiosis recibe una combinación diferente de cromosomas. Debido a que los genes están localizados en los cromosomas, cada célula producida por meiosis recibe un juego de genes diferente. La meiosis conduce a una descendencia que es genéticamente diferente entre sí y a sus padres.

Cuando la meiosis y el sobrecruzamiento tienen lugar, la dotación cromosómica de la descendencia es diferente entre sí y a sus padres, por tres razones: (1) los homólogos materno y paterno se distribuyen al azar cuando los cromosomas se separan al final de la meiosis I; (2) los homólogos materno y paterno intercambian segmentos durante el sobrecruzamiento; y (3) la fecundación cruzada da lugar a una combinación de juegos de cromosomas de diferentes individuos. Estas diferencias se volvieron claras cuando los biólogos se dieron cuenta de que los cromosomas contienen el material hereditario. La meiosis conduce a diferencias genéticas entre la descendencia y entre los padres con la descendencia.

Deberías ser capaz de explicar por qué los gemelos monocigóticos, que se desarrollan del mismo óvulo fecundado, son mucho más similares que los gemelos dicigóticos, que se desarrollan de dos óvulos diferentes que son fecundados por dos espermatozoides diferentes.

La principal hipótesis para explicar la meiosis es que la descendencia genéticamente variable tiene más probabilidades de superar cambios ambientales.

La reproducción asexual es mucho más eficiente que la sexual porque no hay que generar machos y no es necesario emplear tiempo ni energía en el cortejo. Sin embargo, la reproducción sexual se ve favorecida en muchos grupos dado que permite a los padres producir descendencia sin alelos deletéreos y porque una descendencia genéticamente diversa es más capaz de resistir a los parásitos que los descendientes genéticamente uniformes. Algunas especies alternan la reproducción sexual y asexual a lo largo del año.

Deberías ser capaz de predecir si la reproducción sexual tiene lugar en las estaciones en las que las condiciones son estables o en aquellas en las que las condiciones cambian rápidamente.

Si ocurren errores durante la meiosis, los óvulos y los espermatozoides resultantes pueden contener un número equivocado de cromosomas. Es extraño que la descendencia con un número incorrecto de cromosomas se desarrolle de forma normal.

Los errores durante la meiosis conducen a gametos y descendientes con un juego no equilibrado de cromosomas. Niños con síndrome de Down, por ejemplo, tienen una copia extra del cromosoma 21. La hipótesis principal para explicar estos errores es que son accidentes al azar que dan lugar a un fallo en la separación correcta de los cromosomas homólogos o las cromátidas hermanas durante la meiosis.

Deberías ser capaz de explicar qué ocurre cuando ninguno de los cromosomas homólogos presentes se separa en la anafase de la meiosis, pero sus cromátidas hermanas se separan normalmente en la meiosis II.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

Mistakes in Meiosis

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. En el gusano *Ascaris*, los óvulos y los espermatozoides tienen dos cromosomas, pero todas las demás células tienen cuatro. ¿Qué importante hipótesis inspiraron observaciones como esta?
   a. Antes de la formación de los gametos, un tipo especial de división celular lleva a la cuarta parte del número cromosómico.
   b. Antes de la formación de los gametos, un tipo especial de división celular lleva a la mitad del número cromosómico.
   c. Después de la formación de los gametos, la mitad de los cromosomas se destruye.
   d. Después de la formación de los gametos, el juego de cromosomas materno o el paterno se desintegran.

2. ¿Qué son los cromosomas homólogos?
   a. Cromosomas que son similares en tamaño, forma y contenido génico.
   b. Cromosomas similares que son encontrados en individuos diferentes de la misma especie.
   c. Las dos «hebras» en un cromosoma replicado (son copias idénticas).
   d. Los productos del sobrecruzamiento, que contienen una combinación de segmentos de los cromosomas maternos y de los cromosomas paternos.
3. ¿Qué es una tétrada?
   a. La «X» que se forma cuando las cromátidas de los cromosomas homólogos sufren sobrecruzamiento.
   b. Un grupo de cuatro cromátidas generadas cuando los homólogos se unen.
   c. Los cuatro puntos donde los cromosomas homólogos se tocan cuando se unen.
   d. El grupo de cuatro células hijas genéticamente idénticas producidas por mitosis.
4. ¿Qué es la recombinación genética?
   a. La unión de los homólogos durante la profase de la meiosis I.
   b. La nueva combinación de segmentos de los cromosomas materno y paterno que resultan cuando los homólogos sufren sobrecruzamiento.
   c. La nueva combinación de segmentos de los cromosomas que se produce cuando tiene lugar la fecundación cruzada.
   d. La combinación de una fase haploide y de una fase diploide en un ciclo de vida.
5. ¿A qué se refiere el cromosoma paterno?
   a. El cromosoma más grande de un juego.
   b. Un cromosoma que no se separa correctamente durante la meiosis I.
   c. El miembro de una pareja de homólogos que fue heredado de la madre.
   d. El miembro de una pareja de homólogos que fue heredado del padre.
6. ¿A qué proceso es similar la meiosis II?
   a. A la mitosis en células haploides.
   b. No disyunción.
   c. Fecundación cruzada.
   d. Meiosis I.

Respuestas: 1. b; 2. a; 3. b; 4. b; 5. d; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Las sandías triploides ($3n$) son producidas por el cruzamiento de una cepa tetraploide ($4n$) con una diploide ($2n$). Explica brevemente por qué este cruzamiento produce un individuo triploide. ¿Por qué la mitosis puede darse de forma normal en células triploides pero no la meiosis?
2. La meiosis es llamada división reductora, pero toda la reducción ocurre durante la meiosis I (no tiene lugar ninguna reducción durante la meiosis II). Explica por qué la meiosis I es una división reductora pero no la meiosis II.
3. Algunos agricultores están preocupados por la resistencia de las plantas cultivadas asexualmente, como los plátanos sin semilla, a cepas nuevas de bacterias, virus u hongos causantes de enfermedad. Explica brevemente su preocupación discutiendo las diferencias en los «resultados» genéticos de la reproducción asexual y sexual.
4. Explica por qué la no disyunción lleva a trisomía y a otros tipos de dotaciones cromosómicas anormales. Dibuja un ejemplo de cómo se produce una dotación cromosómica anormal durante la meiosis. ¿En qué sentido están desequilibradas estas dotaciones cromosómicas?
5. Explica la relación entre los cromosomas homólogos y la relación entre las cromátidas hermanas.
6. Deja cuatro bolígrafos y cuatro lápices en una mesa e imagina que representan cromosomas replicados en una célula diploide con $n = 2$. Explica las fases de la meiosis moviendo los bolígrafos y los lápices. (Si no tienes suficientes boligráfos y lápices, usa tiras de papel o tela).

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El gibón tiene 44 cromosomas por juego diploide, y el siamang tiene 50 cromosomas por juego diploide. En 1970 el apareamiento al azar entre un macho gibón y una hembra siamang produjo un descendiente. Pronostica cuántos cromosomas fueron observados en las células somáticas del descendiente. Predice si este individuo sería capaz de formar gametos viables. ¿Por qué sí o por qué no?
2. La meiosis da lugar a una reorganización de los cromosomas maternos y paternos. Si n = 3 para un organismo dado, existen ocho combinaciones diferentes de los cromosomas paternos y maternos. Si no tiene lugar sobrecruzamiento, ¿cuál es la probabilidad de que un gameto reciba solo cromosomas paternos?
3. Algunos investigadores predicen que los abortos espontáneos deberían ser raros en mujeres más mayores, porque tienen menos probabilidades de tener descendencia en el futuro que las mujeres jóvenes. ¿Cómo se relaciona esta afirmación con la Figura 12.16, que representa la edad materna con la incidencia de síndrome de Down?
4. Los datos de las poblaciones de caracol utilizadas para probar la hipótesis del cambio ambiental han sido criticados, puesto que son de naturaleza observacional pero no experimental. Como resultado, no se controlan otros factores aparte de los parásitos, que podrían afectar la frecuencia de los individuos que se reproducen sexualmente.
   a. Diseña un estudio experimental que proporcione evidencias más fuertes que esta que defiende que la frecuencia de infección por parásitos produce diferencias en la frecuencia de individuos que se reproducen sexual y asexualmente en esta especie de caracol.
   b. En defensa de los datos existentes, comenta el valor de los patrones de naturaleza observacional como esta, frente a las condiciones controladas en laboratorio.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Mendel y los genes

13

Los experimentos con guisantes de jardín y guisantes dulces (en la fotografía) ayudaron a impulsara la ciencia de la genética.

CONCEPTOS CLAVE

- Mendel descubrió que, en los guisantes de jardín, los individuos tienen dos alelos, o versiones, de cada gen. Antes de la formación de óvulos y espermatozoides, los dos alelos de cada gen se separan, de modo que solo se transmite un alelo a cada óvulo o espermatozoide.
- Los genes están situados en los cromosomas. La separación de los cromosomas homólogos durante la anafase de la meiosis I explica por qué los alelos del mismo gen se segregan a diferentes gametos.
- Si los genes están situados en distintos cromosomas, entonces los alelos de cada gen se transmiten por separado a óvulos y espermatozoides. Esto ocurre porque los cromosomas se disponen al azar en la metafase de la meiosis I.
- Hay importantes excepciones y extensiones de los patrones básicos de la herencia descubiertos por Mendel.

La Biología está construida sobre un conjunto de grandes ideas. Dos de ellas (la teoría celular y la teoría de la evolución) se comentaron anteriormente en el Capítulo 1. La teoría celular describe la estructura básica de los diferentes organismos; la teoría de la evolución por selección natural tiene como objetivo aclarar por qué las especies cambian con el tiempo. Estas teorías explican características fundamentales del mundo natural y responden algunas de las preguntas más profundas sobre la naturaleza de la vida: ¿de qué están hechos los organismos?, ¿de dónde vinieron las especies?

La tercera gran idea de la Biología aborda una pregunta igualmente importante: ¿por qué los descendientes se parecen a sus progenitores? Un monje de origen austriaco llamado Gregor Mendel respondió en parte a la pregunta en 1865, cuando anunció que había descubierto las leyes de la herencia gracias a una serie de experimentos que realizó con guisantes. La otra parte de la respuesta surgió en las décadas finales del siglo XIX, por parte de los biólogos que describieron los detalles de la meiosis. La teoría cromosómica de la herencia, formulada en 1903 por Walter Sutton y Theodor Boveri, unía estos dos resultados. Esta teoría propone que la meiosis, descrita previamente en el Capítulo 12, causa el patrón de herencia observado por Mendel. También afirma que los factores hereditarios llamados genes están situados en los cromosomas.

Este capítulo se centra en los datos y las pruebas de la teoría cromosómica de la herencia. Se comenzará con una pregunta básica: ¿cuáles son las leyes de la herencia que descubrió Mendel?

13.1 Experimentos de Mendel con un rasgo único

Gregor Mendel era un monje que vivía y trabajaba en la ciudad de Brün, situada a unos 110 kilómetros al norte de Viena (Brün pertenecía entonces a Austria. Hoy esta ciudad se llama Brno y está en la República Checa). Mendel se graduó en Ciencias Naturales en la Universidad de Viena y también estudió Física y Matemáticas con Christian Doppler, quien descubrió el efecto Doppler del sonido y las ondas de luz.

En la época de Mendel, las preguntas sobre la **herencia** (la transmisión de rasgos de los progenitores a la descendencia) eran básicamente un tema de ganaderos y horticultores. Un **rasgo** es cualquier característica de un individuo, desde la altura total hasta la estructura primaria de una proteína de membrana concreta. En Brün, por ejemplo, había un interés especial en cómo los cruces selectivos podrían resultar en variedades más resistentes y productivas de ovejas, árboles frutales y viñas. Para tal fin se había formado una sociedad agrícola. Sus miembros destacaban la importancia de la investigación, que ayudaría a que los programas de reproducción fueran más eficaces. Mendel era un miembro activo de esa sociedad; el monasterio al que pertenecía también estaba dedicado a la investigación y la enseñanza científicas.

¿Qué preguntas intentaba responder Mendel?

Mendel se dispuso a abordar el tema más importante de la herencia: ¿cuáles son los patrones básicos en la transmisión de rasgos de los progenitores a la descendencia? En ese momento se habían formulado dos hipótesis para contestar esta pregunta. La primera, llamada herencia de combinación, afirmaba que los rasgos observados en el padre y la madre se combinan para formar los rasgos observados en su descendencia. Como resultado, los rasgos de un descendiente son intermedios entre los rasgos de la madre y el padre. Por ejemplo, la herencia de combinación aseguraba que las ovejas negras tienen determinantes hereditarios para la lana negra y que las ovejas blancas tienen determinantes hereditarios para la lana blanca. Cuando estos individuos se aparean, sus determinantes hereditarios se mezclan para formar un nuevo determinante hereditario para la lana gris: su descendencia debería ser gris.

La segunda hipótesis se llamaba herencia de los caracteres adquiridos, y afirmaba que los rasgos presentes en los progenitores se modifican por el uso, y se transmiten a la descendencia en la forma modificada. La predicción clásica de esta hipótesis es que las jirafas adultas adquieren cuellos más largos estirándose para alcanzar las hojas altas de las copas de los árboles, y que después producen descendientes de cuellos más largos. La idea es que los determinantes genéticos de un individuo se modifican con el uso, y se transmiten a la descendencia en la forma modificada. Jean-Baptiste Lamarck fue un destacado defensor de esta hipótesis en el siglo XVIII, y tuvo muchos partidarios hasta finales del siglo XIX.

Esas hipótesis eran defendidas por los mejores científicos de la época de Mendel. Pero, ¿son correctas?

Los guisantes son el primer organismo modelo de la Genética

Mendel no fue el primer científico interesado en estudiar los mecanismos básicos de la herencia. ¿Por qué tuvo éxito allí donde los demás fallaron? Varios factores jugaron a su favor. Uno de los más importantes fue que Mendel eligió un organismo modelo adecuado para estudiarlo. Un **organismo modelo** para los estudios genéticos es una especie cuyos individuos son pequeños, viven poco, resulta barato cuidarlos, pueden producir una numerosa descendencia, y es sencillo manipularlos experimentalmente. Esas especies se llaman modelos porque las conclusiones derivadas de su estudio también se aplican a muchas otras especies.

Tras investigar y descartar varios candidatos, Mendel decidió estudiar la planta del guisante *Pisum sativum*. Sus motivos fueron de índole práctica: los guisantes son baratos, fáciles de cultivar a partir de semillas, tienen un ciclo reproductivo relativamente corto, y producen un número de semillas razonablemente grande. Estas características hicieron posible que Mendel realizara sus experimentos a lo largo de varias generaciones, y recogiera datos de un gran número de individuos. Por su elección, los guisantes se convirtieron en el primer organismo modelo de la Genética. La **Genética** es la rama de la biología dedicada a la herencia de los rasgos.

Otras dos características del guisante hicieron posible que Mendel diseñara sus experimentos: podía controlar los progenitores, y podía hacer que las fecundaciones ocurrieran entre individuos que se diferenciaban en rasgos fácilmente observables, como el color de la flor o la forma de las semillas. ¿Por qué era importante esto?

¿Cómo organizó Mendel las fecundaciones? La **Figura 13.1a** muestra una flor del guisante, con sus órganos reproductivos femeninos y masculinos. Los espermatozoides se producen en los **granos de polen,** que son pequeños sacos que maduran en el aparato reproductor masculino de la planta. Los óvulos se producen en el aparato reproductor femenino. La fecundación empieza cuando los granos de polen se depositan en una sección tubular de los órganos reproductores femeninos. Los espermatozoides bajan por este tubo hasta los óvulos, y allí tiene lugar la fecundación.

En condiciones normales, los guisantes se polinizan a sí mismos en vez de necesitar polen de otras plantas del guisante para que la fecundación tenga lugar. La **autofecundación** (o autopolinización) tiene lugar cuando el polen de una flor cae en el órgano reproductor femenino de esa misma flor. Este proceso es frecuente porque el polen de otras plantas rara vez alcanza la flor; sus pétalos forman un compartimento que rodea los órganos reproductores masculino y femenino, y generalmente excluye a las abejas y otros insectos polinizadores.

Sin embargo, como muestra la **Figura 13.1b,** Mendel podía sortear esta organización eliminando los órganos reproductores masculinos de una flor antes de que se formara el polen. Después podía transferir polen de otra flor al órgano reproductor femenino de la primera flor con un pincel. Este tipo de fecundación se denomina **polinización cruzada** o simplemente cruzamiento. Con esta técnica, Mendel podía controlar las fecundaciones de su organismo modelo.

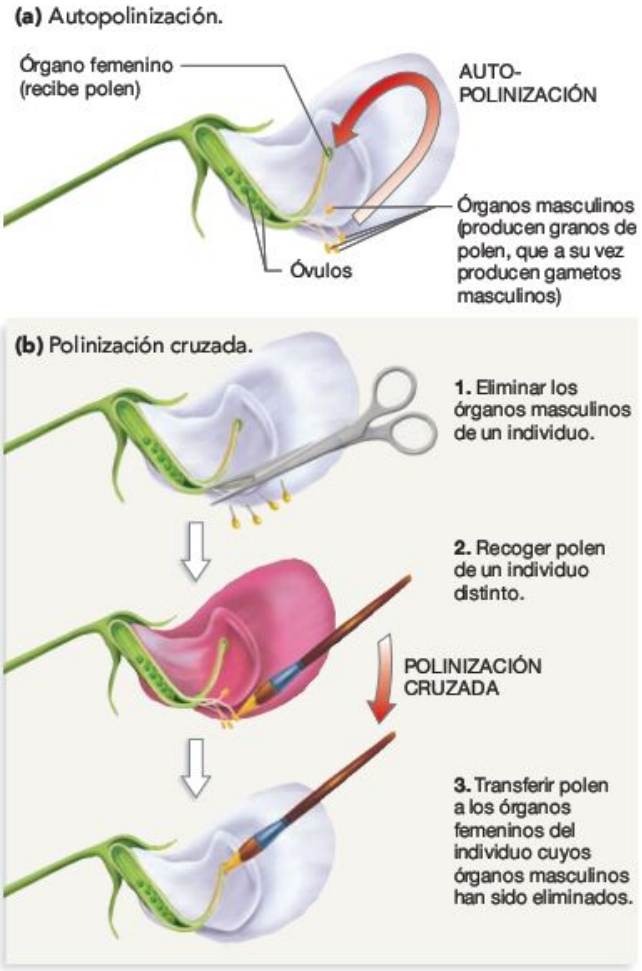


FIGURA 13.1 Los guisantes pueden autopolinizarse o fecundarse por otros. **(a)** Los pétalos del guisante forman un compartimento cerrado. Como resultado, la mayor parte de la fecundación tiene lugar cuando los granos de polen del órgano reproductor masculino de una flor caen en el órgano reproductor femenino de la misma flor. **(b)** Mendel dispuso los cruces entre individuos eliminando los órganos masculinos de una flor y utilizando entonces un pincel para espolvorear su órgano femenino con el polen recogido de otra flor distinta.

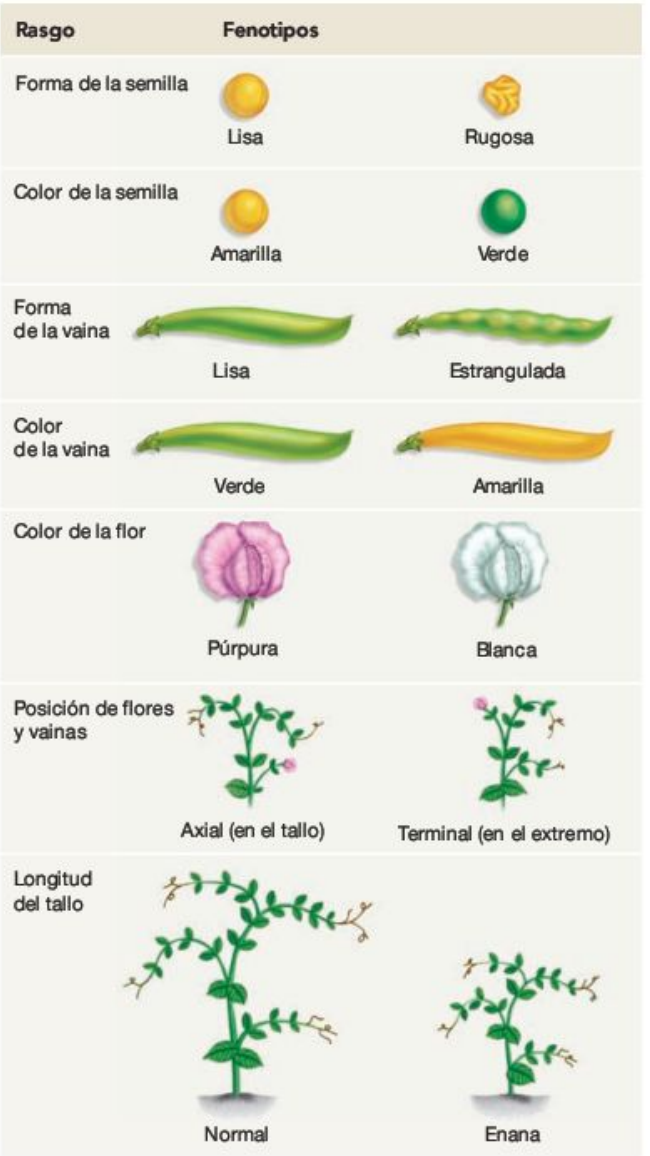


FIGURA 13.2 Mendel estudió siete rasgos que eran variables en los guisantes. Había dos fenotipos distintivos para cada uno de los siete rasgos estudiados por Mendel en los guisantes.

¿Qué rasgos estudió Mendel? Mendel realizó sus experimentos en variedades de guisantes que se diferenciaban en siete rasgos: forma de la semilla, color de la semilla, forma de la vaina, color de la vaina, color de la flor, posición de la flor y la vaina, y talla de la planta. Como muestra la **Figura 13.2,** cada rasgo se presentaba en una de dos posibles formas. Los biólogos llaman **fenotipo** (literalmente, «mostrar-tipo») a las características observables de un individuo, como la forma de una semilla de guisante o el color de los ojos de una persona. En las poblaciones de guisantes que estudió Mendel, existían dos fenotipos diferentes para los siete rasgos.

Mendel comenzó su trabajo obteniendo individuos de los que los cultivadores llaman líneas puras o variedades de cultivo verdaderas. Una **línea pura** consiste en individuos que producen una descendencia idéntica a sí mismos cuando se autopolinizan o se cruzan con otro miembro de la población de la línea pura. Por ejemplo, los cultivadores habían obtenido previamente líneas puras de semillas rugosas y semillas lisas y redondas. Durante los dos años de experimentos, Mendel confirmó que los individuos que germinaban de sus semillas rugosas producían únicamente descendencia con semillas rugosas cuando se autopolinizaban o se cruzaban con otros individuos de la línea pura nacidos de una semilla rugosa; los individuos de semilla lisa solo producían descendencia de semilla lisa cuando se autopolinizaban o se cruzaban con otros individuos de la línea pura nacidos de una semilla lisa.

¿Por qué es importante este resultado? Recuerda que Mendel quería descubrir cómo se transmiten los rasgos de los progenitores a la descendencia. Una vez que hubo confirmado que estaba trabajando con líneas puras, podía predecir cómo resultarían los cruzamientos dentro de una línea; en otras palabras, conocía

cómo iba a ser la descendencia. Entonces podía comparar estos resultados con los derivados de cruces entre individuos de distintas líneas puras. Por ejemplo, imagina que organizara cruces entre un individuo de línea pura con semillas lisas y un individuo de línea pura con semillas rugosas. Sabía que un progenitor tenía un determinante hereditario para las semillas lisas, mientras que el otro aportaba un determinante hereditario para las semillas rugosas. Pero la descendencia resultante de este cruzamiento tendría ambos determinantes hereditarios. Serían **híbridos:** descendencia de cruces entre progenitores de líneas puras que se diferenciaban en uno o más rasgos. ¿Tendrían semillas rugosas, lisas, o una combinación de rugosa y lisa? ¿Cuál sería la forma de la semilla en las siguientes generaciones, cuando los híbridos se autopolinizaran o se cruzaran con miembros de las líneas puras?

Herencia de un rasgo único

El primer grupo de experimentos de Mendel consistía en cruzar líneas puras que se diferenciaban solo en un rasgo, como la forma de la semilla. Era importante trabajar con rasgos únicos porque así sería más fácil interpretar los resultados de los cruces. Una vez que supo cómo se transmitía un rasgo único de los progenitores a la descendencia, Mendel podía explorar entonces lo que sucedía al realizar cruces entre individuos que se diferenciaban en dos rasgos.

Mendel empezó sus cruces de un único rasgo cruzando individuos de líneas puras de semillas lisas y arrugadas. Los adultos utilizados en un cruce experimental como este representan la **generación parental.** Su progenie (es decir, su descendencia) se llama **generación F_1.** F_1 significa «primer filial»; las raíces latinas *fili* y *filia* significan *hijo* e *hija*. Las siguientes generaciones de los progenitores F_1 se denominan generación F_2, generación F_3, etc.

Ciertos rasgos «se desvanecen» En su primer grupo de cruces, Mendel tomó polen de plantas con semillas lisas y lo introdujo en los órganos reproductores femeninos de plantas de la línea con semillas rugosas. Como muestra la parte izquierda de la sección de Resultados de la **Figura 13.3,** todas las semillas producidas por la progenie de este cruce eran lisas. Esto fue sorprendente por dos motivos. En primer lugar, los rasgos no se mezclaban para formar un fenotipo intermedio. En cambio, la forma de semillas lisas parecía intacta. Este resultado difería enormemente de las predicciones de la hipótesis de la herencia por combinación. En segundo lugar, el determinante genético de las semillas rugosas parecía haber desaparecido. ¿Desapareció porque el determinante de las semillas rugosas estaba situado en el óvulo (producido por la flor femenina) en vez de en los espermatozoides producidos por el polen de la flor masculina? En general, ¿importaba qué

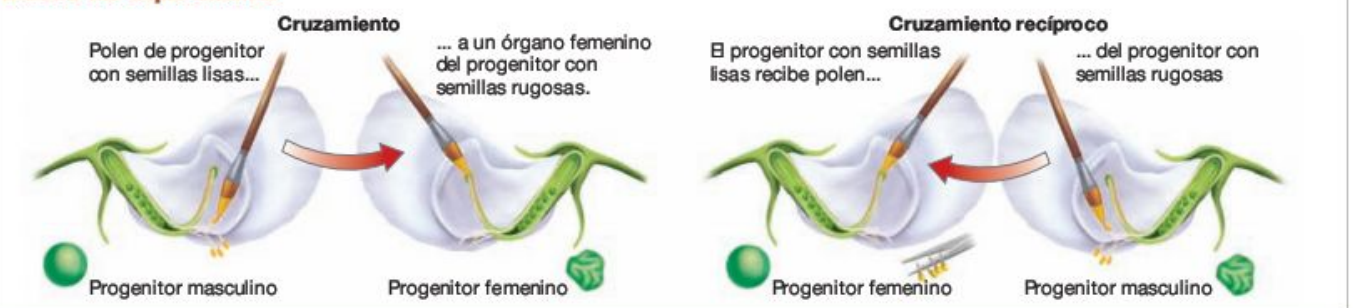
Experimento

Pregunta: ¿Está afectada la herencia de la forma de la semilla porque el determinante genético esté en el gameto masculino o en el femenino?

Hipótesis: El tipo de gameto *sí* afecta a la herencia de la forma de la semilla.

Hipótesis nula: El tipo de gameto *no* afecta a la herencia de la forma de la semilla.

Diseño del experimento:



Predicción de la hipótesis del «sexo sí importa»: Los fenotipos de los descendientes serán distintos en los dos cruces.

Predicción de la hipótesis nula: Los fenotipos de los descendientes serán idénticos en los dos cruces.

Resultados:

Primer cruce: Todos los descendientes tienen semillas lisas.

Segundo cruce: Todos los descendientes tienen semillas lisas.

Conclusión: No importa si el determinante genético para la forma de la semilla proviene del gameto masculino o del femenino.

FIGURA 13.3 Un cruzamiento recíproco.

PREGUNTA ¿Cuál es el objetivo de un cruzamiento recíproco?

progenitor y qué gameto tuviera un determinante genético concreto?

Para responder a estas preguntas, Mendel realizó un segundo grupo de cruces, esta vez con polen obtenido de un individuo nacido de un guisante de semilla rugosa (véase la Figura 13.3). Estos cruces completaron un **cruce recíproco:** grupo de fecundaciones donde el fenotipo materno del primer cruce es el fenotipo paterno del segundo cruce, y el fenotipo paterno del primer cruce es el fenotipo materno del segundo cruce.

En este caso, los resultados de los cruces recíprocos fueron idénticos: toda la progenie F_1 del segundo cruce tenía semillas lisas, igual que en el primer cruce. Este segundo cruce estableció que no importa si los determinantes genéticos para la forma de las semillas están en el progenitor femenino o en el masculino. Pero quedaba una pregunta: ¿qué había sucedido con el determinante genético de las semillas rugosas?

Rasgos dominantes y recesivos Mendel plantó las semillas F_1 y dejó que los individuos se autopolinizaran cuando maduraron. Recogió las semillas producidas por muchas plantas de la generación F_2 resultante y observó que 5.474 eran lisas y 1.850 eran rugosas. Esta observación era llamativa. Las semillas rugosas reaparecían en la generación F_2 tras desaparecer por completo en la generación F_1. Esto era asombroso. Nadie había observado antes este fenómeno, simplemente porque lo habitual era que los biólogos terminaran sus experimentos con la generación F_1.

Mendel inventó algunos términos muy importantes para describir este resultado. Denominó **recesivo** al determinante genético para la forma rugosa. Este término resultaba apropiado porque ninguno de los individuos F_1 tenía semillas rugosas, lo que significa que el determinante de las semillas rugosas parecía retroceder o hacerse latente o esconderse. En cambio, Mendel llamó **dominante** al determinante genético de las semillas lisas. Este término era preciso porque el determinante de las semillas lisas parecía dominar al determinante de las semillas rugosas cuando ambos estaban presentes. Es importante observar, no obstante, que en Genética el término *dominante* no tiene mucho que ver con el uso habitual de esta palabra, de poderoso o superior. Investigaciones posteriores han demostrado que los individuos con el fenotipo dominante no tienen necesariamente mayor eficacia biológica que aquellos con el fenotipo recesivo. Ni los determinantes genéticos dominantes son necesariamente más frecuentes que los recesivos. Por ejemplo, un alelo raro y dominante causa una enfermedad mortal en las personas, llamada enfermedad de Huntington. En Genética, los términos *dominancia* y *recesivo* identifican *únicamente* qué fenotipo se observa en individuos que llevan dos determinantes genéticos diferentes. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar por qué el alelo para la polidactilia, que causa la formación de dedos extra en las personas, se considera dominante mientras que los alelos asociados con la formación de cinco dedos se consideran recesivos.

Mendel también observó que las semillas lisas y rugosas de la generación F_2 mantenían una proporción de 2,96:1, o básicamente 3:1. La proporción 3:1 significaba que, en promedio, de cada cuatro individuos, tres tenían el fenotipo dominante y uno tenía el recesivo. En otras palabras, aproximadamente 3/4 de las semillas F_2 eran lisas y 1/4 eran rugosas.

Sin embargo, antes de intentar interpretar este patrón, para Mendel era importante establecer que los resultados no estaban restringidos a la herencia de la forma de la semilla. De modo que repitió el experimento con cada uno de los seis rasgos restantes de las plantas del guisante. En cada caso obtuvo resultados similares: los productos de los cruces recíprocos eran los mismos; una forma del rasgo siempre era dominante independientemente del progenitor del que provenía; la progenie F_1 solo mostraba el rasgo dominante y no presentaba un fenotipo intermedio; y en la generación F_2, la proporción de individuos con fenotipos dominantes y recesivos era aproximadamente de 3:1.

¿Cómo podían explicarse estos patrones? Mendel respondió a estas preguntas con una serie de proposiciones sobre la naturaleza y el comportamiento de los determinantes hereditarios. Estas hipótesis figuran entre los descubrimientos más brillantes de la historia de la Biología.

Naturaleza y comportamiento de los determinantes hereditarios

Los resultados de Mendel eran claramente inconsistentes con la hipótesis de la herencia por combinación. Para explicar los patrones observados, Mendel propuso otra hipótesis llamada herencia particular. Mantuvo que los determinantes hereditarios no se mezclan ni adquieren características nuevas o modificadas por el uso. De hecho, los determinantes hereditarios mantienen su integridad de generación en generación. En vez de mezclarse, funcionan como entidades o partículas separadas.

Las hipótesis de Mendel eran la única forma de explicar que los fenotipos desaparecieran en una generación y reaparecieran intactos en la siguiente. También representaba una ruptura fundamental con las ideas que habían prevalecido durante cientos de años.

¿Qué son los genes, los alelos y los genotipos? Los genetistas actuales utilizan la palabra **gen** para indicar el determinante hereditario de un rasgo. Por ejemplo, el factor hereditario que determina la diferencia entre las semillas lisas y rugosas de los guisantes se denomina gen de la forma de la semilla.

Las observaciones de Mendel fueron incluso más agudas. También propuso que cada individuo posee dos versiones de cada gen. En la actualidad las distintas versiones del mismo gen se llaman **alelos.** Los diferentes alelos son los responsables de la variación en los rasgos estudiados por Mendel. En el caso del gen de la forma de la semilla, un alelo de este gen es el responsable de la forma lisa mientras que otro alelo es el responsable de la forma rugosa. Los alelos presentes en un individuo determinado se llaman **genotipo.** El genotipo de un individuo tiene un profundo efecto sobre su fenotipo (rasgos físicos).

La hipótesis de que los alelos existen en parejas era importante porque dio a Mendel un marco para explicar la dominancia y lo recesivo. Propuso que algunos alelos son dominantes y otros recesivos. Recuerda que dominante y recesivo identifican qué fenotipo aparece realmente en un individuo cuando están presentes ambos alelos. En los guisantes, el alelo

de las semillas lisas es dominante; el alelo de las semillas rugosas es recesivo. Por tanto, siempre que haya un alelo de semilla lisa, la semilla será lisa. Cuando ambos alelos presentes son de semilla rugosa (y, por tanto, no está presente ningún alelo de semilla lisa), la semilla será rugosa.

Estas hipótesis explican por qué el fenotipo de las semillas rugosas desaparecía en la generación F_1 y reaparecía en la generación F_2. Pero, ¿por qué las semillas lisas y rugosas se presentaban con una proporción de 3:1 en la generación F_2?

Principio de segregación Para explicar la proporción 3:1 de fenotipos en los individuos F_2, Mendel razonó que los dos alelos de cada gen deben segregarse (es decir, separarse) a distintos gametos durante la formación de óvulos y espermatozoides en los progenitores. Como resultado, cada gameto contiene un alelo de cada gen. Esta idea se llama **principio de segregación.**

Para explicar cómo funciona este principio, Mendel utilizó una letra para indicar el gen de un rasgo determinado. Por ejemplo, *R* representa el gen de la forma de la semilla. Utilizó mayúsculas (*R*) para simbolizar el alelo dominante, y minúsculas *(r)* para simbolizar el alelo recesivo. (Observa que los símbolos de los genes siempre se ponen en cursiva).

Con estos símbolos, Mendel describió el genotipo de los individuos de la línea pura con semillas lisas (dominante) como *RR*. El genotipo de la línea pura con semillas lisas (recesivo) es *rr*. Como los individuos *RR* y *rr* tienen dos copias del mismo alelo, se dice que son **homocigóticos** para el gen de la forma de la semilla (*homo* es la raíz griega que significa «igual», mientras que *cigo* significa «uncidos juntos»). Los individuos de la línea pura siempre producen descendencia con el mismo fenotipo porque son homocigóticos; no está presente ningún otro alelo.

La **Figura 13.4a** muestra un diagrama de lo que les sucedió a estos alelos cuando Mendel cruzó las líneas puras *RR* y *rr*. De acuerdo con su análisis, los progenitores *RR* producen óvulos y espermatozoides que llevan el alelo *R*, mientras que los progenitores *rr* producen gametos con el alelo *r*. Cuando dos gametos (uno de cada progenitor) se unen, producen descendencia con el genotipo *Rr*. A estos individuos, con dos alelos diferentes del mismo gen, se les llama **heterocigóticos** (*hetero* es la raíz griega que significa «diferente»). Como el alelo *R* es dominante, toda la descendencia F_1 producía semillas lisas.

¿Por qué aparecen los dos fenotipos en una proporción 3:1 en la generación F_2? Un cruce entre progenitores heterocigotos para el gen en cuestión se llama **cruce monohíbrido.** Mendel propuso que durante la formación de gametos en los individuos F_1 (heterocigóticos), los alelos emparejados *Rr* se separaban en distintos gametos. Como resultado, aproximadamente la mitad de los gametos lleva el alelo *R* y la otra mitad el alelo *r* (**Figura 13.4b**). Durante la autofecundación, un espermatozoide determinado tiene la misma probabilidad de fertilizar un óvulo *R* que un óvulo *r*.

Años después de que Mendel publicara su trabajo, R. C. Punnett inventó una técnica sencilla para predecir los genotipos y los fenotipos que deberían aparecer en la descendencia resultante. Una **tabla de Punnett** se basa en los siguientes pasos:

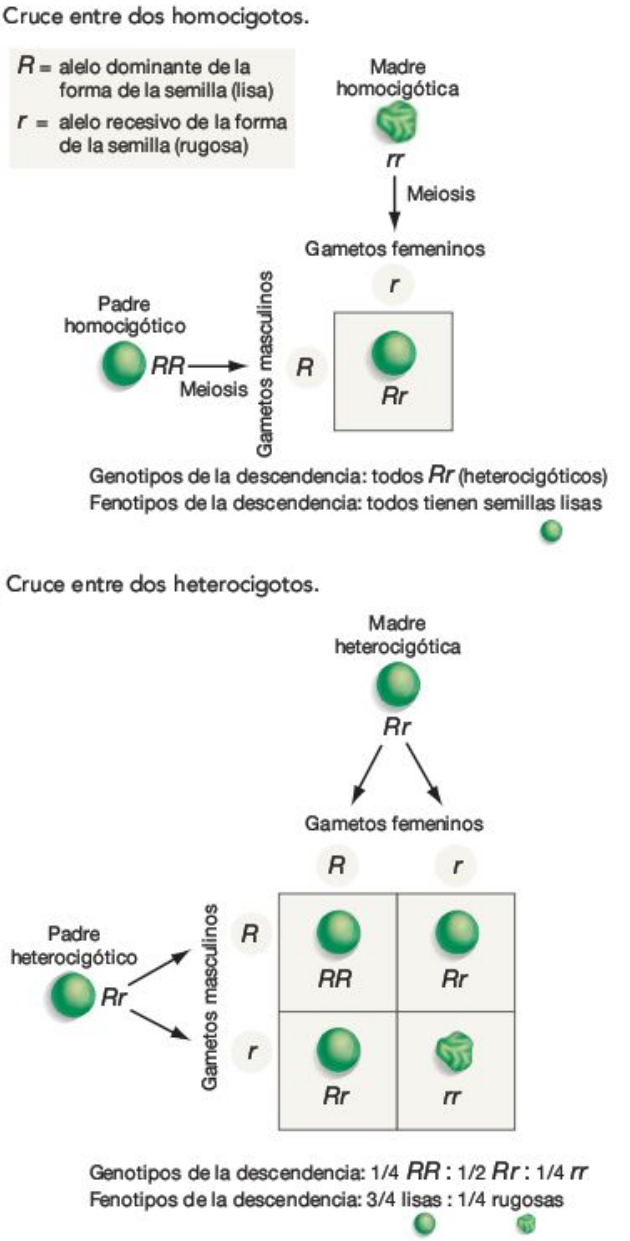


FIGURA 13.4 Mendel analizó la descendencia F_1 y F_2 de un cruce entre líneas puras. Observa que cuando construyes una tabla de Punnett, solo necesitas enumerar cada tipo único de gameto en el encabezado de las filas y las columnas. Por ejemplo, aunque los alelos *RR* se separan en el progenitor masculino del apartado (a), solo tienes que poner el alelo *R* en la tabla, no *R* y *R*.

PREGUNTA Al construir una tabla de Punnett, ¿es importante colocar los gametos masculinos o femeninos en la izquierda o encima de la primera fila? ¿Por qué sí o por qué no?

1. Escribir el genotipo de cada gameto producido por un progenitor en cada fila.
2. Escribir el genotipo de cada gameto producido por el otro progenitor en cada columna.

3. Crear cuadros en la tabla compuesta por las filas y columnas.
4. Rellenar los cuadros con los genotipos de la descendencia que resultan de la fusión de los genotipos de los gametos de las filas y las columnas apropiadas.
5. Predecir las proporciones de cada genotipo y fenotipo en la descendencia contando los genotipos y los fenotipos de la descendencia de cada cuadro. En **BioHabilidades 9** se explica cómo realizar este proceso.

Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de definir el objetivo de una tabla de Punnett y explicar por qué no es necesario crear una tabla de 2 x 2 en la Figura 13.4a, con los dos alelos *r* segregados de la madre *rr* en las columnas y los dos alelos *R* segregados del padre *RR* en las filas.

Como ejemplo del paso final del análisis de un cruce, la tabla de Punnett de la Figura 13.4b predice que 1/4 de la descendencia F_2 será *RR*, 1/2 será *Rr*, y 1/4 será *rr*. Como el alelo *R* es dominante sobre el alelo *r*, 3/4 de la descendencia deberían tener semillas lisas y 1/4 debería tener semillas rugosas. Estos resultados son *exactamente* los que obtuvo Mendel en sus experimentos con guisantes. De la forma más sencilla y elegante posible, su interpretación explica la proporción 3:1 entre semillas lisas y rugosas observada en la descendencia F_2 y la misteriosa reaparición de las semillas rugosas.

La expresión **modelo genético** significa un conjunto de hipótesis que explica cómo se hereda un rasgo concreto. La **Tabla Resumen 13.1** resume el modelo de Mendel para explicar los patrones básicos en la transmisión de rasgos de los progenitores a la descendencia. Estas hipótesis a veces se llaman leyes de Mendel. Su modelo genético supuso una ruptura radical con las hipótesis de la herencia por combinación y la herencia de caracteres adquiridos que dominaban anteriormente los conocimientos científicos sobre la herencia.

Comprobación del modelo

El modelo de Mendel explicaba sus resultados de un modo lógico. Pero, ¿es correcto? Para responder a esta pregunta, Mendel realizó una serie de experimentos con la progenie F_2, descritos en la Figura 13.4b. Estos experimentos ponían a prueba dos importantes predicciones:

1. Las plantas con el fenotipo recesivo (semillas rugosas) son *rr*. Por tanto, solo deberían producir descendencia *rr* cuando se autopolinizan o se cruzan con otros individuos con semillas rugosas.
2. Las plantas con el fenotipo dominante (semillas lisas) pueden ser *Rr* o *RR*. Estos dos genotipos deberían estar presentes en la proporción 2:1. Es decir, debería haber el doble de heterocigotos que de homocigotos en los individuos con semillas lisas. Los individuos con el genotipo *RR* deberían producir solo descendencia *RR* cuando se autopolinizan. En cambio, los individuos *Rr* deberían producir descendencia con la misma proporción 3:1 de fenotipos lisos:rugosos observada en el cruce mostrado en la Figura 13.4b.

Mendel plantó las semillas F_2 y dejó que las plantas se autopolinizaran una vez maduras. Después examinó los fenotipos de las semillas F_3. Confirmó la primera predicción: las plantas F_2 con semillas rugosas siempre producían descendencia con semillas rugosas. Este resultado era coherente con la afirmación de que esas plantas F_2 tenían un genotipo *rr*.

¿Y la descendencia de los progenitores con fenotipo dominante? Mendel dejó que se autopolinizaran 565 plantas de semillas lisas. De estas, 193 plantas producían sóolo descendencia con semillas lisas. Mendel dedujo que estos progenitores tenían el genotipo *RR*. En cambio, 372 progenitores con semillas lisas producían semillas que eran lisas o bien rugosas. Mendel dedujo que en estos individuos el genotipo parental era *Rr*. En su experimento, la proporción de *Rr* a *RR* en los progenitores (según los individuos de semillas lisas o rugosas que produjeron) era de 372:193 o 1,93:1. Esto se acerca mucho a la predicción de 2:1. Mendel observó el mismo patrón cuando dejó que los individuos F_2 de los otros seis cruces (en los que participaba el color de las semillas y otros rasgos) se autofecundaran. Estos resultados corroboraban su modelo sin lugar a dudas.

TABLA RESUMEN **13.1** **El modelo de Mendel para explicar los resultados de un cruce entre líneas puras**

Afirmaciones de Mendel	Comentarios
1. Los guisantes tienen dos versiones, o alelos, de cada gen.	Esto también es cierto en muchos otros organismos.
2. Los alelos no se mezclan.	Los determinantes hereditarios mantienen su integridad de generación en generación.
3. Cada gameto contiene un alelo de cada gen.	Esto se debe al principio de la segregación: los alelos de cada gen se segregan durante la formación de los gametos.
4. Los progenitores masculinos y femeninos contribuyen equitativamente al genotipo de su descendencia.	Cuando se fusionan los gametos, los descendientes adquieren un total de dos alelos para cada gen, uno de cada progenitor.
5. Algunos alelos son dominantes sobre otros alelos.	Cuando están presentes en el mismo individuo un alelo dominante y otro recesivo del mismo gen, ese individuo tiene el fenotipo dominante.

PREGUNTA ¿Cuál es la diferencia entre genes y alelos, genotipo y fenotipo, individuo homocigótico y heterocigótico, y alelos dominantes y recesivos?

13.2 Experimentos de Mendel con dos rasgos

Trabajar con un rasgo cada vez permitió a Mendel establecer que no se producía herencia por combinación. También le permitió deducir que cada gen con el que estaba trabajando tenía dos alelos y postular el principio de la segregación. El asunto más importante que trató era si el principio de segregación seguía siendo cierto cuando las líneas parentales se diferenciaban en dos rasgos.

Para explorar este tema, Mendel cruzó una línea pura que producía semillas lisas y amarillas con otra línea pura que producía semillas rugosas y verdes. La descendencia F_1 de este cruce debería ser heterocigótica para ambos genes. El cruce entre progenitores heterocigótica para dos rasgos se llama **cruce dihíbrido.**

Los primeros experimentos de Mendel habían establecido que el alelo de las semillas amarillas era dominante respecto al alelo de las semillas verdes; estos alelos se designaron como *Y* (amarillo), e *y* (verde). Como indica la **Figura 13.5,** había dos posibilidades distintas respecto a cómo se transmitirían a la descendencia los alelos de estos dos genes diferentes (el gen de la forma de las semillas y el gen del color de las semillas).

La primera posibilidad era que el alelo de la forma y el alelo del color presentes en cada progenitor se separaran y se transmitieran de forma independiente. Esta hipótesis se llama combinación independiente, porque los dos alelos se separarían y combinarían en los gametos independientemente (Figura 13.5a). La segunda posibilidad era que el alelo de la forma y el alelo del color se transmitieran juntos a los gametos. Esta hipótesis se puede llamar combinación dependiente, porque la transmisión de un alelo dependería de la transmisión de otro (Figura 13.5b).

Como muestra la Figura 13.5, sería de esperar que la descendencia F_1 del cruzamiento tuviera el fenotipo dominante (semillas amarillas y lisas), tanto si los alelos se transmitían juntos como si lo hacían por separado. Cuando Mendel realizó el cruce y observó los individuos F_1, esto era exactamente lo que encontró. Toda la descendencia F_1 tenía semillas lisas y amarillas. Todos estos individuos eran heterocigotos para ambos genes.

Sin embargo, a diferencia de la situación en la generación F_1, las dos hipótesis establecen predicciones radicalmente distintas acerca de lo que Mendel debería haber observado cuando dejó que los individuos F_1 se autofecundaran y produjeran una generación F_2. Si los alelos se combinan independientemente y de forma aleatoria para formar gametos, entonces cada progenitor heterocigoto debería producir cuatro genotipos distintos en los gametos, como muestra la Figura 13.5a. Resulta una tabla de Punnett de cuatro filas y cuatro columnas, y predice que debería haber nueve genotipos distintos en la descendencia y cuatro fenotipos. Además, los fenotipos de semillas amarillas-lisas, verdes-lisas, amarillas-rugosas y verdes-rugosas deberían estar presentes con una frecuencia de 9/16, 3/16, 3/16 y 1/16, respectivamente. Esto equivale a una proporción de 9:3:3:1. Pero si los alelos de cada progenitor permanecen juntos, entonces una tabla de Punnett de dos filas y dos columnas predeciría solo tres posibles genotipos en la descendencia y únicamente dos fenotipos, como muestra la Figura 13.5b. La hipótesis de la combinación dependiente predice que la descendencia F_2 debería ser amarilla-lisa o verde-rugosa, con una proporción de 3:1. Observa que las tablas de Punnett establecen predicciones específicas acerca del resultado de un experimento, basadas en una hipótesis concreta respecto a qué alelos están presentes en cada progenitor y cómo se transmiten.

Cuando Mendel examinó los genotipos de la generación F_2, encontró que se ajustaban a las predicciones de la hipótesis de la combinación independiente. Cuatro fenotipos estaban presentes, con frecuencias muy próximas a la predicción de 9/16, 3/16, 3/16 y 1/16, y la proporción prevista de 9:3:3:1 (Figura 13.5a). De acuerdo con estos resultados, aceptó la hipótesis de que los alelos de distintos genes se transmiten de forma independiente. Este resultado se denominó **principio de la combinación independiente.**

Si entiendes el principio de la combinación independiente, debería tener sentido para ti que un individuo con el genotipo *AaBb* produzca gametos con los genotipos *AB*, *Ab*, *aB* y *ab*. Deberías ser capaz de predecir los genotipos de los gametos producidos por los individuos con los genotipos *AABb*, *PpRr* y *AaPpRr*.

Un cruzamiento de prueba para confirmar las predicciones

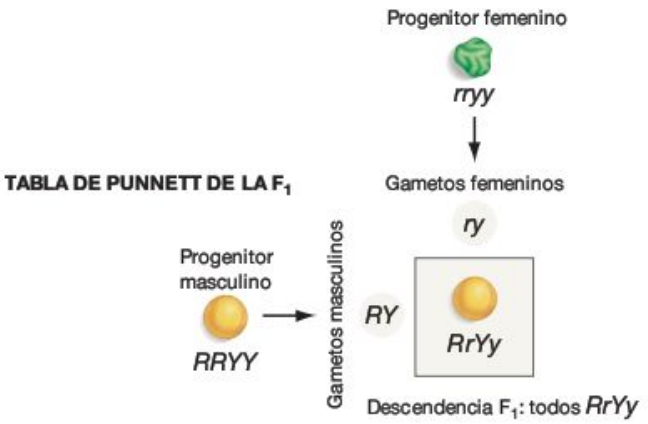
Mendel realizó experimentos con combinaciones de rasgos distintas de la forma y color de la semilla y obtuvo resultados similares a los de la Figura 13.5c. Cada pareja de rasgos producía una proporción de 9:3:3:1 de fenotipos en la progenie de la generación F_2. Incluso realizó unos pocos cruces estudiando tres rasgos cada vez. Aunque todos estos datos resultaron consistentes con el principio de la combinación independiente, el máximo apoyo de esta hipótesis provino de un tipo de experimentos distinto.

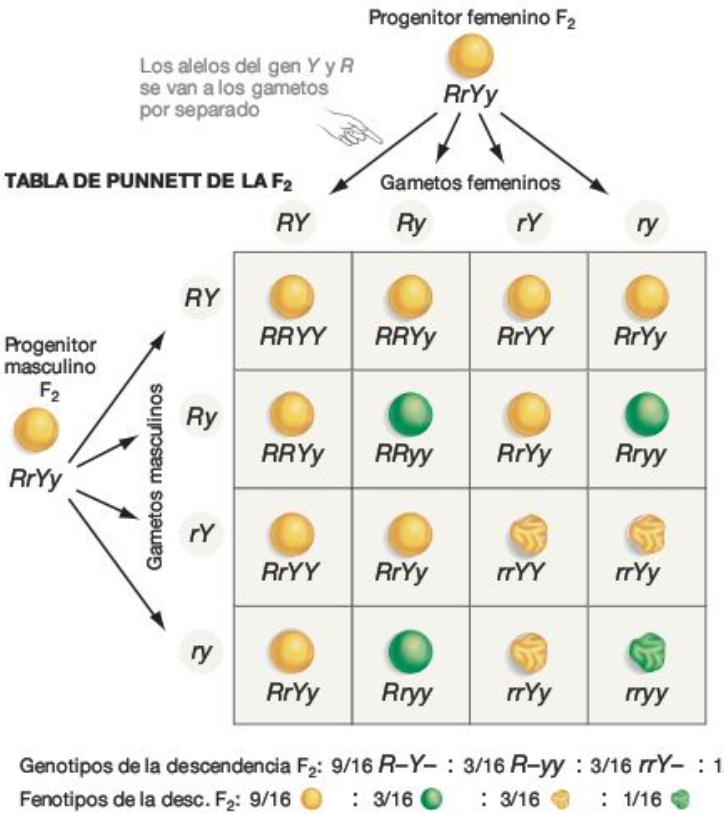
Al diseñar este estudio, el objetivo de Mendel era poner a prueba la predicción de que una planta *RrYy* produce cuatro tipos distintos de gametos en la misma proporción. Para conseguirlo, Mendel inventó una técnica llamada cruzamiento de prueba. Un **cruzamiento de prueba** emplea un progenitor que aporta únicamente alelos recesivos a su descendencia para ayudar a determinar el genotipo desconocido del segundo progenitor. Los cruzamientos de prueba son útiles porque la contribución genética del progenitor homocigótico recesivo es fácil de predecir y analizar.

Como resultado, un cruzamiento de prueba permite realizar experimentos para comprobar la contribución genética del otro progenitor. Si el otro progenitor tiene el fenotipo dominante pero un genotipo desconocido, los resultados del cruzamiento de prueba permiten a los investigadores deducir si ese progenitor es homocigótico o heterocigótico para el alelo dominante.

En este caso, Mendel realizó un cruzamiento de prueba entre progenitores que eran *RrYy* y *rryy*. Los tipos y las pro-

(a) Hipótesis de la combinación independiente: los alelos de distintos genes no se quedan juntos cuando se forman los gametos.

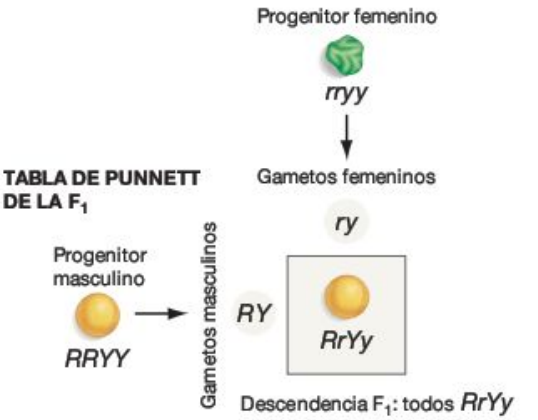


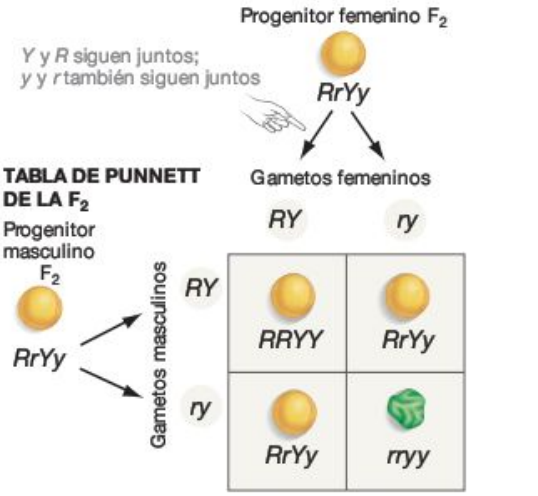


Genotipos de la descendencia F_2: 9/16 *R–Y–* : 3/16 *R–yy* : 3/16 *rrY–* : 1/16 *rryy*

Fenotipos de la desc. F_2: 9/16 : 3/16 : 3/16 : 1/16

(b) Hipótesis de la combinación dependiente: los alelos de distintos gentes se quedan juntos cuando se forman los alelos.





Genotipos de la descendencia F_2: 1/4 *RRYY* : 1/2 *RrYy* : 1/4 *rryy*

Fenotipos de la desc. F_2: 3/4 : 1/4

R = alelo dominante de la forma de la semilla (lisa)
r = alelo recesivo de la forma de la semilla (rugosa)
Y = alelo dominante del color de la semilla (amarilla)
y = alelo recesivo del color de la semilla (verde)

(c) Resultados de Mendel.

Fenotipo de la generación F_2				
Número	315	101	108	32
Proporción de los descendientes	9/16	3/16	3/16	1/16

Total: 556

Estos datos son consistentes con las predicciones de la combinación independiente

FIGURA 13.5 Mendel analizó la descendencia F_1 y F_2 de un cruce entre líneas puras respecto a dos rasgos. Cualquiera de los dos acontecimientos podría ocurrir cuando se transmiten alelos de distintos genes a la descendencia: los alelos podrían separarse independientemente a los gametos, o bien los alelos del mismo progenitor podrían transmitirse juntos, generación tras generación.

porciones de la descendencia resultante se pueden predecir con la tabla de Punnett que se muestra en la **Figura 13.6.** Si el principio de combinación independiente es válido, debería haber cuatro tipos de descendencia en proporciones iguales.

¿Cuáles fueron, sin embargo, las proporciones reales observadas? Mendel realizó este experimento y a continuación examinó las semillas producidas por la progenie. Encontró que 31 eran lisas y amarillas, 25 lisas y verdes, 27 rugosas y amarillas, y 26 rugosas y verdes. Como se predecía, los números son casi idénticos a los 27,5 individuos esperables con cada genotipo, para un total de 110 individuos. La proporción de fenotipos según la predicción era de 1:1:1:1, que se cumplía en la proporción observada. El cruzamiento de prueba había confirmado, por tanto, el principio de la combinación independiente.

El trabajo de Mendel proporcionó un sólido marco conceptual al estudio de la genética de transmisión, los patrones que tienen lugar cuando los alelos pasan de una generación a la siguiente. Este marco de trabajo se basaba en (1) la segregación de alelos distintos pero emparejados en gametos separados, y (2) la combinación independiente de los alelos que afectan a distintos rasgos. Los experimentos que acabas de revisar eran brillantes en su diseño, ejecución e interpretación. Desafortunadamente, fueron ignorados durante 34 años.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Mendel's Experiments
The Principle of Independent Assortment

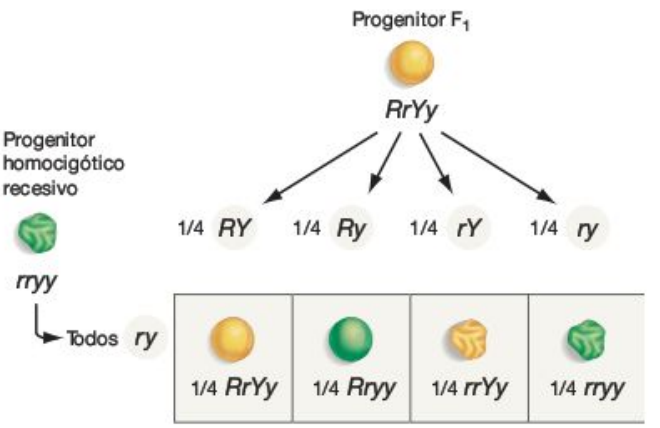


FIGURA 13.6 Las predicciones del principio de la combinación independiente pueden evaluarse en un cruzamiento de prueba. Si el principio de la combinación independiente es correcto y los progenitores *RrYy* producen cuatro tipos de gametos en una proporción igual, entonces un cruce entre progenitores *RrYy* y *rryy* debería producir cuatro tipos de descendientes en proporciones iguales, como muestra esta tabla de Punnett.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Mendel descubrió que los individuos tienen dos alelos de cada gen, y que cada gameto recibe uno de los dos alelos presentes en un progenitor. Este es el principio de la segregación.
- Mendel descubrió que los alelos de distintos genes se transmiten a los gametos de forma independiente. Este es el principio de la combinación independiente.
- Los alelos analizados por Mendel eran dominantes o recesivos, lo que significa que los individuos heterocigóticos tenían el fenotipo dominante.

Deberías ser capaz de...

Utilizar los problemas genéticos al final de este capítulo para practicar las siguientes habilidades:

1) Empezando con padres de genotipos conocidos, crear y analizar tablas de Punnett para predecir los genotipos y los fenotipos de su descendencia F_1 y F_2, y después calcular la frecuencia esperable de cada genotipo y fenotipo (Problemas de genética n.º 12, 17, 19, 21).
2) Conociendo el resultado de un cruce, deducir los genotipos y los fenotipos de los progenitores (Problemas de genética n.º 13, 15, 23, 24, 25).

13.3 Teoría cromosómica de la herencia

Los historiadores de la ciencia debaten a menudo por qué el trabajo de Mendel fue ignorado durante tanto tiempo. Casi con total certeza, era difícil que los biólogos de esa época entendieran y absorbieran su empleo de la teoría de la probabilidad para explicar los resultados y el tratamiento cuantitativo de los datos. También podría ser verdad que la teoría de la herencia por combinación estuviera tan afianzada que hubiera una tendencia a rechazar sus resultados por peculiares o increíbles. En todo caso, el trabajo de Mendel no fue apreciado hasta 1900, cuando tres grupos de biólogos, trabajando con distintas plantas y animales, «descubrieron» por separado las principales conclusiones de Mendel.

El redescubrimiento del trabajo de Mendel, 16 años después de su muerte, encendió el joven campo de la Genética. Los experimentos de Mendel establecían las reglas básicas que gobiernan la transmisión de rasgos de los progenitores a la descendencia. Describían los patrones de la herencia. Pero, ¿qué proceso es el responsable de estos patrones? Dos biólogos, trabajando por separado, hallaron la respuesta. Walter Sutton y Theodor Boveri se dieron cuenta de que la meiosis podía ser la responsable de las leyes de Mendel. Cuando esta hipótesis se publicó en 1903, explotó la investigación genética.

Recuerda del Capítulo 12 que la meiosis es el tipo de división celular que precede a la formación de gametos. Los detalles del proceso se resolvieron en las décadas finales del siglo XIX. Lo que Sutton y Boveri advirtieron es que la meiosis no

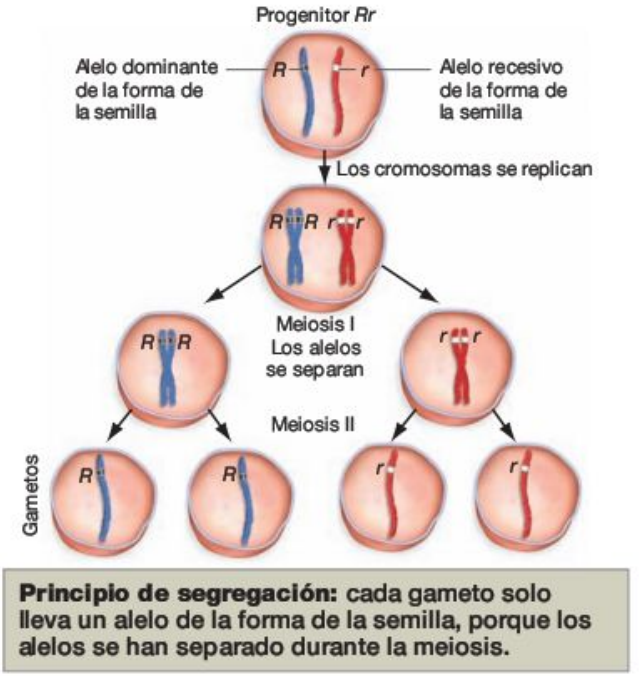


FIGURA 13.7 La meiosis es la responsable del principio de la segregación. Los dos alelos de un progenitor se segregan a gametos distintos, como propuso Mendel, porque los cromosomas homólogos se separan en la meiosis I.

solo reduce el número de cromosomas a la mitad, sino que también explica el principio de segregación y el principio de la combinación independiente.

El núcleo celular en la parte superior de la **Figura 13.7** ilustra el descubrimiento fundamental de Sutton y Boveri: la hipótesis de que los cromosomas están compuestos por los determinantes hereditarios de Mendel, o genes. En este ejemplo, se muestra el gen de la forma de la semilla en una posición determinada del cromosoma. Este lugar se conoce como ***locus*** («lugar»; plural: *loci*). Un *locus* genético es la situación física de un gen. Los cromosomas paternos y maternos mostrados en la Figura 13.7 poseen distintos alelos del gen de la forma de la semilla. Un alelo determina semillas lisas *(R)*, mientras que el otro determina semillas rugosas *(r)*.

Las fases siguientes en la Figura 13.7 muestran cómo estos alelos se segregan a distintas células hijas durante la meiosis I, cuando los cromosomas homólogos se separan. La separación física de los alelos durante la anafase de la meiosis I es la responsable del principio de segregación de Mendel.

La **Figura 13.8** sigue el destino de los alelos de dos genes distintos, en este caso, de la forma y del color de la semilla, durante la meiosis. Como estos genes están situados en distintos cromosomas no homólogos, se combinan independientemente uno del otro en la meiosis I. Resultan cuatro tipos de gametos, en una proporción igual. Esta es la base física del principio de la combinación independiente de Mendel.

Sutton y Boveri formalizaron estas observaciones en la **teoría cromosómica de la herencia.**

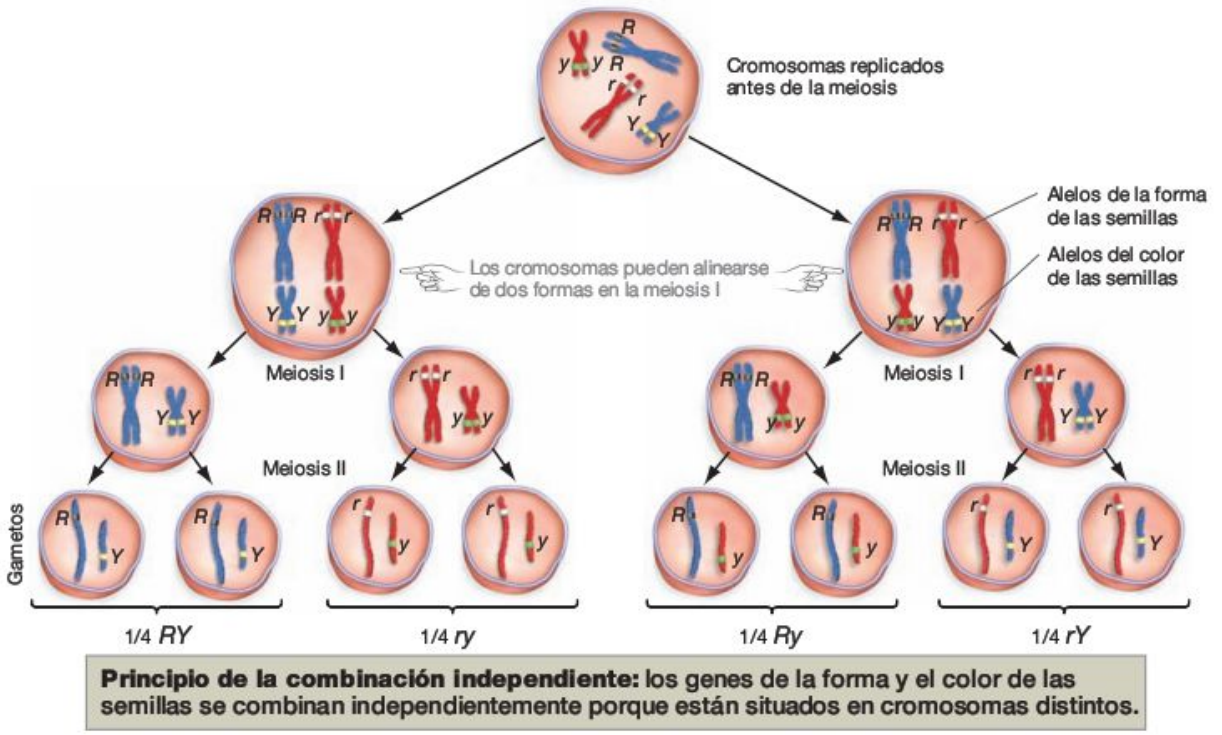


FIGURA 13.8 La meiosis es la responsable del principio de la combinación independiente. Los alelos de distintos rasgos se combinan de forma independiente, como había propuesto Mendel, porque los cromosomas no homólogos se combinan independientemente en la meiosis I. Se ha empleado un color distinto para los cromosomas maternos y paternos para que resulte más claro.

Como otras teorías en Biología, la teoría cromosómica consiste en un modelo (una serie de observaciones sobre el mundo natural) y un proceso que explica el modelo. La teoría cromosómica postula que las leyes de Mendel se pueden explicar por la alineación independiente y separación de los cromosomas homólogos en la meiosis I.

No obstante, cuando Sutton y Boveri publicaron sus resultados, la hipótesis de que los cromosomas están compuestos por genes no se había puesto a prueba. ¿Qué experimentos confirmaron que los cromosomas contienen genes?

13.4 Comprobación y extensión de la teoría cromosómica

En la primera década del siglo XX, un humilde insecto adquirió gran importancia como organismo modelo para verificar la teoría cromosómica de la herencia. Este organismo, la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*, ha estado desde entonces en el centro de los estudios genéticos. La *Drosophila melanogaster* tiene todas las características de un organismo modelo útil para estudios experimentales en Genética: pequeño tamaño, fácil de criar en el laboratorio, un corto ciclo reproductor (unos diez días) y abundante descendencia (hasta varios centenares por cada apareamiento). La elaborada anatomía externa de este insecto también hace posible identificar interesantes variaciones fenotípicas en los individuos (**Figura 13.9a**).

(a) Mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*.

(b) El color de los ojos es un rasgo variable.

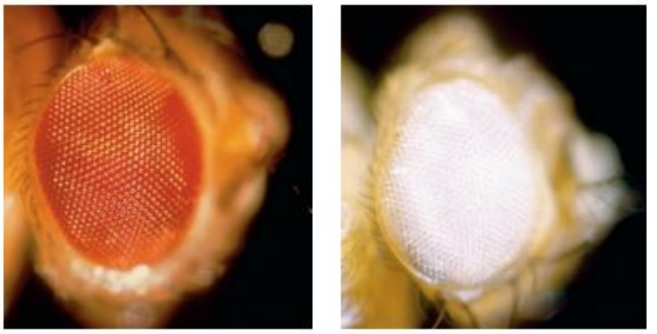


FIGURA 13.9 La mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*, es un importante organismo modelo en Genética.

EJERCICIO En el apartado (b), señala el fenotipo considerado salvaje y el fenotipo considerado como un mutante raro.

Thomas Hunt Morgan y sus alumnos adoptaron a la *Drosophila* como organismo modelo. Pero como la *Drosophila* no es una especie domesticada como el guisante de jardín, Morgan no disponía de variantes fenotípicas como las semillas lisas y rugosas de Mendel. Por tanto, uno de los primeros objetivos de la investigación de Morgan era simplemente encontrar y caracterizar individuos con distintos fenotipos.

El grupo de Morgan llamó **tipo salvaje** a los individuos con el fenotipo más frecuente. Pero al examinar las moscas, Morgan descubrió un macho que tenía ojos blancos en vez de los ojos rojos del tipo salvaje (**Figura 13.9b**). Este individuo tenía un fenotipo diferenciado y fácil de reconocer, distinto del fenotipo normal. Morgan dedujo que el fenotipo ojos blancos resultaba de una **mutación:** cambio en un gen (en este caso, el gen que determina el color de los ojos). A los individuos con ojos blancos (o con otros rasgos atribuibles a mutaciones) se los llama **mutantes.**

Para estudiar cómo se hereda el rasgo de los ojos blancos en las moscas de la fruta, Morgan cruzó una hembra de ojos rojos con el macho mutante de ojos blancos. Toda la progenie F_1 tenía ojos rojos. Pero cuando Morgan hizo el cruzamiento recíproco, apareando hembras de ojos blancos con machos de ojos rojos, obtuvo un resultado diferente: todas las hembras F_1 tenían ojos rojos, pero todos los machos F_1 tenían ojos blancos. Recuerda que los individuos resultantes de los cruzamientos recíprocos de Mendel siempre eran similares unos a otros. Pero los de Morgan no lo eran. El experimento indicaba una relación indudable entre el sexo de la progenie y la herencia del color de los ojos. Cuando el progenitor hembra tenía ojos blancos, el fenotipo de ojos blancos aparecía en los machos F_1. ¿Cómo podían encajar estas observaciones en las leyes mendelianas de la herencia?

Descubrimiento de los cromosomas sexuales

Nettie Stevens empezó a estudiar cariotipos de insectos aproximadamente al mismo tiempo que Morgan empezó a trabajar con la *Drosophila*. Una de sus observaciones destacadas fue la llamativa diferencia en los cromosomas de machos y hembras del escarabajo *Tenebrio molitor*. En las hembras de esta especie, las células diploides contienen 20 cromosomas grandes. Pero las células diploides de los machos contenían 19 cromosomas grandes y 1 cromosoma pequeño. Stevens llamó cromosoma Y al cromosoma pequeño. Este cromosoma Y se emparejaba con uno de los cromosomas grandes en la meiosis I, que ya había sido denominado cromosoma X. El X y el Y eran diferentes en forma y tamaño, pero funcionaban como homólogos en la meiosis. Trabajos posteriores demostraron que aunque los cromosomas X e Y contienen distintos genes, tienen regiones lo suficientemente parecidas como para provocar un verdadero emparejamiento en la profase de la meiosis I. En la actualidad, X e Y se llaman cromosomas sexuales.

Stevens también observó que los escarabajos hembra tenían dos cromosomas X, mientras que los escarabajos macho tenían un X y un Y. Basándose en esta observación, propuso que el genotipo del individuo en los cromosomas sexuales (XX para las hembras y XY para los machos) determina el género del individuo.

Herencia ligada a X y la teoría cromosómica

Para explicar los resultados de sus cruces con moscas de ojos blancos, Morgan unió sus datos a las observaciones de Stevens sobre los cromosomas sexuales. Las *Drosophila* hembras, como las *Tenebrio* hembras, tienen dos cromosomas X; los machos de la mosca del vinagre presentan un X y un Y, igual que los *Tenebrio* machos. Como resultado, la mitad de los gametos producidos por una mosca macho debería llevar un cromosoma X, y la otra mitad, un cromosoma Y (**Figura 13.10**).

Morgan se dio cuenta de que el patrón de transmisión del cromosoma X en machos y hembras podía explicar los resultados de sus cruzamientos recíprocos. En concreto, propuso que el gen para los ojos blancos en las moscas de la fruta está situado en el cromosoma X y que el cromosoma Y no tiene un alelo de este gen. Esta hipótesis se llama **herencia ligada a X** o **ligado a X.** (La propuesta de que un gen reside en el cromosoma Y se llama **herencia ligada a Y** o **ligado a Y.** Proponer que un gen está en uno de los cromosomas sexuales se llama **herencia ligada al sexo** o **ligado al sexo**). La observación clave es que, aunque los cromosomas X e Y se unan durante la profase de la meiosis I, se diferencian en forma, tamaño y contenido de genes.

De acuerdo con la hipótesis de la herencia ligada a X, una hembra tiene dos copias del gen que determina el color de los ojos porque tiene dos cromosomas X. Uno de estos cromosomas proviene del progenitor macho y el otro del progenitor hembra. Un macho, en cambio, solo tiene una copia del gen del color de los ojos porque solo tiene un cromosoma X, aportado por su madre.

Las tablas de Punnett de la **Figura 13.11** muestran que los resultados experimentales de Morgan pueden explicarse si el gen del color de los ojos se encuentra en el cromosoma X, y si el alelo del color rojo es dominante sobre el alelo del color blanco. En esta figura, el alelo de ojos rojos se denota w^+, mientras que el alelo de los ojos blancos se denota w. (En la genética de la mosca del vinagre, el símbolo + siempre indica el rasgo del tipo salvaje y el símbolo del gen a menudo denota el fenotipo mutante; por ejemplo, w se refiere al fenotipo mutante de ojos blancos). El cromosoma Y presente en los machos se designa simplemente como Y. Con estos símbolos, los genotipos del experimento se escriben como w^+ w^+ para las hembras de ojos rojos, wY para los machos de ojos blancos; ww para las hembras de ojos blancos; y w^+Y para los machos de ojos rojos. Si estudias los genotipos de la descendencia, deberías convencerte de que los resultados que predice la hipótesis de la herencia ligada a X se corresponden con los resultados observados.

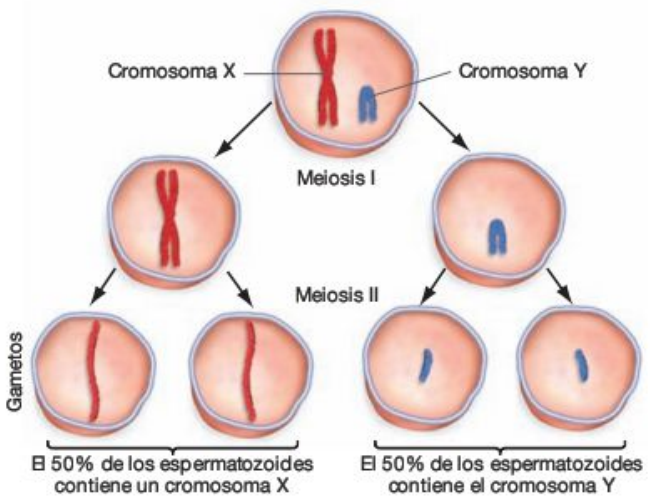


FIGURA 13.10 Los cromosomas sexuales se emparejan durante la meiosis I, después se separan para formar gametos X y gametos Y. Los cromosomas sexuales se unen en la meiosis I en las moscas del vinagre machos, aunque los cromosomas X e Y tienen distinta forma y tamaño. (No hay sobrecruzamiento en las moscas macho). Así pues, la mitad de los espermatozoides resultantes de la meiosis lleva un cromosoma X, y la otra mitad un cromosoma Y.

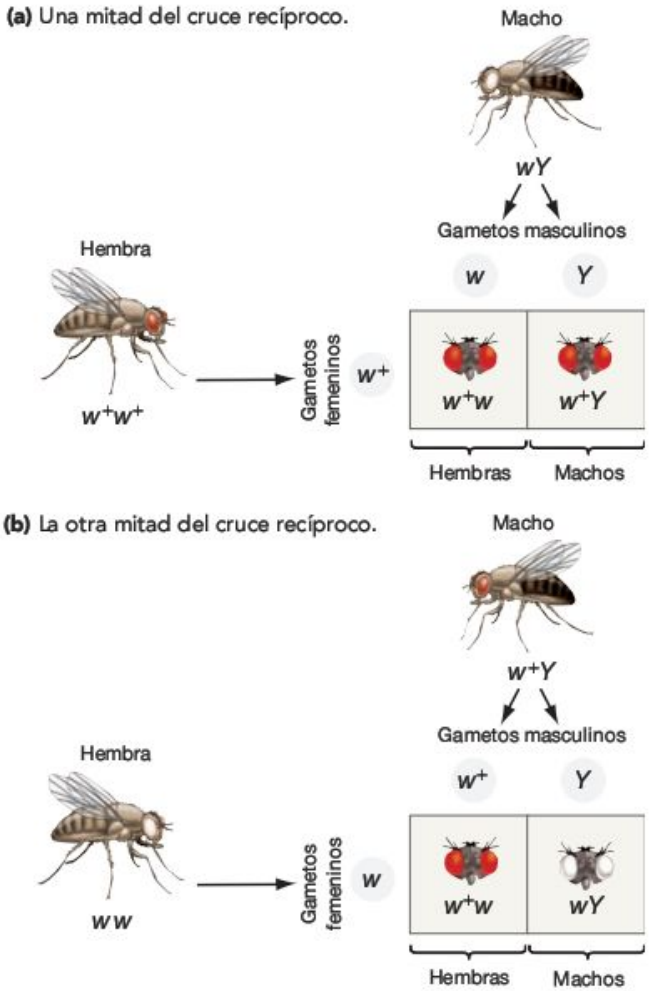


FIGURA 13.11 Los cruces recíprocos confirman que el color de los ojos en la *Drosophila* es un rasgo ligado a X. Cuando Morgan cruzó hembras de ojos rojos con machos de ojos blancos y después cruzó hembras de ojos blancos con machos de ojos rojos, observó unos resultados radicalmente distintos. Esto era consistente con su hipótesis de que el color de los ojos es un rasgo ligado a X en las moscas del vinagre.

EJERCICIO Morgan también cruzó hembras de ojos rojos w^+w con varones de ojos rojos, w^+Y. Construye una tabla de Punnett para predecir los tipos y las proporciones de los genotipos y los fenotipos resultantes de la descendencia.

Cuando los cruzamientos recíprocos arrojan resultados diferentes, como los mostrados en la Figura 13.11, es probable que el gen en cuestión esté situado en un cromosoma sexual. Recuerda del Capítulo 12 que los cromosomas no sexuales se llaman **autosomas.** Los genes de los cromosomas no sexuales presentan **herencia autosómica.**

El descubrimiento de Morgan de la herencia ligada a X conllevaba un mensaje aún más importante. En la *Drosophila,* el gen de los ojos blancos se correlaciona claramente con la herencia del cromosoma X. Esta correlación era una prueba importante de la hipótesis de que los cromosomas contienen genes. El descubrimiento de la herencia ligada a X convenció a la mayoría de los biólogos de que la teoría cromosómica de la herencia era correcta. Si entiendes este razonamiento, deberías ser capaz de explicar por qué la herencia ligada al sexo era coherente con las predicciones de la teoría cromosómica.

¿Qué sucede cuando los genes están en el mismo cromosoma?

Cuando experimentos posteriores confirmaron que los genes son ciertamente los componentes físicos de los cromosomas, el resultado impulsó a Morgan y otros genetistas a reevaluar el principio de Mendel de la combinación independiente. El asunto central era que los genes no podrían combinarse de forma independiente si estaban situados en el mismo cromosoma. La asociación física de genes que se encuentran en el mismo cromosoma se llama **ligamiento** (observa que los términos *ligamiento* y *ligado al sexo* tienen un significado diferente. Si dos o más genes están ligados, significa que están en el mismo cromosoma. Si un único gen está ligado al sexo, significa que está situado en un cromosoma sexual).

El primer ejemplo de genes ligados implicaba al cromosoma X de las moscas de la fruta. Una vez que Morgan hubo establecido que el gen de ojos blancos estaba en el cromosoma X de la *Drosophila,* él y sus colaboradores establecieron que uno de los varios genes que determinan el color del cuerpo también está situado en el X. Los alelos de los ojos rojos *(w^+)* y el cuerpo gris *(y^+)* son dominantes sobre los alelos de los ojos blancos *(w)* y el cuerpo amarillo *(y)*. (Asegúrate de que no confundes el símbolo del cromosoma Y en machos, Y, con el alelo del cuerpo amarillo, *y*).

Así pues, parecía lógico predecir que los genes ligados siempre se transmitirían juntos durante la formación de los gametos. O, dicho de otro modo, los genes ligados deberían infringir el principio de la combinación independiente. Recuerda de la Sección 13.2 que la combinación independiente se cumple cuando los genes están en distintos cromosomas, porque los alelos de genes no ligados se segregan a los gametos de forma independiente durante la meiosis I. Pero cuando los genes están en el mismo cromosoma, sus alelos van juntos a los gametos. La **Figura 13.12** muestra que una mosca del vinagre hembra con un cromosoma X que contiene los alelos *w* e *y*, y otro cromosoma X que contiene los alelos w^+ e *y* debería generar solo dos clases de gametos en igual número durante la meiosis, en vez de las cuatro clases definidas por el principio de la combinación independiente. ¿Es esto lo que ocurre realmente?

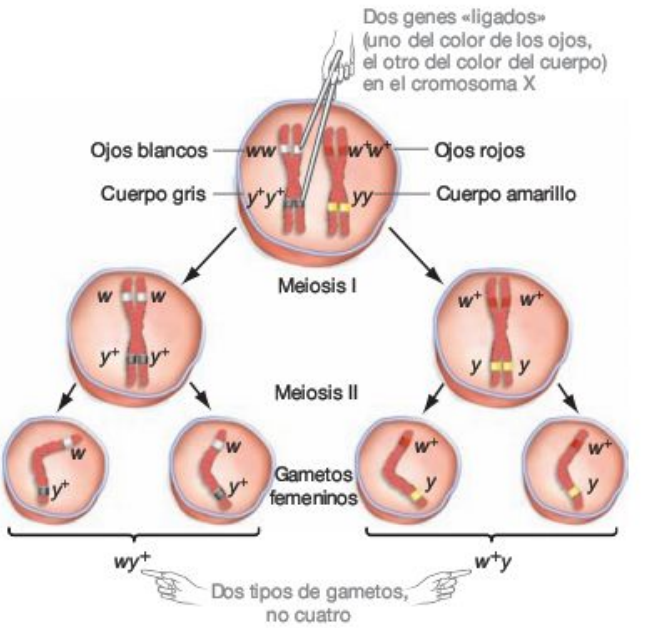


FIGURA 13.12 Los genes ligados se heredan juntos. Si el gen *w* y el gen *y* estuvieran en distintos cromosomas, entonces esta hembra produciría cuatro tipos de gametos en vez de solo dos tipos, como se muestra aquí.

EJERCICIO Enumera los cuatro genotipos que se producirían si los genes *w*-*y* no estuvieran ligados.

Primeros estudios de genes ligados Para determinar si los rasgos ligados se comportan como se predecía, Morgan realizó cruces como el descrito en la sección de Diseño experimental de la **Figura 13.13.** Esta figura introduce nuevas abreviaturas. Cuando se escribe un genotipo, simplemente se reseñan los alelos relevantes presentes. Cuando se refieren a genes ligados, los biólogos utilizan una barra oblicua (/) para separar los alelos presentes en cromosomas homólogos. Por ejemplo, las moscas de la fruta hembras de este experimento tenían alelos wy^+ en un cromosoma X y alelos w^+y en el otro cromosoma X. Este genotipo se escribe wy^+/w^+y.

La tabla de Resultados de la Figura 13.13 resume los fenotipos y los genotipos observados en la descendencia masculina de este cruzamiento experimental. Observa que la mayoría de estos machos tenía un cromosoma X con una de las dos combinaciones de alelos presentes en sus madres: wy^+ o w^+y. Así pues, los alelos *blancos* y *amarillos* no se segregan de forma independiente la mayor parte de las ocasiones. Pero un pequeño porcentaje de los machos tenía otros fenotipos y genotipos nuevos: *wy* y w^+y^+. Morgan llamó a estos individuos **recombinantes** porque la combinación de alelos de su cromosoma X era diferente de las combinaciones de alelos presentes en la generación parental.

Para explicar este resultado, Morgan propuso que los gametos con genotipos nuevos, recombinantes, se generaban cuando tenía lugar el sobrecruzamiento en la profase de la meiosis I en las hembras. Recuerda del Capítulo 12 que el sobrecruzamiento supone un intercambio físico de segmentos de cromosomas homólogos. El sobrecruzamiento tiene lugar al

Experimento

Pregunta: ¿Cumplirán el principio de la combinación independiente los genes si están en el mismo cromosoma?

Hipótesis de los genes ligados: Los genes ligados incumplirán el principio de la combinación independiente.

Hipótesis nula: Los genes ligados seguirán el principio de la combinación independiente.

Diseño del experimento:

Predicción: Como estos dos genes están ligados a X, los descendientes machos sólo tendrán una copia de cada gen, de su madre; los dos genotipos posibles de los descendientes machos son wy^+/Y y w^+y/Y.

Predicción de la hipótesis nula: Son posibles cuatro genotipos en los machos ($wy^+/Y : w^+y/Y : wy/Y : w^+y^+/Y$) y ocurrirán con la misma frecuencia.

Resultados:

Descendientes machos

	Fenotipo	Genotipo	Número
		wy^+ / Y	4.292
		w^+y / Y	4.605
Fenotipos recombinantes		wy / Y	86
Fenotipos recombinantes		w^+y^+ / Y	44

Se observaron cuatro genotipos masculinos (en vez de dos), pero no con la misma frecuencia, como predice el principio de la combinación independiente

Conclusión: Ninguna hipótesis resulta totalmente corroborada. La combinación independiente no se aplica a los genes ligados: los genes ligados se segregan juntos *excepto* cuando ha ocurrido un sobrecruzamiento y recombinación genética.

FIGURA 13.13 Los genes ligados se heredan juntos a no ser que tenga lugar una recombinación.

menos una vez en cada pareja de cromosomas homólogos, y habitualmente muchas veces. (Los machos de la mosca del vinagre son una excepción a esta regla. Por razones desconocidas, no se realiza ningún sobrecruzamiento en estos machos). Como muestra la **Figura 13.14,** ocurrió un sobrecruzamiento en algún lugar entre los genes *w* e *y* en las hembras wy^+/w^+y. Los cromosomas recombinantes que resultaron tendrían los genotipos *wy* y w^+y^+ (véase el centro de la última fila de la figura). Si estos cromosomas acababan en un descendiente macho, producirían individuos con cuerpos amarillos y ojos blancos, junto con individuos con cuerpos grises y ojos rojos. Esto es exactamente lo que había observado Morgan.

El mensaje importante de los experimentos de Morgan era que los genes ligados se heredan juntos a no ser que ocurra un sobrecruzamiento. Cuando tiene lugar un sobrecruzamiento, se da la recombinación genética. Estos resultados cimentaban la conexión entre la meiosis I y las leyes de Mendel. Los alelos ligados se segregan juntos a no ser que ocurra un sobrecruzamiento físico entre cromosomas homólogos.

Mapa de ligamiento *(«linkage»)* En un experimento como el ilustrado en la Figura 13.13, los investigadores calculan la frecuencia de recombinación como el número de descendientes con fenotipos recombinantes dividido por el número total de descendientes. Con los cruces de blanco y amarillo, cerca del 1,4 por ciento de la descendencia tiene fe-

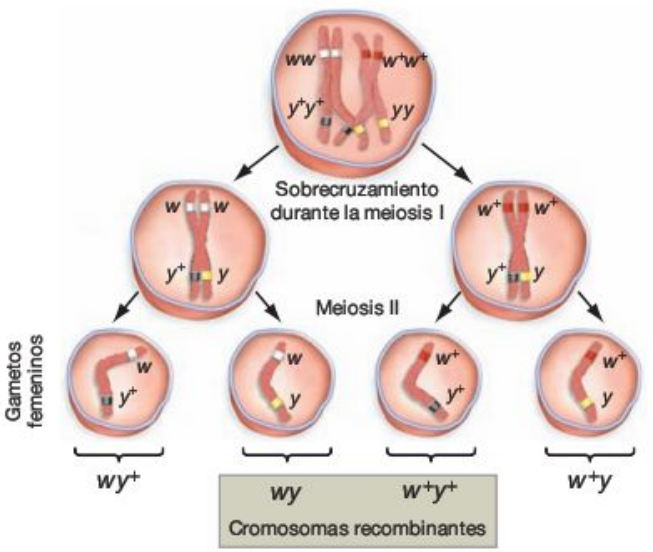


FIGURA 13.14 La recombinación genética resulta del sobrecruzamiento. Para explicar los resultados de la Figura 13.13, Morgan propuso que ocurría un sobrecruzamiento entre los genes *w* y los genes *y* en un pequeño porcentaje de las hembras F_1 durante la meiosis I. Los cromosomas recombinantes resultantes producirían los fenotipos recombinantes observados en los machos F_2 (date cuenta de que los genes *y* y *w* están realmente mucho más cerca de lo que se muestra aquí).

notipos recombinantes, indicativos de que tienen genotipos recombinantes. Pero cuando Morgan y sus colaboradores realizaron los mismos tipos de cruces con distintos pares de rasgos ligados a X, el equipo encontró que la fracción de gametos recombinantes variaba. Por ejemplo, cuando los cruces implicaban a moscas con genes ligados a X para los ojos blancos y un fenotipo mutante llamado «quetas chamuscadas» (*sn*), los machos con cromosomas recombinantes para estos dos genes aparecían con una frecuencia del 19,6 por ciento.

Morgan explicó estas observaciones con un salto conceptual: propuso que los genes están dispuestos en una secuencia lineal a lo largo del cromosoma. De acuerdo con la hipótesis de Morgan, la distancia física entre los genes determina con qué frecuencia tiene lugar un sobrecruzamiento entre ellos. El sobrecruzamiento es aleatorio y puede producirse en cualquier lugar de toda la longitud del cromosoma. Basándose en estas observaciones, es lógico predecir que cuanto más pequeña sea la distancia entre dos genes cualquiera de un cromosoma, menor será la probabilidad de que ocurra un sobrecuzamiento en algún punto entre los dos genes. La idea básica es que la distancia física entre genes es proporcional a la posibilidad de que ocurra un sobrecruzamiento entre los genes (**Figura 13.15**).

A. H. Sturtevant, un alumno que estudiaba con Morgan, se dio cuenta que la variación en la frecuencia de recombinación tenía una consecuencia importante: si los genes están alineados a lo largo del cromosoma y si la frecuencia de sobrecruzamiento es una función de la distancia física entre los genes, entonces debería ser posible averiguar dónde están unos genes en relación a otros basándose en la frecuencia de recombinantes entre distintos pares. Es decir, debería ser posible crear un **mapa genético.** Un mapa genético es un diagrama que muestra las posiciones relativas de los genes en un cromosoma determinado.

Sturtevant propuso que para construir un mapa genético, la unidad de distancia en un cromosoma debería ser simplemente el porcentaje de descendientes que tienen fenotipos recombinantes respecto a dos genes. Sturtevant llamó a esta unidad el centiMorgan (cM), en homenaje a su mentor. Una unidad del mapa, o 1 centiMorgan, representa la distancia física que produce un 1 por ciento de descendientes recombinantes. Por ejemplo, propuso que los genes del color de los ojos y de forma erizada en las moscas de la fruta están a una distancia de 19,6 unidades en el cromosoma X, porque la recombinación entre estos genes resulta en un 19,6 por ciento de descendientes recombinantes, de promedio (**Figura 13.16a**). El gen amarillo (*y*) del color del cuerpo y el gen *(w)* de los ojos blancos, en cambio, solo están separados en 1,4 unidades.

¿Dónde está el gen *amarillo* respecto al gen *quetas chamuscadas*? Los recombinantes se presentaron en el 21 por ciento de los gametos producidos por las hembras $y^+sn^+/y\ sn$, lo que significa que *y* y *sn* están separados por 21 cM. Sturtevant dedujo que el gen de los ojos blancos debe estar situado *entre* los genes del cuerpo amarillo y las quetas chamuscadas, como muestra la Figura 13.16a. Averiguar dónde están situados los genes respecto de otros genes es como encajar las piezas de un puzzle, y colocar a *w* entre *y* y *sn* es la única manera de sumar correctamente las distancias entre las parejas. La observación clave es que 21 cM (la distancia entre *y* y *sn*) es igual a 1,4 cM + 19,6 cM, o la suma de las distancias entre *y* y *w* y entre *w* y *sn*. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar por qué *w* no puede estar situado *por encima* de *y* en la Figura 13.16a.

La **Figura 13.16b** muestra un mapa genético parcial del cromosoma X de la *Drosophila melanogaster* y los datos en los que se basan las posiciones en el mapa. Con estos razonamientos y datos como estos, Sturtevant ensambló un primer mapa genético. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de añadir el gen llamado *alas sin venas en cruz* al cromosoma de la Figura 13.16b. Está a 13,7 cM del *amarillo*, a 12,3 cM del *blanco*, 7,3 cM de *quetas chamuscadas*, y a 22,4 cM de *alas en miniatura*.

¿Incumplen el principio de la combinación independiente *todos* los genes ligados? Cuando se produce sobrecruzamiento, los nuevos genotipos resultantes se corresponden con los que se producirían si los genes implicados estuvieran en distintos cromosomas. O, dicho de otro modo, el sobrecruzamiento elimina el ligamiento y hace que parezca que el principio de la combinación independiente sí está funcionando.

FIGURA 13.15 La distancia física entre los genes determina la frecuencia del sobrecruzamiento. El sobrecruzamiento ocurre generalmente al menos una vez en todas las meiosis en cada pareja homóloga de cromosomas, y a menudo ocurre múltiples veces.

(a) Frecuencia de descendientes recombinantes, que puede utilizarse para construir un mapa de la distancia genética.

(b) Construcción de un mapa genético.

Frecuencia de sobrecruzamiento (%) entre algunos genes del cromosoma X de las moscas del vinagre

	Alas en miniatura	Ojos rubí
Cuerpo amarillo	36,1	7,5
Ojos blancos	34,7	6,1
Quetas chamuscadas	15,1	13,5
Alas en miniatura	—	28,6

FIGURA 13.16 La localización de los genes se puede situar en un mapa analizando la frecuencia de recombinaciones. (a) Los recombinantes entre el *locus* del cuerpo amarillo y el *locus* de los ojos blancos ocurren un 1,4 por ciento de las veces. Por tanto, estos genes están a una distancia de 1,4 unidades del mapa en el cromosoma. Los recombinantes entre el *locus* del cuerpo amarillo y el *locus* de las quetas chamuscadas de otro gen ligado a X ocurren el 21 por ciento de las veces. Pero los recombinantes entre el *locus* de los ojos blancos y el de las quetas chamuscadas solo tienen lugar el 19,6 por ciento de las veces. Por tanto, los genes deben estar dispuestos como se muestra. **(b)** Mapa genético parcial del cromosoma X en las moscas del vinagre.

EJERCICIO En el cromosoma del apartado (b), marca los genes naranja y azul. (¿Cuál es *rubí* y cuál es *alas en miniatura*?).

Para convencerte de que realmente es así, vuelve a observar los cuatro genotipos de gametos de la zona inferior de la Figura 13.14. Recuerda que estos estaban producidos por una hembra con un genotipo wy^+/w^+y. Los cuatro genotipos de los gametos reseñados son w^+y^+, w^+y, wy^+ y wy. Debería estar claro que estos son los mismos genotipos de gametos que produciría la meiosis si el genotipo materno fuera w^+wy^+y, lo que significa que los genes *blanco* y *amarillo* no estaban ligados.

Si el sobrecruzamiento ocurre con la suficiente frecuencia como para que estos cuatro genotipos de gametos se produzcan en proporciones iguales, entonces los resultados de un cruce con genes ligados serían indistinguibles de las predicciones de la combinación independiente. Cuando los genes están a 50 o más unidades en el mismo cromosoma, esto es lo que sucede, exactamente. Los genes se comportan como si se combinaran de forma independiente cuando el 50 por ciento de los gametos es recombinante respecto a los genes. Resulta que esto es lo que sucedía en los experimentos de Mendel. Los genes de dos de los rasgos con los que trabajaba están situados en el cromosoma número 1 de los guisantes, y al menos dos de los genes están en el cromosoma 4. En todos los casos, no obstante, los genes que analizó están a mucha distancia. Como resultado, el sobrecruzamiento era lo suficientemente frecuente como para producir las proporciones de 9:3:3:1 en los fenotipos de la F_2, que predecía la hipótesis de la combinación independiente.

Antes de analizar algunas extensiones de las leyes de Mendel, volvamos atrás y consideremos los acontecimientos que se acaban de repasar, desde el redescubrimiento del trabajo de Mendel en 1900 hasta el primer mapa cromosómico de Stutervant, publicado en 1913. En 1899 los genetistas no conocían las leyes básicas de la herencia. Pero en 1913 podían crear un mapa con la localización de los genes en los cromosomas. Se había producido una espectacular explosión del conocimiento.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La meiosis es el proceso responsable del principio de segregación de Mendel. Se produce porque los alelos de cromosomas homólogos se separan en la anafase de la meiosis I.
- La meiosis es el proceso responsable del principio de la combinación independiente de Mendel. Los alelos de distintos genes van a gametos de forma independiente porque las parejas de cromosomas homólogos se colocan aleatoriamente en la metafase de la meiosis I.
- Como la frecuencia del sobrecruzamiento entre genes se correlaciona con la distancia física entre ellos, se puede hacer un mapa de los cromosomas, utilizando el porcentaje observado de descendientes recombinantes como una unidad.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar los cromosomas implicados en un cruce entre guisantes *Pp* y *Pp*, y utilizar el diagrama para explicar por qué ocurre el principio de la segregación.
2) Dibujar los cromosomas implicados en un cruce entre guisantes *YyRr* e *YyRr*, y utilizar el diagrama para explicar por qué ocurre el principio de la combinación independiente.

13.5 Extensión de las leyes de Mendel

Los biólogos señalan que Mendel analizó el sistema genético más simple posible. Los rasgos que estudió no estaban ligados al sexo y estaban determinados solo por dos alelos de un

único gen, con alelos que eran completamente dominantes o recesivos.

Aun así, Mendel fue capaz de descubrir las leyes más básicas de la herencia. Investigar modelos simples es una estrategia de investigación extraordinariamente importante en Biología. Los investigadores casi siempre eligen analizar la situación más simple posible antes de explorar sistemas más complejos. Mendel probablemente habría fracasado, como tantos otros antes de él, si hubiera trabajado con modelos de herencia más complejos.

No obstante, una vez redescubierto el trabajo de Mendel, los investigadores empezaron a analizar rasgos y alelos cuya herencia era más complicada. Si los cruces experimentales producían progenies F_2 que no se ajustaban a la proporción esperada de 3:1 o 9:3:3:1 en los fenotipos, los investigadores sospechaban que algo estaba ocurriendo. En muchos casos sucedía que desentrañar la causa de resultados sorprendentes conducía a nuevas pistas sobre cómo funcionan los genes y la herencia. El descubrimiento de los genes ligados y los ligados al sexo fueron algunas de las excepciones y extensiones al trabajo de Mendel. ¿Cómo pueden contribuir al conocimiento más completo de la herencia los rasgos que no parecen cumplir las leyes de Mendel?

Alelos múltiples y rasgos polimorfos

Mendel trabajó con siete rasgos en total y solo 14 alelos, dos para cada rasgo. En la mayoría de las poblaciones, sin embargo, se pueden identificar docenas de alelos para cada gen. La existencia de más de dos alelos del mismo gen se conoce como **alelismo múltiple.** Como ejemplo, considera el gen de la proteína β-globina en humanos. La β-globina forma parte de la hemoglobina, que transporta oxígeno de los pulmones a los tejidos. En las últimas décadas, los biólogos han identificado y denominado más de 500 alelos distintos del gen de la β-globina. Muchos de estos alelos se asocian con fenotipos distintivos. Algunos alelos producen polipéptidos con una capacidad normal de transporte de oxígeno, mientras que otros provocan menor capacidad de transporte de oxígeno y distintos tipos de anemia. Además, otros alelos de la β-globina se asocian a una adaptación para vivir a gran altitud, menor estabilidad en temperaturas altas, o resistencia a los parásitos que infectan los glóbulos rojos y causan la malaria.

Cuando en una población están presentes más de dos fenotipos distintos por el alelismo múltiple, el rasgo es **polimorfo** («muchos-formado»). La capacidad de transporte de oxígeno en humanos es un rasgo muy polimorfo, porque existen muchos alelos del gen de la β-globina.

Dominancia incompleta y codominancia

Los términos *dominante* y *recesivo* describen qué fenotipo se observa cuando dos alelos distintos de un gen están presentes en el mismo individuo. En los siete rasgos estudiados por Mendel, solo el fenotipo asociado a un alelo (el «dominante») aparecía en los individuos heterocigóticos. Pero consideremos las flores llamadas «don diego de noche», mostradas en la **Figura 13.17a.** En esta especie, los biólogos han desarrollado

(a) El color de la flor es variable en los don diego.

(b) Dominancia incompleta en el color de las flores.

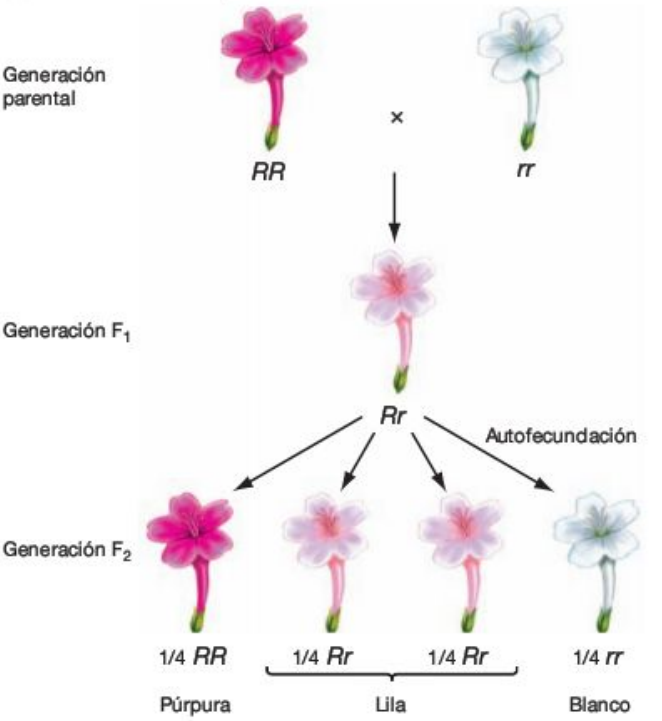


FIGURA 13.17 Cuando hay dominancia incompleta, los heterocigotos tienen fenotipos intermedios. (a) Los don diego de noche se llaman así porque sus flores se abren el caer la tarde. El color de las flores es muy variable. **(b)** La hipótesis que se ilustra es que el color de las flores está controlado por un único gen con dos alelos, simbolizados por *R* y *r*. Estos alelos muestran dominancia incompleta.

una línea pura con flores púrpuras y otra línea pura de flores blancas. Cuando se cruzan los individuos de estas dos cepas, toda su descendencia tiene color lila (**Figura 13.17b**). En los guisantes de Mendel, los cruces entre progenitores de flores púrpuras y blancas producían una descendencia de flores púrpuras. ¿Por qué hay esta diferencia?

Los biólogos respondieron a esta pregunta examinando los fenotipos de la generación F_2. Estos son la progenie de la autofecundación en individuos F_1 con flores de color lila. De las plantas F_2, 1/4 tienen flores púrpuras, 1/2 flores lilas, y 1/4 tienen flores blancas. Esta proporción de *fenotipos* de 1:2:1 es diferente a todo lo que se ha visto hasta ahora, pero encaja exactamente

en la proporción de *genotipos* de 1:2:1 producida cuando el color de la flor está controlado por un gen con dos alelos.

Para convencerte de que esta explicación es correcta, estudia el modelo genético mostrado en la Figura 13.17b. Según la hipótesis mostrada en el diagrama, la herencia del color de las flores en los don diego y los guisantes es idéntica, excepto que los alelos del don diego de noche muestran dominancia incompleta en vez de dominancia completa. Cuando ocurre **dominancia incompleta,** los heterocigotos tienen un fenotipo intermedio. En el caso de los don diego de noche, no dominan los alelos púrpura ni los blancos. En cambio, la progenie F_1 (todos heterocigotos) muestra un fenotipo intermedio entre los dos parentales.

La dominancia incompleta ilustra un punto general muy importante: la dominancia no es necesariamente un fenómeno de todo o nada. De hecho, muchos alelos presentan una relación llamada **codominancia.** Cuando ocurre la **codominancia,** los heterocigotos tienen el fenotipo asociado a *ambos* alelos. Como ejemplo, consideremos el gen *L* humano. Este gen codifica una glucoproteína de la membrana plasmática presente en los glóbulos rojos. Distintos alelos del gen *L* conducen a la aparición de glucoproteínas de membrana con distintas secuencias de aminoácidos. En la mayoría de las poblaciones humanas, solo están presentes dos alelos. Estos alelos se llaman L^M y L^N y codifican las glucoproteínas M y N. Así pues, hay tres genotipos: L^ML^M, L^ML^N, y L^NL^N. En los individuos L^ML^M, todas las glucoproteínas de membrana del tipo MN presentes en los glóbulos rojos tienen la secuencia primaria asociada al alelo L^M. En los individuos L^NL^N, todas las proteínas del tipo MN tienen la secuencia primaria del alelo L^N. Pero en los individuos L^ML^N, los glóbulos rojos tienen algunas glucoproteínas de membrana con el fenotipo M y otras con el fenotipo N. Como ambos alelos están representados en el fenotipo, los alelos se consideran codominantes.

¿Por qué varían las relaciones de dominancia entre los alelos? Una vez entendido qué hacen los genes a nivel molecular, es fácil ver por qué algunos alelos son dominantes, recesivos, codominantes o intermedios en dominancia. Los genes contienen la información necesaria para fabricar las moléculas de las células. Algunas de estas moléculas son proteínas que forman estructuras en células y organismos, como las proteínas MN de la membrana plasmática de los glóbulos rojos. Como los alelos *M* y *N* codifican proteínas con distintas secuencias de aminoácidos, ambas están presentes en las células de los individuos heterocigotos. En el fenotipo se detectan los productos de ambos genes, de modo que los alelos se consideran codominantes. La codominancia es frecuente en alelos asociados a proteínas de membrana como la proteína MN.

La dominancia completa e incompleta suele producirse en alelos que codifican enzimas. Los alelos de talla de la planta estudiados por Mendel, por ejemplo, codifican enzimas implicadas en la síntesis de una hormona del crecimiento clave. Un alelo recesivo tiene un defecto que impide funcionar a la enzima. Los individuos homocigóticos recesivos carecen de la hormona del crecimiento y son enanos. El alelo dominante, en cambio, codifica una enzima que funciona con normalidad. En heterocigotos, el alelo normal presente produce la suficiente enzima como para fabricar una cantidad normal de hormona del crecimiento. La talla es normal, y el alelo se considera dominante.

La situación en las flores don diego de noche es distinta. El gen *R* analizado en la Figura 13.17b codifica una enzima implicada en la producción de un pigmento púrpura en los pétalos de las flores. El alelo recesivo codifica una enzima disfuncional y provoca una ausencia total de pigmento. Como resultado, los homocigotos recesivos son blancos. En heterocigotos, sin embargo, la única copia normal del gen puede producir suficiente enzima para lograr una pequeña cantidad de pigmento púrpura. El resultado es el fenotipo lila. Los individuos homocigotos dominantes, en cambio, producen grandes cantidades de la enzima normal y, por tanto, suficiente pigmento para fabricar pétalos de color púrpura.

El mensaje es que los alelos pueden interaccionar de muchas formas, dependiendo de lo que hagan sus productos y de cómo funcionen. Además, recuerda que las relaciones de dominancia no tienen nada que ver con la eficacia biológica (capacidad de un individuo de producir descendencia en un ambiente determinado). Los alelos dominantes no confieren necesariamente mayor eficacia biológica, y no son necesariamente más frecuentes que los alelos recesivos. Recuerda que el alelo que causa la enfermedad de Huntington en humanos es letal, dominante y raro.

Pleiotropía

Hasta donde se sabe, los alelos que Mendel analizó solo afectaban a un rasgo. El gen del color de las semillas de los guisantes, por ejemplo, no parece afectar a otros aspectos del fenotipo del individuo. En cambio, se han documentado muchos casos en los que un único alelo afecta a una gran variedad de rasgos. Un gen que influencia muchos rasgos en vez de uno solo, se llama **pleiotrópico** («más-girar»). El gen responsable del **síndrome de Marfan** en las personas, llamado *FBN1*, es un buen ejemplo. Aunque las investigaciones actuales indican que solo está implicado un gen, las personas con síndrome de Marfan muestran un conjunto enorme de efectos fenotípicos: mayor altura, miembros y dedos desproporcionadamente largos, tórax de forma anómala, y problemas cardiacos potencialmente graves. Un gran porcentaje de estos individuos también tiene problemas de espalda. El gen asociado al síndrome de Marfan es pleiotrópico.

Los genes están influenciados por el ambiente físico y el ambiente genético

Cuando Mendel analizó la talla en sus experimentos, se aseguró de que todas las plantas recibieran una cantidad similar de luz solar y crecieran en un terreno parecido. Esto era importante porque los individuos con alelos para una talla grande se atrofian si no reciben nutrientes, luz solar o agua, tanto que se parecen a los individuos con alelos de enanismo. Para que Mendel analizara los determinantes hereditarios de la talla, tenía que controlar los determinantes ambientales de la talla. Se van a considerar cómo dos aspectos del ambiente afectan a los fenotipos: (1) el ambiente físico del individuo y (2) los alelos presentes en otros genes.

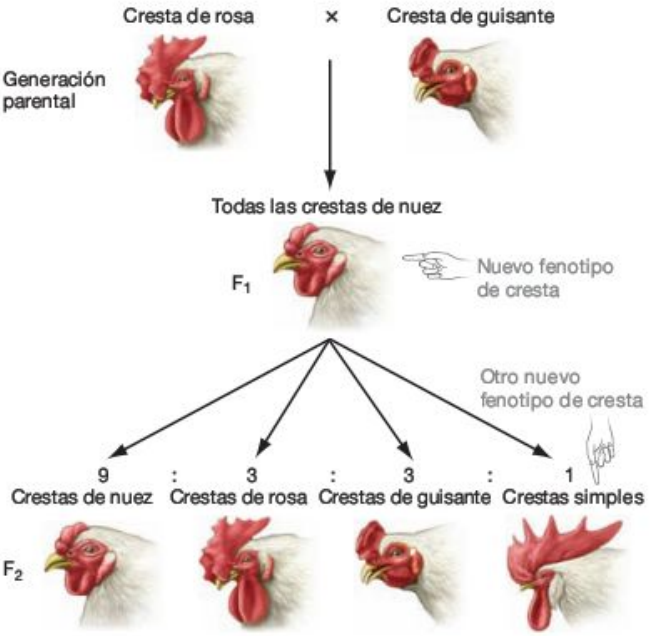
El ambiente físico ejerce una gran influencia sobre los fenotipos Los fenotipos producidos por la mayoría de los genes están fuertemente afectados por el ambiente físico del individuo. En consecuencia, el fenotipo de un individuo es a menudo un producto de su ambiente físico tanto como un producto de su genotipo. Por ejemplo, las personas con la enfermedad genética llamada **fenilcetonuria** (PKU) carecen de una enzima que ayuda a convertir el aminoácido fenilalanina en el aminoácido tirosina. Como resultado, la fenilalanina y una molécula relacionada, el ácido fenilpirúvico, se acumulan en los organismos de esas personas. Las moléculas interfieren con el desarrollo del sistema nervioso y producen un retraso mental grave. Pero si los individuos con PKU se identifican en el nacimiento y siguen una dieta con poca fenilalanina, entonces se desarrollan con normalidad. En muchos países, a los recién nacidos se les hace una prueba de rutina para detectar el déficit. La PKU es una enfermedad genética, pero no es inevitable ni invariable. Con una sencilla modificación en su ambiente físico (la dieta), los individuos con el genotipo de PKU pueden tener un fenotipo normal.

Las interacciones con otros genes ejercen una gran influencia sobre los fenotipos En los guisantes de Mendel, un único *locus* afectaba a la forma de la semilla. Además, los datos de Mendel demostraron que el fenotipo de la forma de la semilla no parecía estar influido por la acción de los genes del color de la semilla, color de la vaina, forma de la vaina, ni otros rasgos. Las semillas de guisantes que analizó eran lisas o arrugadas independientemente de los tipos de alelos presentes en otros *loci*.

Sin embargo, en muchos casos los genes no son tan independientes como el gen de la forma de la semilla en los guisantes. Consideremos un experimento clásico, publicado en 1905, sobre la morfología de las crestas de los pollos. Los investigadores, William Bateson y R. C. Punnett, cruzaron progenitores de líneas puras con crestas de rosa y guisante, y descubrieron que la descendencia F_1 tenía un fenotipo distinto, llamado cresta de nuez. Al criar estos individuos, su descendencia tenía crestas de nuez, rosa, guisante, y un cuarto fenotipo (llamado cresta simple) en una proporción de 9:3:3:1 (**Figura 13.18a**). El modelo genético de la **Figura 13.18b** explica los datos. Si la morfología de la cresta resulta de interacciones entre dos genes, simbolizados por *R* y *P*, si existe un alelo dominante y otro recesivo para cada gen, y si los cuatro fenotipos de cresta están asociados con los genotipos indicados en la parte inferior de la figura, entonces el cruce entre progenitores *RRpp* y *rrPP* arrojaría los resultados observados por Bateson y Punnett.

El punto clave es que los alelos de distintos genes afectan unos a otros de tal modo que alteran el fenotipo observado en estos individuos. Cuando tienen lugar estos tipos de interacciones entre genes, el fenotipo producido por un alelo depende de la acción de los alelos de otros genes. Si un pollo tiene un alelo *R*, su fenotipo depende del alelo presente en el gen *P*. Un caso especial de este fenómeno se llama **epistasis** («interrupción» o «disminución»). La epistasis tiene lugar cuando un alelo de un gen enmascara el efecto de un alelo de otro gen.

(a) Los cruces entre pollos con distintos fenotipos de crestas arrojan resultados extraños.



(b) Modelo genético para explicar los resultados.

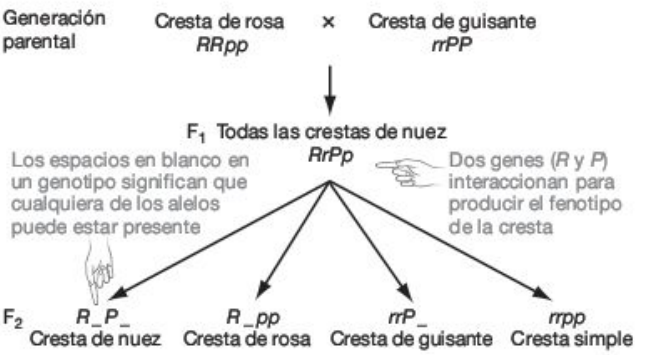


FIGURA 13.18 Distintos genes pueden interaccionar para determinar un rasgo. (a) Este cruce es raro porque aparecen nuevos fenotipos en la generación F_1 y en la F_2. **(b)** Para explicar los resultados, los investigadores propusieron que la forma de la cresta depende de dos genes que interaccionan. El fenotipo asociado a los alelos de cada gen depende del ambiente genético, en concreto, de los alelos del otro gen.

Rasgos cuantitativos

Mendel trabajó con **rasgos cualitativos,** características cualitativamente distintas. En los guisantes de jardín, el color de las semillas es amarillo o verde, no hay fenotipos intermedios. Pero muchos rasgos de los guisantes y otros organismos no son categorías diferenciadas. En las personas, por ejemplo, la talla, el peso y el color de la piel están en una escala de medida continua. Las personas no miden 160 cm o 180 cm, sin otras tallas posibles. La talla y muchas otras características presentan una variación cuantitativa (lo que significa que los individuos se diferencian en una cantidad) y se llaman **rasgos cuantitativos.** Al igual que los rasgos cualitativos, los cuantitativos

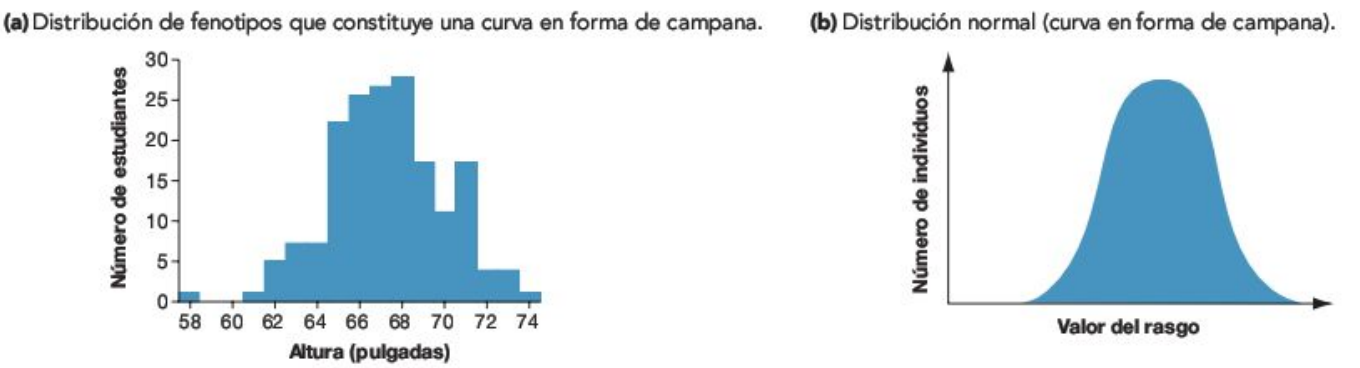


FIGURA 13.19 Los rasgos cuantitativos siguen una distribución normal. **(a)** Histograma que muestra las alturas de los estudiantes varones del Connecticut Agricultural College en 1914. **(b)** En la mayoría de los casos, la distribución de un rasgo cuantitativo en una población se aproxima a una curva en forma de campana, llamada distribución normal.

PREGUNTA El estudiante más bajo representado en el histograma mide 147 cm, y el más alto, 188 cm. ¿En qué se parecería un histograma de los varones de tu clase a la distribución del apartado (b)?

están muy influenciados por el ambiente físico. Por ejemplo, la influencia de la nutrición en la talla y la inteligencia humanas está bien documentada.

Los rasgos cuantitativos comparten una característica: cuando las frecuencias de los distintos valores observados en una población se organizan en un histograma, o distribución de frecuencias, habitualmente adoptan una forma de campana (**Figura 13.19a**). Esta distribución se observa con tanta frecuencia que se la suele denominar «distribución normal». En una distribución normal, los valores altos y bajos ocurren con poca frecuencia, y los valores intermedios, con gran frecuencia (**Figura 13.19b**).

En 1909, Herman Nilsson-Ehle demostró que si muchos genes contribuyen al valor de un rasgo cuantitativo, cada uno en una pequeña parte, resulta una distribución normal. Nilsson-Ehle estableció este descubrimiento con cepas de trigo que se diferenciaban en el color de los granos. La **Figura 13.20a** muestra los resultados de un cruce que realizó entre líneas puras de trigo blanco y trigo rojo oscuro. Observa que la frecuencia de los colores en la descendencia F_2 tiene forma de campana. Para explicar estos resultados, Nilsson-Ehle propuso el conjunto de hipótesis ilustrados en la **Figura 13.20b:**

- Los progenitores se diferencian en tres genes que controlan el color de los granos: *AABBCC* produce granos rojo oscuro y *aabbcc* produce granos blancos.

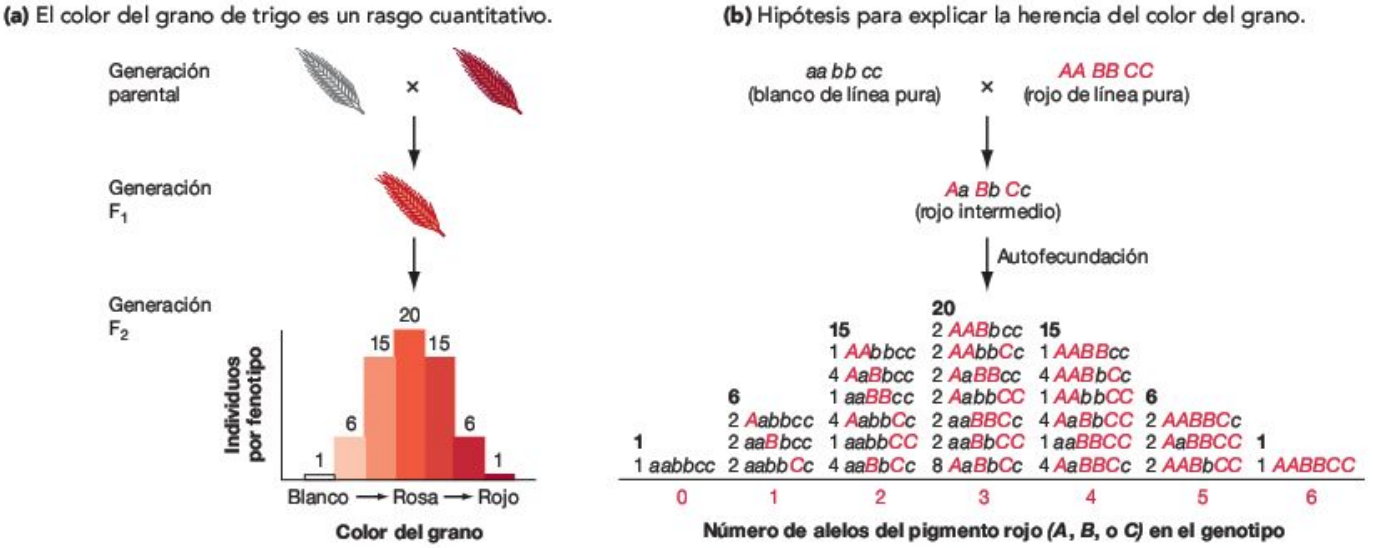


FIGURA 13.20 Los rasgos cuantitativos resultan de la acción de muchos genes. **(a)** Cuando se cruzaron plantas de trigo con granos blancos con plantas de trigo con granos rojos, los descendientes F_2 mostraban una gama de colores del grano. La frecuencia de estos fenotipos se acerca a una distribución normal. **(b)** Este modelo intenta explicar los resultados de la parte (a).

EJERCICIO Confirma que la distribución de genotipos mostrada en la parte (b) es correcta construyendo una tabla de Punnett según los gametos producidos por los progenitores F_1, y rellenando después los genotipos de los descendientes F_2 resultantes. (¡La tabla tendrá 8 filas, 8 columnas y 64 celdas!).

TABLA RESUMEN **13.2** **Algunas extensiones de las leyes de Mendel**

Tipo de herencia	Definición	Consecuencias o comentarios
Ligada al sexo	Genes situados en los cromosomas sexuales.	Los patrones de herencia en machos y hembras son diferentes.
Ligamiento	Dos genes en el mismo cromosoma.	Los genes ligados infringen el principio de la combinación independiente.
Dominancia incompleta	Los heterocigotos tienen un fenotipo intermedio.	Polimorfismo: los heterocigotos tienen un fenotipo único.
Codominancia	Los heterocigotos tienen un fenotipo de ambos alelos.	El polimorfismo es posible: los heterocigotos tienen un fenotipo único.
Alelismo múltiple	En una población están presentes más de dos alelos en un *locus*.	Posible polimorfismo.
Polimorfismo	En una población están presentes más de dos fenotipos.	Puede resultar de las acciones de alelos múltiples, dominancia incompleta o codominancia.
Pleiotropía	Un único alelo afecta a muchos rasgos.	Frecuente.
Variación en el ambiente genético	En rasgos cualitativos, el fenotipo asociado a un alelo depende de los alelos presentes en otro gen.	Un mismo alelo puede asociarse a distintos fenotipos.
Variación en el ambiente físico	El fenotipo está influido por el ambiente que rodea al individuo.	Los mismos genotipos pueden asociarse a distintos fenotipos.
Herencia poligénica de rasgos cuantitativos	Muchos genes participan en rasgos que muestran una variación continua.	Al contrario que los alelos que determinan rasgos cualitativos, cada alelo añade una pequeña cantidad al fenotipo.

- Los tres genes se combinan independientemente. Cuando los individuos *AaBbCc* de la F_1 se autofecundan, los individuos blancos de la F_2 se presentarían en una frecuencia de 1/4 *(aa)* × 1/4 *(bb)* × 1/4 *(cc)* = 1/64 *aabbcc*.
- Los alelos *a*, *b* y *c* no contribuyen a la producción de pigmento, pero los alelos *A*, *B* y *C* sí lo hacen, de un modo equitativo y aditivo. Como resultado, el grado de pigmentación roja está determinado por el número de alelos *A*, *B* y *C* presentes. Cada alelo escrito en mayúscula (dominante) presente hace que la espiga de trigo sea de un color rojo ligeramente más oscuro.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los genes del mismo cromosoma infringen el principio de la combinación independiente. No se transmiten por separado a los gametos a menos que ocurra un sobrecruzamiento entre ellos.
- La dominancia incompleta, la codominancia, el alelismo múltiple, la peliotropía, los efectos ambientales, las interacciones genéticas y la herencia poligénica son aspectos de la herencia que Mendel no estudió. Cuando suceden, los cruces monohíbridos y dihíbridos no resultan en las proporciones mendelianas clásicas en los fenotipos de la descendencia.

Deberías ser capaz de...

1) Definir ligamiento *(«linkage»)*, dominancia incompleta y los otros fenómenos anteriormente citados, y dar un ejemplo de cada uno.
2) Explicar por qué todos estos fenómenos hacen que sea improbable observar las proporciones de 3:1 y 9:3:3:1 en los fenotipos, proporciones observadas por Mendel en sus cruces monohíbridos y dihíbridos.

Trabajos posteriores demostraron que las hipótesis del modelo de Nilsson-Ehle eran correctas en prácticamente todos los detalles. Los rasgos cuantitativos están producidos por la acción independiente de muchos genes, aunque ahora está claro que algunos genes afectan mucho más al rasgo en cuestión que otros genes. Como resultado, la transmisión de los rasgos cuantitativos resulta de una herencia llamada poligénica («muchos-genes»). En la **herencia poligénica,** cada gen añade una pequeña cantidad al valor del fenotipo.

En las décadas inmediatamente posteriores al redescubrimiento del trabajo de Mendel, los análisis de fenómenos tales como la herencia ligada al sexo, el alelismo múltiple, la dominancia incompleta, los efectos ambientales, las interacciones entre genes y la herencia poligénica proporcionaron una respuesta bastante exhaustiva a la pregunta de por qué los descendientes se parecen a sus progenitores. La **Tabla Resumen 13.2** resume algunas de las excepciones y las extensiones fundamentales de las leyes de Mendel y ofrece la oportunidad de analizar en qué se parecen y en qué se diferencian sus efectos sobre los patrones de la herencia.

13.6 Las leyes de Mendel en las personas

Cuando los investigadores se dispusieron a estudiar cómo se transmite un gen determinado en el trigo o las moscas del vinagre o los guisantes, empezaron por una serie de cruzamien-

tos experimentales controlados. Por razones obvias, esta estrategia no es posible en las personas. Pero imagina que estás preocupado por una enfermedad presente en tu familia, y que acudes al consejo genético para descubrir con qué probabilidad tendrán tus hijos la enfermedad. Para asesorarte, el genetista necesita conocer cómo se transmite el rasgo, incluyendo si el gen implicado es autosómico o ligado al sexo, y qué tipo de dominancia muestra el alelo de la enfermedad. Para conocer la transmisión de rasgos en las personas, los investigadores tienen que analizar los cruces ya existentes. Lo hacen construyendo un **linaje,** o árbol genealógico familiar, de los individuos afectados.

Un linaje registra las relaciones genéticas entre los individuos de una familia junto con el sexo y el fenotipo de cada persona respecto al rasgo en cuestión. Si el rasgo se debe a un único gen, entonces el análisis del linaje puede revelar si el rasgo se debe a un alelo dominante o recesivo, y si el gen responsable está en un cromosoma sexual o en un autosoma. Analizaremos una serie de casos concretos para ver cómo se lleva a cabo este trabajo.

Los alelos, ¿son dominantes o recesivos?

Para analizar la herencia de un rasgo que muestra una variación cualitativa, los biólogos empiezan asumiendo que solo está implicado un gen autosómico y que los alelos presentes en la población tienen una relación simple de dominante-recesivo. Esta es la situación más sencilla posible. Si el patrón de herencia encaja en este modelo, entonces la teoría (herencia a través de un gen único y dominancia simple) se confirma. Se analizará primero el patrón de herencia característico de los rasgos autosómicos recesivos y después se examinarán los patrones de los rasgos autosómicos dominantes.

Patrones de herencia: rasgos autosómicos recesivos

Al analizar la transmisión de rasgos, es útil distinguir las condiciones que *deben* cumplirse cuando se produce un patrón determinado de herencia de las condiciones que es *probable* que se cumplan. Por ejemplo, si un fenotipo se debe a un alelo autosómico recesivo, entonces los individuos con el rasgo deben ser homocigotos. Si los padres de un individuo afectado no tienen ese rasgo, entonces los padres deben ser heterocigotos para el rasgo. Los individuos heterocigotos que llevan un alelo recesivo de una enfermedad hereditaria se llaman **portadores** de la enfermedad. Estos individuos llevan el alelo y lo transmiten aunque no muestren signos de la enfermedad. Cuando dos portadores se unen, deberían producir descendencia con el fenotipo recesivo con una frecuencia aproximada del 25 por ciento.

La **Figura 13.21** es el linaje de una familia en la que está presente un rasgo autosómico recesivo, como la anemia de células falciformes. La característica fundamental de este linaje es que algunos jóvenes, varones y mujeres, muestran el rasgo aunque sus padres no lo presenten. Este es el patrón que sería esperable encontrar con el modelo de un rasgo autosómico recesivo si los padres de los individuos con el rasgo son heterocigotos. También es lógico observar que, cuando un individuo afectado tiene hijos, estos no tienen obligatoriamente el rasgo.

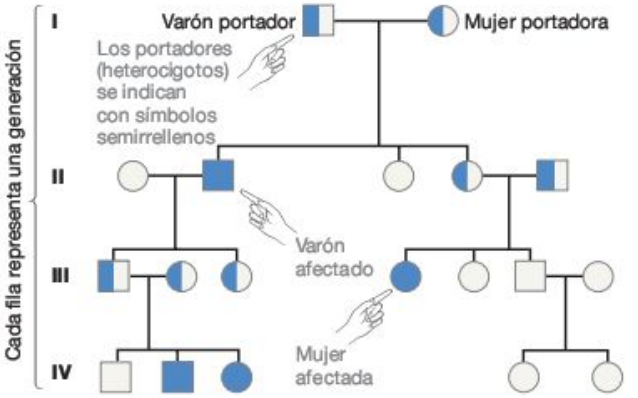


FIGURA 13.21 Linaje de una familia con una enfermedad autosómica recesiva. Las enfermedades como la anemia de células falciformes, que se heredan como autosómicas recesivas, aparecen en varones y mujeres. Para que un individuo esté afectado, ambos progenitores deben llevar el alelo responsable. Si el alelo recesivo es raro, puede que no aparezcan individuos afectados en todas las generaciones.

PREGUNTA En un linaje donde aparece una enfermedad autosómica recesiva, un progenitor enfermo a menudo tiene hijos no afectados. Pero los progenitores no afectados pueden tener hijos enfermos. ¿Por qué?

Este patrón es el predecible si las personas afectadas se casan con individuos homocigotos para el alelo salvaje, que probablemente sea cierto si el alelo recesivo es raro en la población.

El fenotipo recesivo solo debería aparecer en la descendencia cuando ambos progenitores llevan ese alelo recesivo y lo transmiten a sus hijos. Por definición, un alelo recesivo solo produce un fenotipo determinado cuando el individuo es homocigoto para ese alelo.

Patrones de herencia: rasgos autosómicos dominantes

Por definición, los individuos homocigóticos o heterocigóticos para un rasgo autosómico dominante tendrán el fenotipo dominante. Para los rasgos autosómicos dominantes, los individuos con una sola copia del alelo deben tener el fenotipo dominante. Incluso si un progenitor es heterocigótico y el otro es homocigótico recesivo, la mitad de sus hijos, de promedio, mostrará el fenotipo dominante. Y a no ser que haya ocurrido una mutación nueva, todos los hijos con el rasgo deben tener un progenitor con ese rasgo. La última observación es muy diferente al patrón observado en los rasgos autosómicos recesivos.

La **Figura 13.22** muestra las consecuencias de la herencia autosómica dominante en el linaje de una familia afectada por una enfermedad neurológica degenerativa llamada **enfermedad de Huntington.** El linaje tiene dos características que indican que esta enfermedad se transmite a la siguiente generación como un alelo autosómico dominante. En primer lugar, si un hijo muestra el rasgo, entonces uno de sus progenitores también presenta ese rasgo. En segundo lugar, si las familias tienen un gran número de hijos, el rasgo suele aparecer en todas las generaciones, por la alta probabilidad de que los progenitores heterocigóticos tengan hijos afectados.

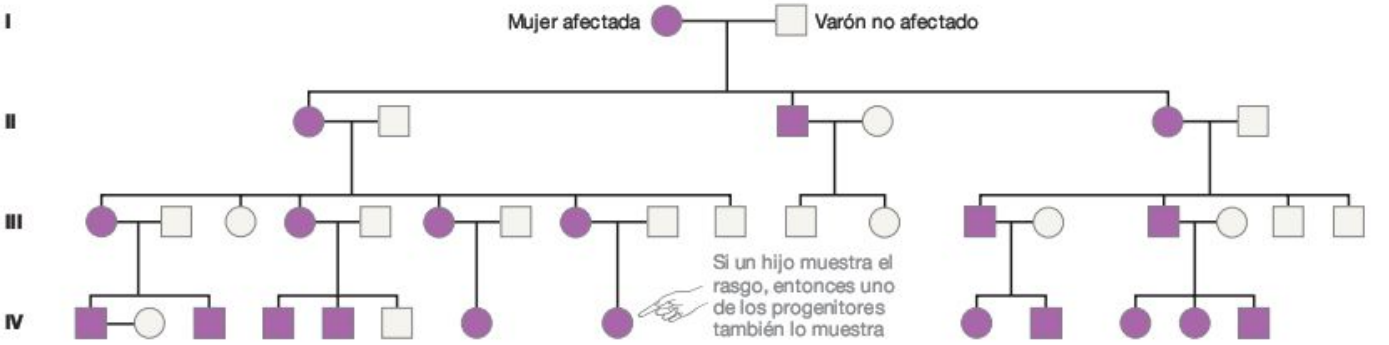


FIGURA 13.22 Linaje de una familia con una enfermedad autosómica dominante. Enfermedades como la de Huntington, que se heredan como autosómicas dominantes, pueden aparecer en varones y mujeres y tienden a presentarse en todas las generaciones.

El rasgo, ¿es autosómico o ligado al sexo?

Cuando no es posible organizar cruces recíprocos, ¿pueden indicar los datos de un linaje si un rasgo es autosómico o ligado al sexo? La respuesta se basa en una premisa simple: si un rasgo aparece aproximadamente con la misma frecuencia en varones y mujeres, entonces es probable que sea autosómico. Por ejemplo, los datos del linaje de Huntington indican que la enfermedad aparece en varones y mujeres con una frecuencia similar. Pero si los varones tienen el rasgo en cuestión con mucha más probabilidad que las mujeres, entonces el gen responsable podría estar en el cromosoma X. Como el cromosoma Y tiene tan pocos genes, la herencia ligada a Y es rara.

Para entender por qué un sesgo de sexo en los fenotipos implica herencia ligada al sexo, recuerda de la Sección 13.4 que los genes ligados al sexo están situados en uno de los cromosomas sexuales. Como los varones humanos tienen un cromosoma X y un cromosoma Y, solo tienen una copia de los genes ligados a X. Pero como las mujeres tienen dos cromosomas X, tienen dos copias de cada gen ligado a X. Estas sencillas observaciones son cruciales. En las personas, al igual que en las moscas del vinagre y en todas las demás especies que tienen cromosomas sexuales, el patrón de herencia de los rasgos ligados al sexo es distinto en varones y mujeres, porque el complemento de cromosomas sexuales es diferente para cada sexo.

¿Cómo es el linaje de un rasgo ligado a X? Para responder esta pregunta, consideremos el linaje de un rasgo clásico ligado a X: la aparición de hemofilia en los descendientes de la reina Victoria y el príncipe Alberto, reyes de Inglaterra en la segunda mitad del siglo XIX. La **hemofilia** está causada por un déficit de un importante factor de la coagulación de la sangre. Los hemofílicos tienen mucho riesgo de desangrarse hasta morir, porque incluso las pequeñas heridas resultan en sangrados prolongados. El punto clave en los descendientes de la reina Victoria es que solo los varones padecieron hemofilia (**Figura 13.23**). Observa también el varón afectado en la generación II (el segundo cuadrado de la derecha en la fila II). Sus dos hijos no estaban afectados, pero el rasgo reapareció en sus nietos. O, dicho de otro modo, la hemofilia se saltó una generación.

Este patrón es lógico porque la hemofilia se debe a un alelo *recesivo* ligado a X. Como los varones solo tienen un cromosoma X, el fenotipo asociado a un alelo recesivo ligado a X aparece en todos los varones que lo lleven. Además, la aparición de un rasgo recesivo ligado a X se salta una generación en un linaje porque el varón afectado transmite su único cro-

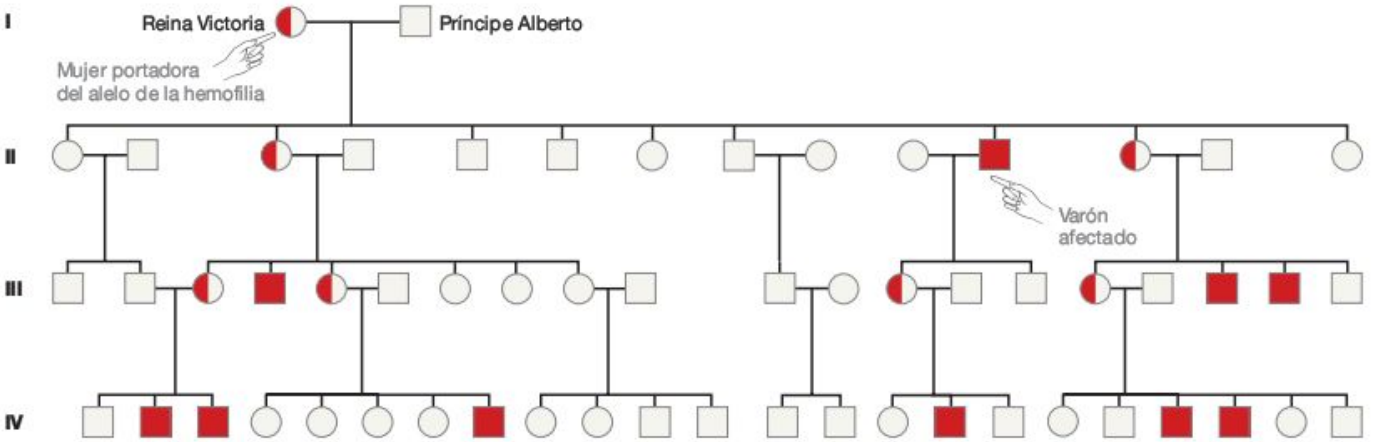


FIGURA 13.23 Linaje de una enfermedad recesiva ligada a X.

EJERCICIO Dibuja de nuevo este linaje, mostrando el patrón de herencia si el alelo de la hemofilia fuera dominante ligado a X.

mosoma X a sus hijas. Pero como sus hijas casi siempre recibieron la versión salvaje del alelo de su madre, las hijas no presentan el rasgo. No obstante, transmitirán el alelo defectuoso a la mitad de sus hijos.

Por el contrario, los rasgos ligados a X que sean dominantes aparecen en todos los individuos que tengan el alelo defectuoso. Un buen indicador de un rasgo dominante ligado a X es un linaje en el que un varón afectado tiene a todas sus hijas afectadas pero a ninguno de sus hijos. Este patrón es lógico porque todas las hijas llevan un cromosoma X del padre afectado y, por tanto, también estarán ellas afectadas, mientras que los hijos varones reciben su único cromosoma X de la madre no afectada. Sin embargo, aparte de la forma hereditaria de una enfermedad ósea llamada raquitismo, se conocen muy pocas enfermedades debidas a alelos dominantes ligados a X.

Mediante el análisis de linajes, los investigadores biomédicos han sido capaces de descubrir cómo se heredan la mayoría de las enfermedades genéticas frecuentes. Sin embargo, en la década de 1940 el asunto candente en Genética ya no era la naturaleza de la herencia, sino la naturaleza de los genes. ¿De qué están hechos los genes, y cómo se copian de modo que los padres transmitan sus alelos a la descendencia? Estas son las preguntas que se abordan en el Capítulo 14.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Mendel descubrió en los guisantes que los individuos tienen dos alelos, o dos versiones, de cada gen. Antes de la formación de los óvulos y los espermatozoides, los dos alelos de cada gen se separan de modo que se transmite solo un alelo a cada óvulo o espermatozoide.

Gregor Mendel descubrió que la herencia está determinada por factores individuales y propuso dos principios básicos de la genética de transmisión. El primero fue el principio de la segregación, que aseguraba que cada rasgo estaba dispuesto por un par de determinantes hereditarios (alelos de genes) que se separan uno de otro durante la formación de gametos.

Deberías ser capaz de citar los datos que explican por qué los fenotipos intermedios en la descendencia híbrida, debidos a dominancia incompleta o a herencia poligénica, son consistentes con el principio de segregación y no apoyan la hipótesis de la herencia por combinación.

Los genes están situados en los cromosomas. La separación de cromosomas homólogos en la anafase de la meiosis I explica por qué los alelos del mismo gen se segregan a distintos gametos.

La teoría cromosómica de la herencia proponía que los genes están situados en los cromosomas y que los movimientos de los cromosomas durante la meiosis proporcionan una base física al principio de la segregación. Los alelos del mismo gen se separan unos de otros y terminan en distintos gametos porque los cromosomas homólogos se separan durante la meiosis I.

Deberías ser capaz de dibujar las fases de la meiosis en un organismo diploide con $n = 2$, en el que el individuo tiene el genotipo *BbRr*, e identificar dónde y por qué *B*, *b*, *R* y *r* se segregan a distintas células hijas y, por tanto, a diferentes gametos.

Si los genes están situados en cromosomas distintos, entonces los alelos de cada gen se transmiten a los óvulos y los espermatozoides de forma independiente. Esto ocurre porque los cromosomas se alinean aleatoriamente en la metafase de la meiosis I.

La segunda conclusión básica de Mendel fue el principio de la combinación independiente, que afirmaba que la segregación de una pareja de genes (que controlan un rasgo determinado) no estaba influenciada por la segregación de otras parejas de genes. La teoría cromosómica proporcionó una base física para el principio de la combinación independiente. Los genes situados en cromosomas distintos se van a los gametos de forma independiente durante la meiosis. El principio de la combinación independiente se sostiene porque los cromosomas se colocan independientemente de los otros en la placa de la metafase durante la meiosis I. Así pues, los gametos reciben una combinación aleatoria de cromosomas.

Deberías ser capaz de completar tu dibujo de las fases de la meiosis, indicando que el individuo tiene el genotipo *BP/bp Rr*, y explicar por qué los genes *B* y *R* se combinan de forma independiente mientras que los genes *B* y *P* no lo hacen.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Mendel's Experiments
The Principle of Independent Assortment

Hay importantes excepciones y extensiones a los patrones básicos de la herencia descubiertos por Mendel.

Thomas Hunt Morgan y sus colaboradores extendieron el trabajo de Mendel con la descripción de la herencia ligada a X y mostrando que los genes situados en el mismo cromosoma no presentan combinación independiente. Los estudios de rasgos ligados a X ayudaron a confirmar que los genes están en los cromosomas, mientras que los estudios de rasgos ligados condujeron a los primeros mapas genéticos, que mostraban la localización de los genes en los cromosomas. Estudios posteriores confirmaron que muchos rasgos están influidos por la interacción de varios genes y que los fenotipos están influidos por el ambiente que ha rodeado al individuo, así como por el genotipo. Los análisis de linajes permitieron a los investigadores descubrir las formas básicas de herencia para la mayoría de las enfermedades genéticas frecuentes de las personas.

Deberías ser capaz de explicar por qué se dice que el sobrecruzamiento rompe el ligamiento entre los alelos, por qué los varones no transmiten sus rasgos ligados a X a sus hijos varones, por qué se emplean las poblaciones altamente homocigóticas para controlar las interacciones entre genes en los experimentos, y por qué en los experimentos genéticos es importante que los individuos crezcan en ambientes parecidos.

PREGUNTAS DE GENÉTICA

1. En los estudios acerca de cómo se heredan los rasgos, ¿qué hace que ciertas especies sean candidatas a organismos modelo?
   a. Son los primeros organismos utilizados en un tipo concreto de experimento, de modo que constituyen un «modelo» histórico de lo que los investigadores esperan encontrar.
   b. Son sencillas de estudiar porque ya se sabe mucho de ellas.
   c. Son las mejores o las que más eficacia biológica tienen de su tipo.
   d. Son sencillas de mantener, tienen un ciclo vital corto, producen mucha descendencia y arrojan datos relevantes para muchos otros organismos.

2. ¿Por qué se considera recesivo al alelo de la forma rugosa de las semillas de los guisantes?
   a. «Retrocede» en la generación F_2 cuando se cruzan progenitores homocigóticos.
   b. El rasgo asociado al alelo no se expresa en los heterocigotos.
   c. Los individuos con el alelo tienen menor eficacia biológica que los individuos con el alelo dominante.
   d. El alelo es menos frecuente que el dominante (el alelo de semillas rugosas es un mutante raro).

3. Los alelos de los organismos haploides no pueden ser dominantes ni recesivos. ¿Por qué?
   a. Dominante y recesivo describen interacciones entre dos alelos del mismo gen en el mismo individuo.
   b. Porque como solo está presente un alelo, en los organismos haploides los alelos siempre son dominantes.
   c. Los alelos en los individuos haploides se transmiten como el DNA mitocondrial o el DNA de los cloroplastos.
   d. La mayoría de los organismos haploides son bacterias, y la genética bacteriana es completamente distinta de la genética de eucariotas.

4. ¿Por qué se puede deducir que los individuos de «línea pura» son homocigotos para el gen en cuestión?
   a. Son muy endogámicos.
   b. Solo hay dos alelos en cada gen de las poblaciones a las que pertenecen estos individuos.
   c. En una línea pura, los fenotipos no se ven afectados por las condiciones ambientales ni por interacciones entre genes.
   d. En una población de línea pura no surgen otros fenotipos porque no están presentes otros alelos.

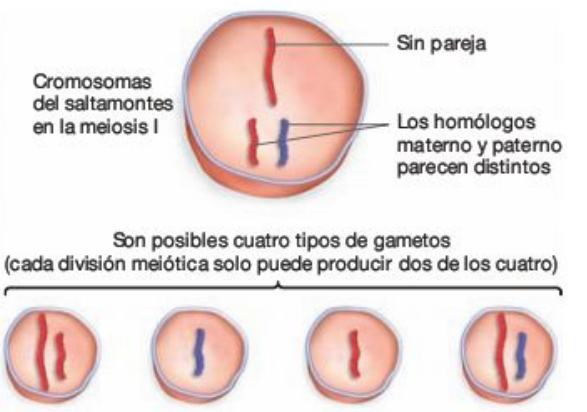
5. Los genes de los rasgos con los que trabajó Mendel están en distintos cromosomas o bien están situados en el mismo cromosoma tan lejos uno de otro que casi siempre ocurre un sobrecruzamiento entre ellos. ¿Cómo ayudó esta circunstancia a que Mendel pudiera formular el principio de la combinación independiente?
   a. De no ser así, sus cruces dihíbridos no habrían producido la proporción 9:3:3:1 en los fenotipos F_2.
   b. La aparición de individuos con fenotipos inesperados le llevó al descubrimiento de la recombinación.
   c. Hizo que comprendiera que el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis explicaba sus resultados.
   d. Significaba que los alelos implicados eran dominantes o bien recesivos, lo que producía las proporciones de 3:1 en la generación F_1.

6. El texto afirma que Mendel trabajó con el modelo más simple posible. ¿Está justificada esta afirmación?
   a. Sí: rasgos cualitativos, dos alelos, dominantes o recesivos simples, no cromosomas sexuales, y genes no ligados componen la situación más simple conocida.
   b. Sí: la capacidad de autofecundar o de polinización cruzada hizo que Mendel pudiera realizar cruzamientos controlados.
   c. No: Mendel no conocía la meiosis ni la teoría cromosómica de la herencia, de modo que no era fácil alcanzar las conclusiones a las que llegó.
   d. No: los diseños experimentales de Mendel y sus leyes de la herencia son realmente bastante complejos y sofisticados.

7. Las leyes de Mendel no predicen correctamente los patrones de herencia para los rasgos muy ligados ni la herencia de alelos que presentan dominancia incorrecta o epistasis. ¿Significa esto que sus hipótesis son incorrectas?
   a. Sí, porque solo se aplican a un pequeño número de organismos y rasgos.
   b. Sí, porque no todos los datos apoyan sus hipótesis.
   c. No, porque no conocía la meiosis ni la teoría cromosómica de la herencia.
   d. No, simplemente significa que sus hipótesis están limitadas a ciertas condiciones.

8. El edulcorante artificial NutraSweet está compuesto por una molécula de fenilalanina unida al ácido aspártico. Las etiquetas de los refrescos dietéticos que contienen NutraSweet incluyen una advertencia para las personas con PKU. ¿Por qué?
   a. NutraSweet estimula los mismos receptores del gusto que los azúcares naturales.
   b. Las personas con PKU no pueden tomar fenilalanina.
   c. En las personas con PKU, la fenilalanina reacciona con el ácido aspártico y forma un compuesto tóxico.
   d. Las personas con PKU no pueden tener una vida normal, incluso aunque se controle estrechamente su entorno.

9. Cuando Sutton y Boveri publicaron la teoría cromosómica de la herencia, la investigación sobre la meiosis no había establecido aún que los homólogos paternos y maternos se combinan de forma independiente. Entonces, en 1913, Elinor Carothers publicó un artículo sobre una especie de saltamontes con un cariotipo raro: un cromosoma no tenía homólogo (lo que significa que no tenía pareja en la meiosis I); otro cromosoma tenía homólogos que podían distinguirse con el microscopio óptico. Si los cromosomas se combinan de forma independiente, ¿con qué frecuencia debería haber observado Carothers cada uno de los cuatro productos de la meiosis mostrados en la siguiente figura?



   a. Solo aparecerían los gametos con un cromosoma de cada tipo.
   b. Los cuatro tipos de gametos deberían presentarse con la misma frecuencia.

c. El cromosoma sin pareja se desintegraría, de modo que solo se observarían gametos con una copia del otro cromosoma.
d. Los gametos con un cromosoma de cada tipo serían el doble de frecuentes que aquellos con solo un cromosoma.

10. ¿Cuál de las siguientes es la mejor prueba de que un rasgo podría estar influido por herencia poligénica?
a. Los descendientes F_1 de padres con distintos fenotipos tienen un fenotipo intermedio.
b. Los descendientes F_1 de padres con distintos fenotipos tienen el fenotipo dominante.
c. El rasgo muestra una variación cualitativa.
d. El rasgo muestra una variación cuantitativa.

Respuestas: 1. d; 2. b; 3. a; 4. d; 5. a; 6. a; 7. d; 8. b; 9. b; 10. d.

RESOLVER PROBLEMAS DE GENÉTICA

La mejor manera de comprobar y extender tu conocimiento de la genética de transmisión es resolver problemas. La mayoría de los problemas de genética están formulados así: se da cierta información sobre los genotipos o los fenotipos de uno o los dos progenitores, junto con datos de los fenotipos de la descendencia F_1 o F_2. Tu misión es generar un conjunto de hipótesis (lo que los biólogos llaman modelo genético) para explicar los resultados. Más concretamente, tendrás que producir una hipótesis para abordar todas estas preguntas:

- ¿El rasgo es cuantitativo o cualitativo?
- ¿El fenotipo es un producto de un gen o de muchos genes?
- Para cada gen implicado, ¿cuántos alelos están presentes: uno, dos o muchos?
- ¿Los alelos implicados muestran dominancia completa, dominancia incompleta, o codominancia?
- ¿Los alelos implicados son autosómicos o ligados al sexo?
- Si está implicado más de un gen, ¿están ligados o no ligados? Si están ligados, ¿ocurre sobrecruzamiento con frecuencia?

También es útil preguntarte si podrían estar sucediendo interacciones entre genes o pleiotropía y si es posible asumir que el diseño experimental controló cuidadosamente los efectos de la variación en otros genes o en el ambiente.

Al resolver el problema, asegúrate de que empiezas con la explicación más simple posible. Por ejemplo, si se trata de un rasgo cualitativo, podrías crear la hipótesis de que el cruce implica a un único gen autosómico con dos alelos con dominancia completa. El siguiente paso es deducir los genotipos de los progenitores (si no se ofrecen) y entonces hacer una tabla de Punnett para predecir los fenotipos de la descendencia y sus frecuencias de acuerdo con tus hipótesis. A continuación, comprueba si esas predicciones se corresponden con los resultados observados que proporciona el problema. Si la respuesta es afirmativa, tienes una solución válida. Pero si la respuesta es negativa, tendrás que volver atrás y cambiar una de tus hipótesis, rehacer la tabla de Punnett, y comprobar si encajan las predicciones con las observaciones. Sigue estos pasos cuantas veces sea necesario hasta que obtengas un modelo que encaje con los datos.

Ejemplos de problemas

Ejemplo 1 Las plantas *Plectritis congesta* producen frutos que o bien tienen unas estructuras prominentes llamadas alas, o bien carecen de ellas. Los alelos implicados son W^+ = fruto con alas; W^- = frutos sin alas. Los investigadores recogieron un grupo de individuos del campo y realizaron una serie de cruces. Los resultados están en la siguiente tabla. Completa la tabla con el genotipo del progenitor o progenitores que participan en los cruces.

Fenotipos de los progenitores	N.º de descendientes con frutos con alas	N.º de descendientes con frutos sin alas	Genotipo(s) de los progenitores
Sin alas (autofecundación)	0	80	
Con alas (autofecundación)	90	30	
Con alas x sin alas	46	0	
Con alas x con alas	44	0	

Solución En este problema te dan los fenotipos de la descendencia y se pide que deduzcas los genotipos de los progenitores. Para llevar a cabo esto, tienes que generar hipótesis de que ciertos genotipos son correctos, hacer una tabla de Punnett para predecir los genotipos de la descendencia, y después ver si los fenotipos de la descendencia encajan con los datos. En este caso, generar una hipótesis de los genotipos de los progenitores es relativamente fácil, porque el problema enuncia que el rasgo está determinado por un gen y dos alelos. No se da información sobre el sexo, de modo que se asume que el gen es autosómico. Ahora observa la segunda entrada de la tabla. Muestra una proporción de 3:1 en la descendencia de un individuo con alas que se autofecunda. Este resultado es consistente con la hipótesis de que W^+ es dominante y W^- es recesivo, y que el genotipo de este progenitor es W^+W^-. Ahora observa el primer cruce de la tabla. Si W^+ es dominante, entonces un progenitor sin alas debe ser W^-W^-. Cuando hagas la tabla de Punnett para predecir los genotipos de la descendencia, encuentras que todos los descendientes producirán frutos sin alas, consistente con los datos. En el tercer cruce toda la descendencia produce frutos con alas, aunque uno de los progenitores produce frutos sin alas y es, por tanto, W^-W^-. Esto solo sucedería si el progenitor con alas es W^+W^+. (Si este razonamiento no te parece claro al principio, haz la tabla de Punnett). En el cuarto cruce, podrías tener descendientes que produjeran frutos con alas en todos los casos si los progenitores fueran W^+W^+ y W^+W^+, o si los progenitores fueran W^+W^+ y W^+W^-. Ambas respuestas son correctas. También puedes hacer la tabla de Punnett para convencerte de que es cierto.

Ejemplo 2 Dos ratones hembras negros se cruzan con un macho marrón. En varias camadas, la hembra I produjo 9 negros y 7 marrones; la hembra II produjo 57 negros. ¿Qué puedes deducir respecto a la herencia del color negro y marrón del pelaje de los ratones? ¿Cuáles son los genotipos de los progenitores en cada caso?

Solución En este problema se dan los fenotipos de progenitores y descendientes y se pide que deduzcas los genotipos de los progenitores. Como punto de partida, asume que el color del pelaje está determinado por el sistema genético más sencillo posible: un gen autosómico con dos alelos, de los que uno es dominante y el otro recesivo. Como la hembra II solo produce descendientes negros, es lógico suponer que

el negro es dominante respecto al marrón. Vamos a usar *B* para el negro y *b* para el marrón: entonces el progenitor varón es *bb*. Para producir descendencia con una proporción 1:1 de pelaje negro:marrón, la hembra I debe ser *Bb*. Pero para producir descendientes todos negros, la hembra II debe ser *BB*. Este modelo explica todos los datos, de modo que puedes tomarlo como cierto.

PROBLEMAS DE GENÉTICA

11. La *enfermedad de Tay-Sachs* provoca una disfunción de las células nerviosas y causa la muerte a la edad de cuatro años. Dos padres sanos saben por análisis de sangre que cada uno de ellos lleva un alelo recesivo responsable del Tay-Sachs. Si sus tres primeros hijos tienen la enfermedad, ¿cuál es la probabilidad de que el cuarto no la padezca? Asumiendo que todavía no han tenido ningún hijo, ¿cuál es la probabilidad de que, si tienen cuatro hijos, los cuatro tengan la enfermedad? Si sus tres primeros hijos son varones, ¿cuál es la probabilidad de que su cuarto hijo sea varón?

12. Imagina que en los guisantes los genes para el color de la semilla y la forma de la vaina estuvieran ligados, y que Mendel cruzara progenitores *YYII* (que producen semillas amarillas en vainas lisas) con progenitores *yyii* (que producen semillas verdes en vainas estranguladas).

- Dibuja la tabla de Punnett de la F_1 y predice los fenotipos F_1 esperables.
- Escribe los genotipos de los gametos producidos por los individuos F_1 si no existiera sobrecruzamiento.
- Dibuja la tabla de Punnett de la F_2 sin sobrecruzamiento. De acuerdo con esta tabla, predice los fenotipos esperables en la generación F_2 y la frecuencia prevista de cada fenotipo.
- Si existiera sobrecruzamiento durante la formación de gametos en los individuos F_1, escribe el genotipo o los genotipos de los gametos recombinantes.
- Añade los gametos recombinantes a la tabla de Punnett F_2 anterior. ¿Se observará algún fenotipo adicional con baja frecuencia en la generación F_2? Si así fuera, ¿cuáles serían?

13. En el estramonio (una hierba), el alelo que resulta en flores moradas *(V)* es dominante sobre el que produce flores blancas *(v)*; en otro *locus*, el alelo que produce cápsulas espinosas de semillas *(P)* es dominante sobre el que resulta en cápsulas lisas *(p)*. Una planta con flores blancas y cápsulas espinosas se cruza con otra con flores moradas y cápsulas lisas. La F_1 consistía en 47 plantas con flores blancas y cápsulas espinosas, 45 plantas con flores blancas y cápsulas lisas, 50 plantas con flores moradas y cápsulas espinosas, y 46 plantas con flores moradas y cápsulas lisas. ¿Cuáles son los genotipos de los progenitores? ¿Están ligados estos dos genes?

14. En los gatos, el alelo *Manx (M)* causa que la cola sea muy corta o no exista, mientras que un alelo recesivo *m* confiere una cola larga y normal. Los gatos con el genotipo *MM* mueren en la etapa embrionaria. Si dos gatos Manx se aparean, ¿cuál es la probabilidad de que los cachorros *vivos* tengan una cola larga?

15. Una planta con flores naranjas con manchas creció en un invernadero a partir de una semilla recogida en el campo. La planta se autopolinizó y produjo los siguientes descendientes: 88 naranjas con manchas, 34 amarillos con manchas, 32 naranjas sin manchas y 8 amarillos sin manchas. ¿Qué puedes deducir de las relaciones de dominancia de los alelos responsables de los fenotipos con manchas y sin manchas? ¿Y de los fenotipos naranja y amarillo? ¿Qué conclusiones puedes sacar sobre el genotipo de la planta original, que tenía flores naranjas con manchas?

16. Como experto genetista, habitualmente asesoras a parejas acerca de la posibilidad de enfermedades genéticas en sus hijos, basándote en sus historias familiares. Esta mañana tienes citada a una pareja de prometidos, ambos con un fenotipo normal. El hombre, sin embargo, tiene un hermano que murió por una distrofia muscular de Duchenne, una enfermedad ligada a X que provoca la muerte antes de los 20 años. El alelo responsable de esta enfermedad es recesivo. Su futura esposa, cuya familia no tiene antecedentes de la enfermedad, está preocupada porque sus hijos/as puedan padecer la enfermedad.

- ¿Qué aconsejarías a esta pareja?
- La hermana del hombre va a casarse con el hermano de la novia. ¿Qué aconsejarías a esta segunda pareja?

17. Imagina que eres heterocigótico para dos genes situados en distintos cromosomas. Llevas los alelos *A* y *a* para un gen y los alelos *B* y *b* para el otro. Dibuja un diagrama que muestre lo que les sucede a estos genes y alelos cuando tiene lugar la meiosis en los tejidos reproductores. Marca las fases de la meiosis, los cromosomas homólogos, las cromátidas hermanas, los cromosomas no homólogos, los genes y los alelos. Asegúrate de enumerar todos los gametos genéticamente distintos que podrían formarse y de indicar con qué frecuencia debería observarse cada tipo. En el diagrama, identifica los pasos responsables del principio de segregación y el principio de la combinación independiente.

18. En los humanos, los grupos sanguíneos AB0 son un rasgo polimórfico debido a los alelos i, I^A e I^B. Los individuos I^Ai y los I^AI^A tienen el grupo sanguíneo A; los sujetos I^Bi y los I^BI^B tienen el grupo sanguíneo B; los sujetos I^AI^B tienen el grupo AB; los individuos ii tienen el grupo 0. Imagina que una mujer del grupo 0 se casa con un hombre del grupo AB. ¿Qué genotipos y fenotipos esperarías observar en sus hijos, y en qué proporción? Responde las mismas preguntas para una madre heterocigótica del grupo A y un padre heterocigótico del grupo sanguíneo B.

19. El padre de Mr. Spock vino del planeta Vulcano, y su madre era del planeta Tierra. Los de Vulcano tienen orejas puntiagudas y el corazón en el lado derecho del tórax. Mr. Spock tiene esos dos rasgos, que se sabe que están determinados por dos genes distintos, cada uno con dos alelos. Imagina que Mr. Spock se casara con una mujer de la Tierra y tuvieran muchos hijos. La mitad de sus hijos, aproximadamente, tiene orejas puntiagudas y el corazón a la derecha, como Spock, y la otra mitad tiene orejas redondeadas y el corazón a la izquierda, como su madre.

- ¿Qué predeciría Mendel sobre los fenotipos de los hijos y su proporción? Explica tus respuestas con términos genéticos formales.
- ¿Cómo explicas los resultados reales?

20. En Klingons, un gen determina la textura del pelo, otro gen determina si el individuo tendrá una cresta sagital (protrusión de la frente). Los dos genes no están ligados.

K = pelo rizado tipo Klingon (dominante)
k = pelo sedoso parecido al de los terrestres (recesivo)
S = gran cresta sagital (dominante)
s = frente lisa, aplanada, parecida a la de los terrestres (recesivo)

Kayless tiene el genotipo *KkSs*. Se empareja con otro también heterocigótico para ambos genes.

- Dibuja la tabla de Punnett correspondiente a este cruce dihíbrido.
- ¿Cuáles son los cuatro fenotipos posibles resultantes de este cruce? Incluye una descripción del pelo y la frente de cada fenotipo.
- ¿Cuál es la frecuencia esperada de fenotipos del cruce dihíbrido?
- ¿Qué proporción de la progenie será heterocigótica para ambos genes?
- ¿Qué proporción será homocigótica para ambos genes?
- ¿Es más probable que Kayless y su pareja vean una proporción real cercana a los valores esperados si tienen 16 hijos o si tienen 160? ¿Por qué? Explica por qué el tamaño muestral afecta o no a las proporciones de los fenotipos observadas.

21. La hipótesis de la herencia por combinación proponía que el material genético de los padres se mezcla irreversiblemente en la descendencia. Como resultado, los descendientes siempre deberían parecer intermedios en su fenotipo respecto a los padres. Mendel, en cambio, propuso que los genes son entidades discretas, no continuas, y que su integridad se mantiene en la descendencia y en las siguientes generaciones. Imagina que estamos en 1890. Eres un criador de caballos y acabas de leer el trabajo de Mendel. No te crees sus resultados, sin embargo, porque a menudo trabajas con caballos cremellos (de un color muy claro) y caballos castaños (marrón-rojizos). Sabes que si cruzas un cremello de una línea pura con un castaño de una línea pura, los descendientes serán palominos (lo que significa que tienen un color intermedio, amarillo-dorado). ¿Qué otros cruces harías para comprobar si el modelo de Mendel es válido en el caso de los genes del color del caballo? Enumera los cruces y los genotipos y fenotipos esperables de la descendencia. Explica por qué estos cruces experimentales pondrían a prueba el modelo de Mendel.

22. Dos madres dan a luz varones al mismo tiempo en un hospital muy ocupado. El hijo de la pareja 1 padece hemofilia A, que es una enfermedad recesiva ligada a X. Ninguno de los progenitores tiene la enfermedad. La pareja 2 tiene un hijo normal aunque el padre padece hemofilia A. Las dos parejas demandan al hospital, asegurando que un descuidado miembro de su plantilla intercambió los bebés al nacer. Acudes al juicio en calidad de perito experto. ¿Qué le dirías al juez? Haz un diagrama que puedas presentar en el juicio.

23. Has cruzado dos individuos de *Drosophila melanogaster* que tienen alas largas y ojos rojos, el fenotipo salvaje. En la descendencia, los fenotipos mutantes, llamados alas curvadas y ojos *lozenge*, aparecen como sigue:

Hembras
600 con alas largas, ojos rojos
200 con alas curvadas, ojos rojos

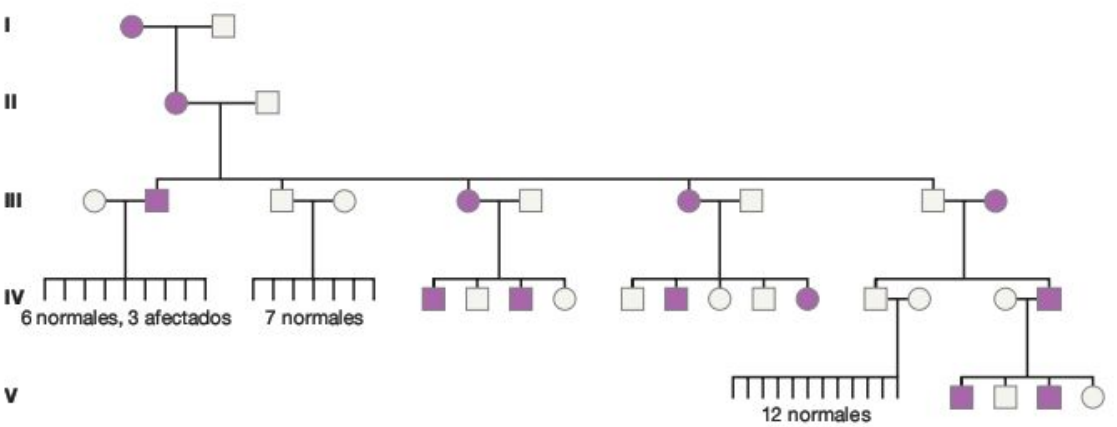
Machos
300 con alas largas, ojos rojos
300 con alas largas, ojos *lozenge*
100 con alas curvadas, ojos rojos
100 con alas curvadas, ojos *lozenge*

- Según estos datos, el alelo de las alas curvadas ¿es autosómico recesivo, autosómico dominante, recesivo ligado al sexo o dominante ligado al sexo?
- El alelo de los ojos *lozenge*, ¿es autosómico recesivo, autosómico dominante, recesivo ligado al sexo o dominante ligado al sexo?
- ¿Cuál es el genotipo del progenitor hembra?
- ¿Cuál es el genotipo del progenitor macho?

24. En los periquitos, dos genes autosómicos situados en cromosomas distintos controlan la producción del pigmento de las plumas. El gen *B* codifica una enzima necesaria para la síntesis de un pigmento azul, y el gen *Y* codifica una enzima necesaria para la síntesis de un pigmento amarillo. Se conocen mutaciones recesivas, asociadas a pérdida de la función, para ambos genes. Imagina que un criador de pájaros tiene dos periquitos verdes y los empareja. Los descendientes son verdes, azules, amarillos y albinos (no pigmentados).

- Según esta observación, ¿cuáles son los genotipos de los padres verdes? ¿Cuál es el genotipo de cada tipo de descendiente? ¿Qué proporción de los descendientes totales debería mostrar cada color?
- Imagina que los padres fueran los descendientes de un cruce entre dos cepas de líneas puras. ¿Qué dos tipos de cruces entre cepas de líneas puras habrían producido los padres verdes? Indica los genotipos y los fenotipos de cada cruce.

25. El linaje mostrado a continuación es el de un rasgo humano llamado osteopetrosis, que se caracteriza por fragilidad ósea y abscesos dentales. El gen que afecta a la estructura ósea y dental ¿es autosómico o ligado al sexo? ¿Es dominante o recesivo el alelo de la osteopetrosis?



Linaje de la osteopetrosis.

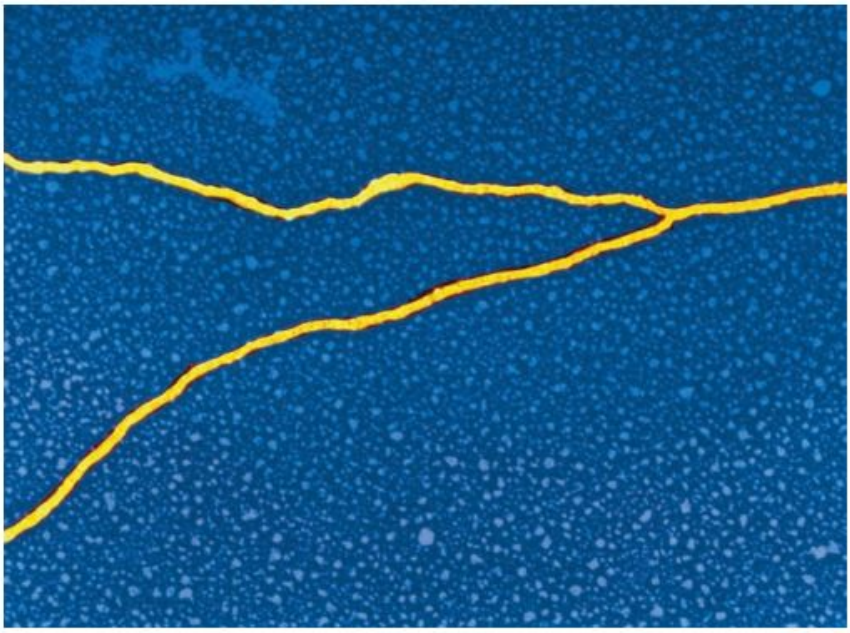
Soluciones de los problemas de genética:

11. 3/4, 1/256 (véase **BioHabilidades 9**); 1/2 (la probabilidad de transmitir los alelos o tener hijos varones no cambia con el tiempo). 12. Tu respuesta debe ajustarse al cruce ilustrado en la Figura 13.5b, excepto que se analizan distintos alelos y rasgos. 13. Los genotipos de los progenitores son *vvPp* x *Vvpp*. Según los datos, no es posible decir si están ligados o no. Ambas hipótesis hacen la misma predicción. 14. 1/3 (la pregunta trata de los descendientes *que sobreviven*). 15. Este es un cruce dihíbrido que resulta en una proporción de 9:3:3:1 de fenotipos en los descendientes. Supongamos que *O* es el alelo de los pétalos naranja, y *o* el alelo de los pétalos amarillos; *S* será el alelo de los pétalos con manchas y *s* el alelo de los pétalos sin manchas. Empieza con la hipótesis de que *O* es dominante sobre *o*, *S* es dominante respecto a *s*, que los dos genes están situados en cromosomas distintos de modo que se combinan independientemente, y que el genotipo de los progenitores es *OoSs*. Si haces una tabla de Punnett para el cruce *OoSs* X *OoSs*, comprobarás que los fenotipos de los descendientes deberían estar en la proporción 9:3:3:1 observada. 16. Llamemos *D* al alelo normal y *d* al alelo responsable de la distrofia muscular de Duchenne. La familia de la mujer no tiene antecedentes de la enfermedad, de modo que su genotipo es *DD* casi con total certeza. El hombre no está afectado, así que debe ser *DY* (el rasgo está ligado a X, así que solo tiene un alelo, la «*Y*» corresponde al cromosoma *Y*). Sus hijos no tienen riesgo de sufrir la enfermedad. No obstante, la hermana del hombre podría ser una portadora, lo que significa que tiene el genotipo *Dd*. Si así fuera, entonces la mitad de los hijos varones de la segunda pareja tienen la posibilidad de resultar afectados. 17. Las fases de la meiosis que dibujes deberían parecerse a las de la Figura 12.4. Los alelos *A* y *a* podrían estar en las versiones roja y azul del cromosoma más largo, y los alelos *B* y *b* podrían estar en las versiones roja y azul de los cromosomas más cortos. Los lugares donde los dibujes son las situaciones de los genes *A* y *B*, pero cada cromosoma solo tiene un alelo. Cada par de cromosomas azul y rojo es un par homólogo. Las cromátidas hermanas llevan el mismo alelo (es decir, ambas cromátidas hermanas del cromosoma azul largo podrían llevar el alelo *a)*. Las cromátidas de los cromosomas largo y corto no son homólogas. Para identificar los acontecimientos causantes de los principios de la segregación y la combinación independiente, observa las Figuras 13.7 y 13.8, y sustituye las *A* y *B* por *R* e *Y*. 18. La mitad de los descendientes debería tener el genotipo iI^A y el grupo sanguíneo A como fenotipo. La otra mitad debería tener el genotipo iI^B y el grupo sanguíneo B. Segundo caso: la proporción de genotipos y fenotipos debería ser 1:1:1:1 de I^AI^B (grupo AB): I^Ai (grupo A): I^Bi (grupo B): *ii* (grupo 0). 19. Presumiblemente, los vulcanos y los terrestres son homocigóticos para ambos rasgos porque son «líneas puras». Spock, entonces, debería ser heterocigótico en ambos *loci*. Como tiene el fenotipo vulcano, no obstante, se puede deducir que las orejas puntiagudas y el corazón a la derecha son dominantes sobre las orejas redondeadas y el corazón a la izquierda. Llamemos *P* al alelo de las orejas puntiagudas y *p* al alelo de las orejas redondeadas; *R* al alelo del corazón a la derecha y *r* al del corazón a la izquierda. Spock es *PpRr;* su mujer terrestre es *pprr*. Mendel prediría que sus descendientes tendrían los genotipos *PpRr, Pprr, ppRr* y *pprr* en proporciones iguales. Así pues, la cuarta parte de sus hijos debería tener orejas puntiagudas y corazones a la izquierda, o bien orejas redondeadas y corazones a la derecha. La única explicación lógica para los resultados reales es que los dos genes estén ligados estrechamente. Si así fuera, entonces los gametos de Spock serían *PR* o *pr*, y los gametos de su esposa serían todos *pr*. 20. Deberían observarse cuatro fenotipos en la proporción 9:3:3:1, como sigue: rizado y grande: rizado y lisa: sedoso y grande: sedoso y lisa. Un cuarto de los descendientes debería ser heterocigótico para ambos rasgos. Un octavo debería ser homocigótico para ambos rasgos. Es más probable observar la proporción que se predice cuando los descendientes son muy numerosos, porque habría menores fluctuaciones debidas al azar. 21. Según el modelo de Mendel, los palominos deberían ser heterocigóticos para el gen del color de la piel. Si cruzas palominos, esperarías ver una combinación de castaños, palominos y cremellos en los descendientes. Si tuviera lugar la herencia por combinación, no obstante, todos los descendientes deberían ser palominos. 22. Como este es un rasgo ligado a X, el padre que tiene hemofilia no puede transmitir el rasgo a su hijo varón. Así pues, la madre de la pareja 1 debe ser una portadora y haber transmitido el alelo recesivo a su hijo, que es XY y está afectado. Para instruir al juez sobre la situación, podrías dibujar lo que sucede al X y al Y en la meiosis, y después mostrar los cromosomas de la pareja 1 y 2, con una tabla de Punnett que demuestre cómo estos cromosomas se transmiten a los hijos, afectado y sano. 23. El alelo de alas curvas es autosómico recesivo; el alelo de ojos *lozenge* es recesivo y ligado al sexo (en concreto, ligado a X). Llamemos l^+ al alelo de las alas largas y *l* al alelo de alas curvadas; r^+ al alelo de ojos rojos y *r* el alelo de ojos *lozenge*. El progenitor femenino es l^+lr^+r; el masculino es l^+lr^+Y. 24. El albinismo indica ausencia de pigmento, así que *b* será un alelo que confiere la ausencia de azul, y se llamará *y* a un alelo que confiere la ausencia de pigmento amarillo. Si el pigmento azul y el amarillo se mezclan para formar el verde, entonces ambos progenitores verdes serán *BbYy*. El fenotipo verde estará presente en los descendientes *BBYY, BBYy, BbYY* y *BbYy*. El fenotipo azul se encuentra en los descendientes *BByy* y *Bbyy*. El fenotipo amarillo se observa en los descendientes *bbYY* y *bbYy*. Los descendientes albinos son *bbyy*. Los fenotipos de los descendientes deberían estar en la proporción 9:3:3:1 para verde:azul:amarillo:albino. Dos tipos de cruces consiguen una F_1 *BbYy: BByy* x *bbYY* (azul x amarillo), y *BBYY* x *bbyy* (verde x albino). 25. Autosómico dominante.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

DNA y genes: síntesis y reparación

14



Microfotografía electrónica que muestra DNA en proceso de replicación. La forma en «Y» resulta de una estructura llamada horquilla de replicación, en la que está sucediendo la síntesis de DNA. La doble hélice de DNA a la derecha se está replicando en dos hélices dobles de DNA a la izquierda.

CONCEPTOS CLAVE

- Los genes están compuestos de DNA. Cuando el DNA se copia, cada hebra de la doble hélice de DNA sirve de plantilla para la síntesis de una hebra complementaria.
- El DNA se sintetiza únicamente en la dirección 5′→ 3′. Cuando se está copiando una molécula de DNA, un gran conjunto de enzimas especializadas participa en desenrollar la doble hélice, sintetizando continuamente la «hebra adelantada» en la dirección 5′→ 3′ y sintetizando la «hebra retrasada» en una serie de fragmentos que después se unen.
- Enzimas especializadas reparan los errores en la síntesis del DNA y el DNA dañado. Si estas enzimas reparadoras son defectuosas, aumenta la tasa de mutación. Las mutaciones de muchos tipos de genes pueden provocar cáncer.

¿De qué están hechos los genes y cómo se copian para transmitirse fielmente a los descendientes? Estas preguntas dominaron la biología a mediados del siglo XX. Desde la época de Mendel, la estrategia de investigación predominante en genética había sido realizar una serie de cruces experimentales, crear un modelo genético para explicar los tipos y proporciones de fenotipos resultantes, y después comprobar las predicciones del modelo mediante cruces recíprocos, cruzamientos prueba y otras técnicas. Esta estrategia resultó enormemente productiva. Condujo a prácticamente todos los descubrimientos analizados en el Capítulo 13, incluyendo las leyes de Mendel, los genes ligados al sexo, el ligamiento, mapas genéticos, dominancia incompleta y codominancia, alelismo múltiple y rasgos polimórficos, pleiotropía, y herencia cuantitativa.

Pero la naturaleza molecular de los factores hereditarios de Mendel (que pasaron a denominarse genes) seguía siendo un misterio. Los siguientes biólogos sabían que los genes y cromosomas se replicaban durante la fase S del ciclo celular (véase el Capítulo 11), con las copias distribuidas a las células hijas durante la mitosis y la meiosis. Sin embargo, nadie tenía ni la más mínima pista acerca de cómo se producía la copia.

El objetivo de este capítulo es explorar cómo los investigadores resolvieron estos misterios. Empezaremos con los estudios que identificaron al ácido desoxirribonucleico (DNA) como el material genético, exploraremos cómo se copia esta molécula durante la fase de síntesis del ciclo celular y terminaremos analizando cómo se reparan las copias erróneas o dañadas. Una vez se conoció la naturaleza molecular del gen, cambió para siempre la naturaleza de la biología.

14.1 El DNA como material hereditario

La primera pista sobre qué compone los genes se publicó en 1029, cuando Frederick Griffith comunicó el descubrimiento de un misterioso fenómeno de los rasgos hereditarios. Griffith llamó a este fenómeno **transformación.** Sus experimentos de transformación parecían aislar el material hereditario.

En la década de 1920, Griffith había realizado experimentos con el fin de desarrollar una vacuna frente a las bacterias *Streptococcus pneumoniae,* que son una causa prominente de neumonía, infecciones de oídos, sinusitis y meningitis en las personas. Sin embargo, en sus experimentos trabajó con cepas de *S. pneumoniae* que infectan a los ratones. Una **cepa** es una población de individuos genéticamente idénticos. Como sucede con las cepas que afectan a las personas, las cepas que afectan a los ratones pueden tener distinta **virulencia,** o capacidad de provocar enfermedad y muerte. Las cepas virulentas causan enfermedad; las cepas no virulentas (o benignas) no.

Como muestra la **Figura 14.1,** las cepas con las que Griffith trabajaba pueden identificarse a simple vista cuando crecen en un medio con nutrientes en una placa de Petri. Un **medio** es un líquido o sólido apropiado para las células en crecimiento. En un medio sólido, las células de la cepa no virulenta forman colonias que parecen rugosas, las células de la cepa virulenta forman colonias lisas. Por este motivo, Griffith llamó a la cepa no virulenta R (de rugosa) y a la cepa virulenta S (de *smooth*, lisa).

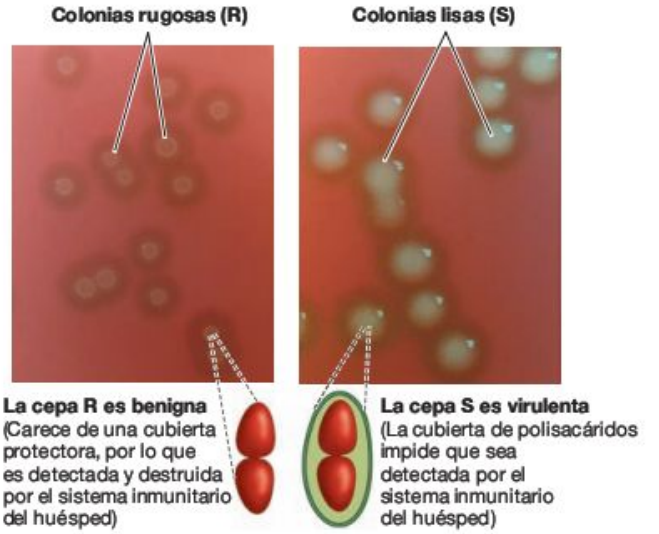


FIGURA 14.1 Hay dos cepas de *Streptococcus pneumoniae*. La cepa de *Streptococcus* no virulenta (R) y la virulenta (S) se diferencian en la apariencia de las colonias y a nivel celular.

Para entender cómo interaccionan las cepas, Griffith llevó a cabo el experimento mostrado en la **Figura 14.2.** Esta figura muestra cuatro tratamientos experimentales diseñados por él. En el primer tratamiento, inyectó a los ratones células de la cepa R no virulenta. Como esperaba, estos ratones sobrevivieron. En

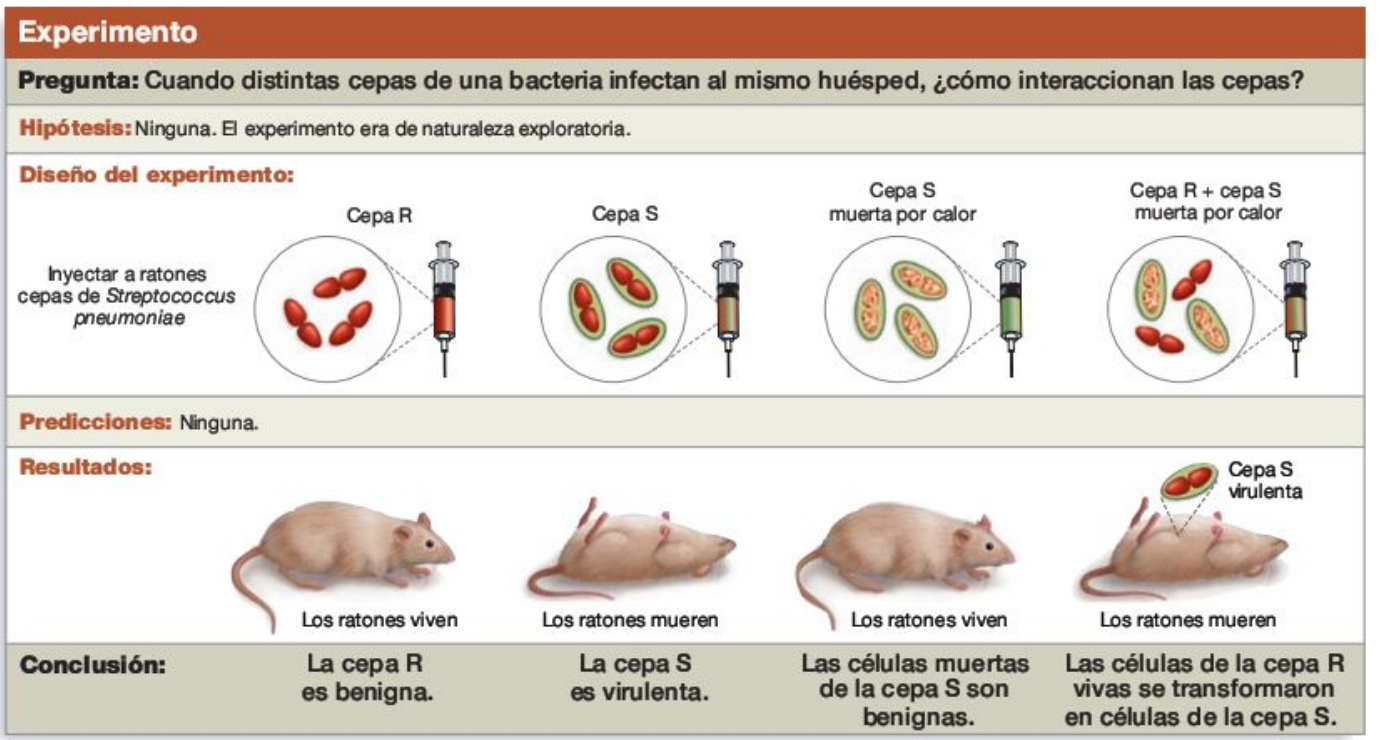


FIGURA 14.2 El descubrimiento de la «transformación». Los ratones morían cuando se les inyectaban conjuntamente células R vivas y células S muertas por calor.

el segundo tratamiento, inyectó a los ratones células de la cepa S virulenta. Obviamente, estos ratones murieron de neumonía. Hasta ahora, todo correcto. Estos dos primeros tratamientos eran controles para demostrar el efecto que cada cepa de *S. pneumoniae* tenía en los ratones. En el tercer tratamiento, Griffith mató las células de la cepa S virulenta con calor y después las inyectó a los ratones. Estos ratones sobrevivieron. Este tratamiento experimental fue interesante porque demostraba que las células S muertas no causan enfermedad. En el último tratamiento, Griffith inyectó a los ratones células S muertas por calor *y* células R no virulentas vivas. Inesperadamente, estos ratones murieron. Las autopsias confirmaron que la causa de la muerte era una neumonía. Cuando Griffith aisló y cultivó *Streptococcus* de estos ratones muertos, encontró células S virulentas, *no* células R benignas.

¿Qué estaba pasando aquí? Griffith propuso que algo de las células S muertas por calor había «transformado» las células R no virulentas. O dicho de otro modo, algo había cambiado la apariencia y comportamiento de las células R, pasando a ser similares a las S. Como este «algo» aparecía en la población de células en crecimiento que Griffith aisló de los ratones muertos, se había transmitido a la descendencia de las células transformadas. Claramente, se trataba de algún tipo de factor hereditario o genético. La siguiente pregunta fue: ¿qué es esto?

¿Es el DNA el material genético?

La teoría cromosómica de la herencia, presentada en el Capítulo 13, proponía que los cromosomas están compuestos por genes. Desde finales del siglo XIX se sabía que los cromosomas son un conjunto de DNA y proteínas. Como la teoría cromosómica se había confirmado alrededor de 1920, estaba claro que el factor transformador de Griffith tenía que consistir en una proteína o en DNA.

Inicialmente, la mayoría de los biólogos apoyó la hipótesis de que los genes están hechos de proteínas. Los argumentos a favor de esta hipótesis eran contundentes. En las células vivas, incluso en las más simples, ocurren cientos, si no miles, de complejas reacciones químicas muy reguladas. La cantidad de información necesaria para especificar y coordinar estas reacciones es casi alucinante. Con su variedad casi ilimitada de estructuras y funciones, las proteínas son lo suficientemente complejas como para contener toda esta información.

El DNA, en cambio, se sabía que estaba compuesto únicamente por cuatro tipos de desoxirribonucleótidos (los monómeros presentados en el Capítulo 4). También se pensaba que era una molécula simple con algún tipo de estructura repetitiva y escasamente interesante. Así que cuando los investigadores publicaron las primeras pruebas experimentales de que el DNA era el material hereditario, casi todos los biólogos reaccionaron igual: no se lo creyeron.

El experimento de Avery y cols. Al principio de la década de 1940, Oswald Avery, Colin M. MacLeod y Maclyn McCarty se dispusieron a desentrañar las bases moleculares del descubrimiento de Griffith. Utilizaron una elegante estrategia experimental para aislar el factor transformador. Para determinar si el responsable de la transformación era una proteína, el ácido ribonucleico (RNA, véase el Capítulo 4) o el DNA, hicieron crecer grandes cantidades de células S virulentas en un cultivo. Un **cultivo** es una colección de células que crecen en condiciones controladas, habitualmente suspendidas en un medio líquido o en la superficie de un medio de cultivo sólido. El grupo de Avery mató las células cultivadas mediante calor, las rompió para crear un extracto celular, y después utilizó tratamientos químicos para eliminar los lípidos y los hidratos de carbono de los extractos. Tras estos procedimientos se obtuvo una mezcla de proteínas, RNA y DNA de las células S virulentas. Los investigadores dividieron la muestra en tres tratamientos y utilizaron enzimas distintas para destruir una macromolécula específica cada vez. Una muestra se trató con proteasas, enzimas que destruyen las proteínas. Otra muestra se trató con ribonucleasa, una enzima que degrada el RNA. Una tercera muestra se trató con DNAasa, enzima que corta el DNA (**Figura 14.3**). Cuando se añadieron pequeñas cantidades de las tres soluciones resultantes a los cultivos que contenían células R no virulentas, aparecieron células S virulentas en todos los cultivos que seguían conteniendo DNA de las células S; no aparecieron células S en la muestra que care-

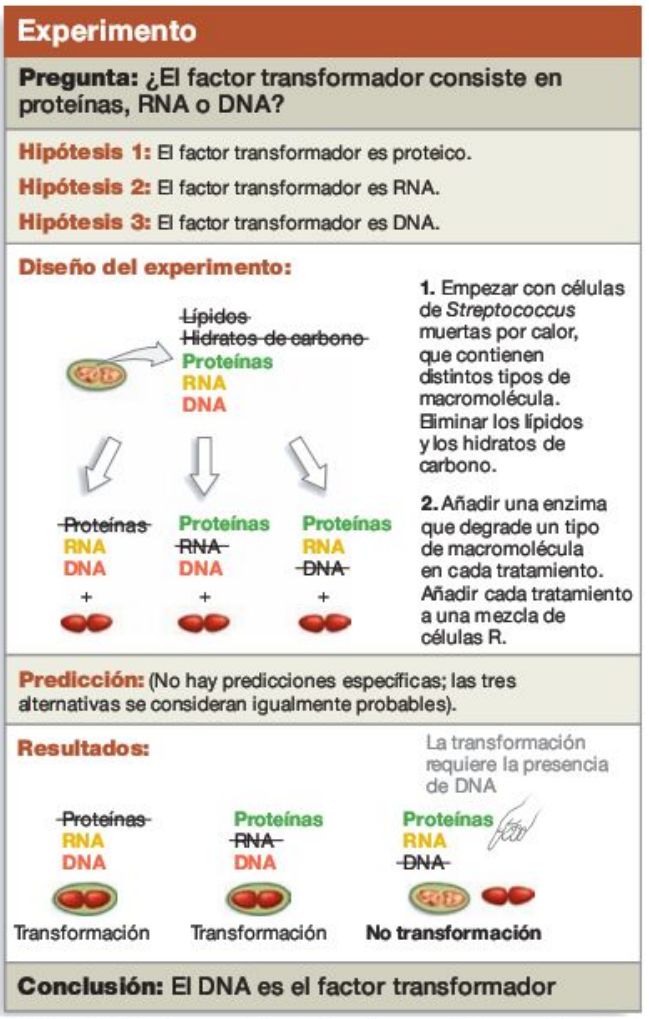


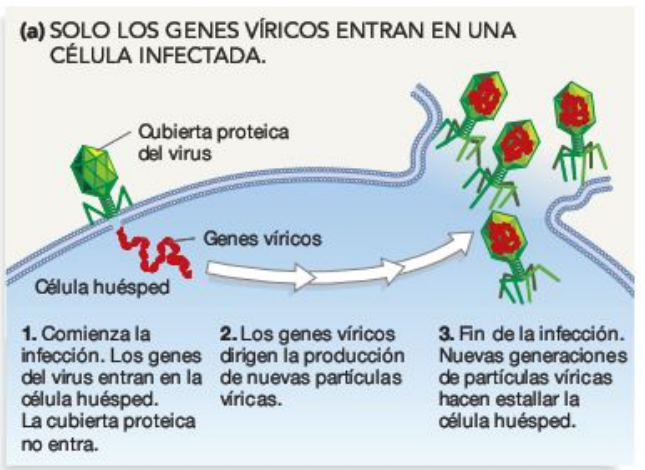
FIGURA 14.3 Datos experimentales de que el DNA es el factor transformador.

PREGUNTA Si los genes estuvieran hechos de proteínas, ¿cómo cambiarían los resultados de este experimento?

cía de DNA. Los biólogos concluyeron que el DNA, y no una proteína o el RNA, debía ser el factor transformador.

Este experimento proporcionó pruebas sólidas de que el DNA es el material hereditario. Pero muchos biólogos no aceptaron el resultado. Los investigadores que defendían la hipótesis de la proteína afirmaban que el tratamiento enzimático no había sido suficiente para eliminar todas las proteínas presentes y que podrían permanecer suficientes proteínas como para transformar las células R.

El experimento de Hershey-Chase Alfred Hershey y Martha Chase retomaron la cuestión de si los genes estaban compuestos por proteínas o por DNA estudiando cómo un virus llamado T2 infecta a la bacteria *Escherichia coli*. Hershey y Chase sabían que las infecciones por T2 empiezan cuando el virus se une a la pared celular de *E. coli* e inyecta sus genes en el interior de la célula (**Figura 14.4a**). A continuación, estos genes dirigen la producción de una nueva generación de partículas víricas dentro de la célula infectada, que sirve de **huésped** del virus parásito. Durante la infección, la cubierta proteica del virus original, parental, se deja atrás, unida al exterior de la célula huésped como un «fantasma» (**Figura 14.4b**). Hershey y Chase también sabían que el T2 está compuesto casi exclusivamente por proteínas y DNA. Pero, ¿eran las proteínas o el DNA los que entraban en la célula huésped y dirigían la producción de nuevos virus?



(b) La cubierta proteica del virus se queda en el exterior de la célula huésped.

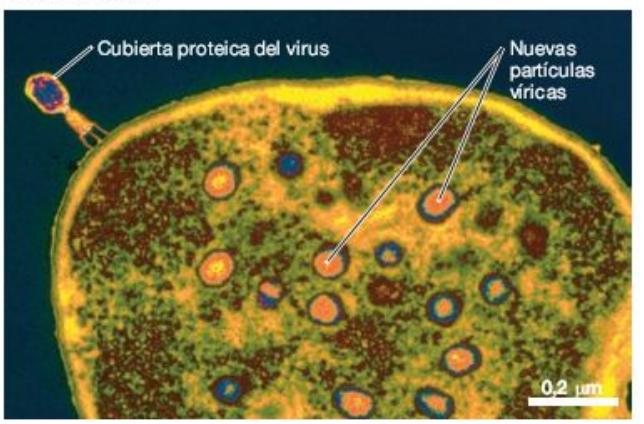


FIGURA 14.4 Los virus inyectan genes en células bacterianas y dejan una cubierta proteica en la superficie. **(a)** Los virus que infectan una célula bacteriana empiezan inyectando sus genes en la célula. **(b)** La cubierta proteica del virus original se queda atrás, unida a la pared celular bacteriana.

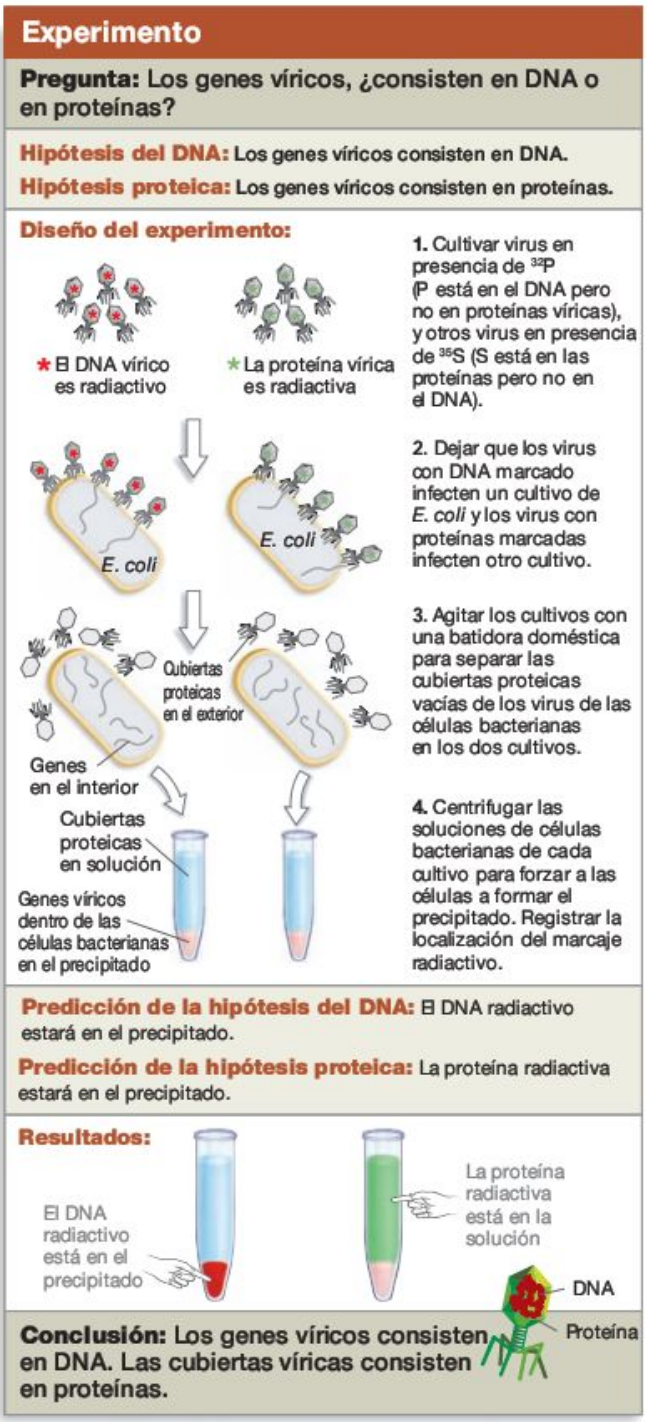


FIGURA 14.5 Más datos experimentales a favor de que el DNA es el material hereditario. Este experimento convenció a casi todos los biólogos de que el material hereditario es sin duda el DNA.

La estrategia de Hershey y Chase para determinar qué parte del virus entra en la célula y actúa como material hereditario se basó en dos hechos: (1) las proteínas presentes en el T2 contienen azufre pero no fósforo, y (2) el DNA contiene fósforo pero no azufre. Como muestra la **Figura 14.5,** los investigadores empezaron el trabajo cultivando virus en presencia de un isótopo radiactivo del azufre (^{35}S) o bien un isótopo radiactivo del fósforo (^{32}P). Como estas moléculas se incorporaban a las proteínas y el DNA recién sintetizados, este procedimiento produjo una población de virus con proteínas radiactivas y una población de DNA. A continuación, Hershey y Chase dejaron que cada conjunto de virus radiactivos infectara células de *E. Coli*. Si los genes consistían en DNA, entonces la proteína radiactiva debería encontrarse en las cubiertas proteicas vacías, o «fantasmas», fuera de las células huésped infectadas, mientras que el DNA radiactivo debería localizarse dentro de las células. Pero si los genes consistían en proteínas, sucedería al revés.

Para poner a prueba estas predicciones, Hershey y Chase arrancaron los fantasmas de las células agitando los cultivos con batidoras de cocina. Cuando los investigadores hicieron girar las muestras en una centrifugadora, los fantasmas permanecían en la solución mientras que las células formaban un precipitado en el fondo del tubo de la centrifugadora. Como predecía la hipótesis del DNA, los biólogos descubrieron que prácticamente todas las proteínas radiactivas estaban en los fantasmas, mientras que prácticamente todo el DNA radiactivo estaba dentro de las células huésped. Como el componente inyectado del virus dirige la producción de una nueva generación de partículas víricas, es este componente el que representa los genes del virus.

Una vez publicados estos resultados, los defensores de la hipótesis de las proteínas tuvieron que admitir que el DNA, y no las proteínas, debe ser el material hereditario. En conjunto, los resultados de los experimentos de transformación bacteriana y los del marcaje de virus eran convincentes. Finalmente se aceptó la propuesta de que una molécula aparentemente simple contenía toda la información de la complejidad de la vida.

El descubrimiento de que los genes están hechos de DNA fue uno de los grandes avances de la biología del siglo XX. Este conocimiento, no obstante, hizo surgir dos preguntas cruciales: (1) ¿cómo contiene la información necesaria para hacer posible la vida la sencilla estructura primaria y secundaria del DNA?, y (2) ¿cómo se copia el DNA, de modo que la información genética se transmita fielmente de una célula a otra durante el crecimiento y de padres a hijos durante la reproducción? El Capítulo 15 se centra en cómo el DNA contiene información. El resto de este capítulo se dedica a analizar cómo se replican los genes antes de la mitosis y la meiosis, y cómo se reparan los genes dañados.

14.2 Comprobación de las primeras hipótesis acerca de la síntesis del DNA

El DNA de dentro de cada célula es como un texto antiguo que hubiera sido meticulosamente copiado y entregado, generación tras generación. Pero mientras que los textos humanos más antiguos contienen mensajes que tienen miles de años, el DNA de las células vivas ha sido copiado y transmitido durante miles de millones de años. Y en vez de ser copiado por monjes u oficinistas, son escribas moleculares quienes copian el DNA. ¿Cuáles son las moléculas responsables de copiar el DNA, y cómo trabajan?

El Capítulo 4 presentó el modelo de Watson y Crick de la estructura secundaria del DNA, que fue propuesto en 1953. Recuerda que el DNA es un largo polímero lineal compuesto por monómeros llamados desoxirribonucleótidos, que consisten en una molécula de desoxirribosa, un grupo fosfato y una base nitrogenada (**Figura 14.6a**). Los desoxirribonucleótidos se unen para formar polímeros mediante enlaces fosfodiéster entre un grupo hidroxilo del carbono 3' de la desoxirribosa y el grupo fosfato unido al carbono 5' de otra desoxirribosa. Como muestra la **Figura 14.6b,** la estructura primaria de una molécula de DNA tiene dos componentes principales: (1) un «esqueleto» compuesto por azúcar y grupos fosfato de desoxirribonucleótidos, y (2) una serie de bases nitrogenadas que

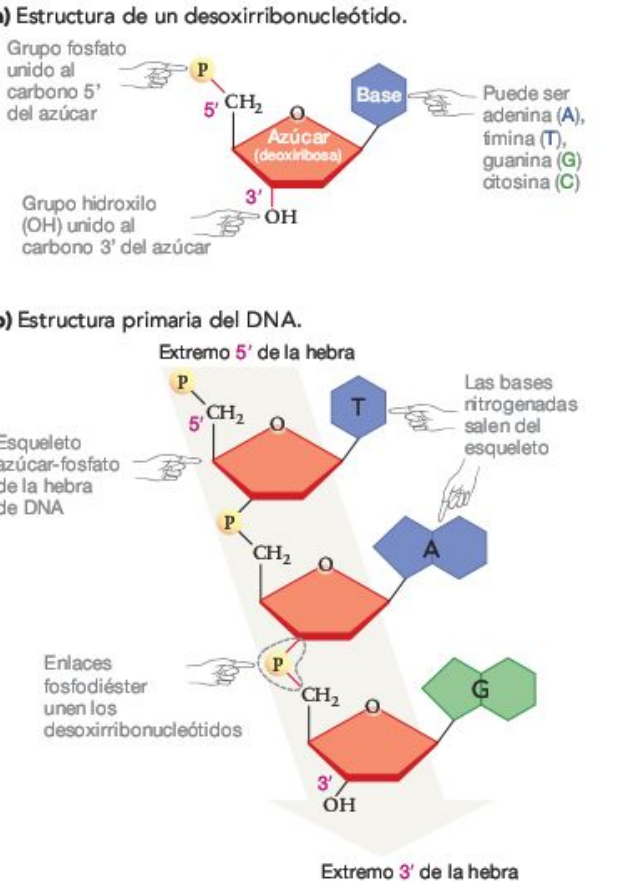


FIGURA 14.6 Estructura primaria del DNA. (a) Los desoxirribonucleótidos son monómeros que se polimerizan para formar DNA. **(b)** La estructura primaria del DNA está compuesta por una secuencia de desoxirribonucleótidos. Observa que la estructura tiene un «esqueleto» de azúcar-fosfato al que se unen bases nitrogenadas.

EJERCICIO Escribe la secuencia de bases del DNA en el apartado (b), en la dirección 5'→ 3'.

salen del esqueleto. Una hebra de DNA tiene direccionalidad o polaridad: un extremo tiene un grupo hidroxilo expuesto en el carbono 3' de una desoxirribosa, mientras que el otro tiene un grupo fosfato expuesto en un carbono 5'. Así pues, la molécula tiene un extremo 3' y otro extremo 5'.

A medida que exploraban distintos modelos de la estructura secundaria del DNA, Watson y Crick tuvieron la idea de alinear dos de esas largas hebras en direcciones opuestas, o en lo que se llama forma antiparalela (**Figura 14.7a**). Se dieron cuenta de que las hebras antiparalelas se enrollarían en una espiral o hélice porque ciertas bases nitrogenadas se emparejan dentro de la espiral y forman enlaces de hidrógeno. La molécula de doble hebra resultante se llama **doble hélice** (**Figura 14.7b**). Esta estructura secundaria se estabiliza mediante enlaces de hidrógeno formados entre las bases nitrogenadas adenina (A) y timina (T), y entre las bases guanina (G) y citosina (C), junto con interacciones hidrófobas entre las bases nitrogenadas dentro de la hélice. Las reglas específicas para formar enlaces de hidrógeno entre las bases nitrogenadas se llaman **emparejamiento de bases complementarias.**

Watson y Crick se dieron cuenta de que las reglas de emparejamiento A-T y C-G indicaban un modo para que el DNA pudiera copiarse cuando los cromosomas se replican durante la fase S del ciclo celular, antes de la mitosis y la meiosis. Indicaron que las hebras existentes de DNA servían de plantilla (patrón) para la producción de nuevas hebras, añadiéndose bases a las nuevas hebras según el emparejamiento de bases complementarias. Por ejemplo, si la hebra plantilla contenía una T, entonces se añadiría una A a la nueva hebra para emparejarse con esa T. Del mismo modo, una G en la hebra plantilla determinaría la adición de una C a la nueva hebra.

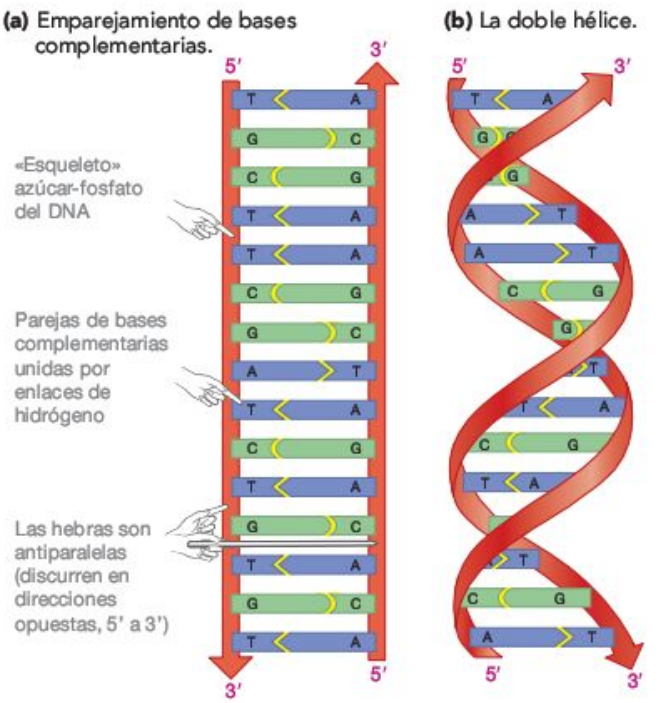


FIGURA 14.7 Estructura secundaria del DNA: la doble hélice. (a) El ácido desoxirribonucleico normalmente tiene una estructura secundaria consistente en dos hebras, cada una con su esqueleto de azúcar-fosfato. Las bases nitrogenadas salen de cada hebra y forman enlaces de hidrógeno. Solo las parejas A-T y G-C encajan de tal forma que permiten la formación de enlaces de hidrógeno. **(b)** Esta unión entre bases complementarias enrolla la molécula en una doble hélice.

PREGUNTA ¿Por qué algunas bases están en azul y otras en verde?

Los biólogos tenían tres hipótesis alternativas sobre cómo podrían interaccionar las hebras antiguas y nuevas durante la replicación, no obstante:

1. Si las hebras antiguas de DNA se separaban, entonces podrían usarse como plantillas para la síntesis de una nueva hebra hija. Esta hipótesis se llama replicación semiconservadora, porque cada nueva molécula hija de DNA estaría compuesta por una hebra antigua y otra nueva.
2. Si las bases se giraran hacia fuera temporalmente, de modo que las hebras complementarias ya no estuvieran enfrentadas, podrían servir de plantilla para la síntesis de una doble hélice completamente nueva de una vez. Esta hipótesis se llama replicación conservadora. La replicación conservadora resulta en hebras parentales intactas y una molécula hija de DNA compuesta totalmente por hebras recién sintetizadas.
3. Si la hélice parental se cortara y desenrollara en pequeñas secciones antes de copiarse y ensamblarse, entonces las hebras antiguas y nuevas se mezclarían: secciones antiguas del DNA estarían intercaladas con nuevo DNA a lo largo de cada molécula hija. Esta posibilidad se llama replicación disgregadora.

¿Cuál de estas hipótesis es correcta?

El experimento de Meselson-Stahl

Matthew Meselson y Frank Stahl se dieron cuenta de que si pudieran marcar las hebras parentales e hijas de DNA de modo que pudieran distinguirse unas de otras, podrían determinar si la replicación era semiconservadora, conservadora o disgregadora. Poco después de que sus resultados fueran publicados en 1958, el trabajo de Meselson-Stahl pasó a ser reconocido como un experimento clásico en biología.

Antes de que pudieran marcar o publicar, no obstante, tenían que elegir un organismo para estudiarlo. Decidieron trabajar con un habitante común del tubo digestivo humano, la bacteria *Escherichia coli*. Como *E. coli* es pequeña y crece rápida y fácilmente en el laboratorio, se había convertido en un organismo modelo predilecto en los estudios de bioquímica y genética molecular.

Al igual que otros organismos, las bacterias copian todo su complemento de DNA, o su **genoma,** antes de cada división celular. Para diferenciar las hebras parentales de DNA de las hebras hija cuando se replica *E. coli*, Meselson y Stahl cultivaron las células durante muchas generaciones en presencia de uno de dos isótopos de nitrógeno: o bien ^{15}N o ^{14}N. Como ^{15}N contiene un neutrón extra, es más pesado que el isótopo normal, ^{14}N.

Esta diferencia de masa, que provoca una diferencia en densidad del DNA con ^{14}N y el DNA con ^{15}N, fue la clave del experimento. La **Figura 14.8** resume la estrategia experimen-

Experimento

Pregunta: La replicación, ¿es semiconservadora, conservadora o disgregadora?

Hipótesis 1: La replicación es semiconservadora.

Hipótesis 2: La replicación es conservadora.

Hipótesis 3: L a replicación es disgregadora.

Diseño del experimento:

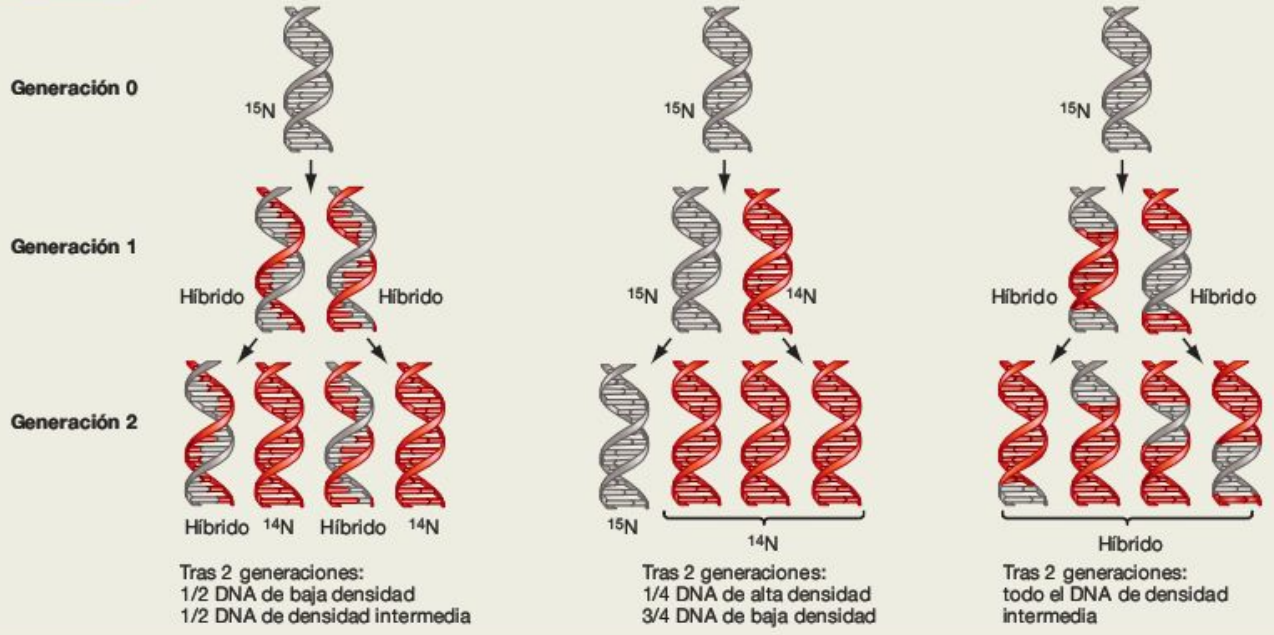
1. Cultivar células de *E. coli* en un medio con ^{15}N como única fuente de nitrógeno durante muchas generaciones. Tomar una muestra y purificar el DNA.

2. Transferir células a un medio que contenga ^{14}N. Cuando las células se dividan una vez, tomar una muestra y purificar el DNA.

3. Cuando las células se hayan dividido una segunda vez en el medio con ^{14}N, tomar una muestra y purificar el DNA.

4. Centrifugar las tres muestras por separado. Comparar la situación de las bandas de DNA de cada muestra.

Predicciones:

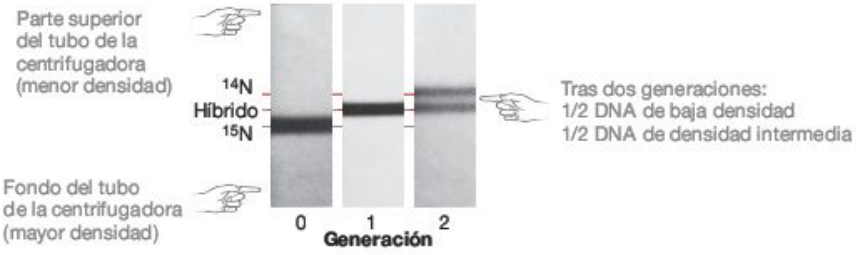


Tras 2 generaciones:
1/2 DNA de baja densidad
1/2 DNA de densidad intermedia

Tras 2 generaciones:
1/4 DNA de alta densidad
3/4 DNA de baja densidad

Tras 2 generaciones:
todo el DNA de densidad intermedia

Resultados:



Conclusión: Los datos de la generación 1 se enfrentan a la hipótesis de la replicación conservadora. Los datos de la generación 2 se enfrentan a la hipótesis de la replicación disgregadora. La replicación es semiconservadora.

FIGURA 14.8 Experimento de Meselson-Stahl.

EJERCICIO Meselson y Stahl realmente siguieron el experimento durante cuatro generaciones, con los cultivos creciendo en presencia de ^{14}N. Dibuja cómo serían los resultados del DNA de la 3.ª y 4.ª generación, es decir, dónde deberían estar las bandas de DNA.

tal de Meselson y Stahl. Los biólogos razonaron que, si estaban disponibles distintos isótopos de nitrógeno en el medio de cultivo cuando se producían las hebras parentales e hijas de DNA, entonces los dos tipos de hebras deberían comportarse de forma diferente en la centrifugación.

Más concretamente, cuando las moléculas de DNA de doble hebra intactas se ponen en una solución que forma un gradiente de baja a alta densidad durante la centrifugación, las hebras de DNA que contienen ^{14}N deberían formar una banda en la parte de menor densidad del tubo de la centrifugadora. Como la solución de mayor densidad está al fondo del tubo, el DNA que contiene ^{15}N debería encontrarse en el tubo por debajo del DNA que contiene ^{14}N. De este modo, las hebras de DNA que contienen ^{15}N o ^{14}N deberían formar bandas separadas. ¿Cómo se podría manipular este sistema de marcaje para comprobar si la replicación es semiconservadora, conservadora o disgregadora?

Meselson y Stahl empezaron cultivando *E. coli* con nutrientes que contenían únicamente ^{15}N. Purificaron DNA de una muestra de estas células y transfirieron el resto del cultivo a un medio que contenía solo el isótopo ^{14}N. Una vez transcurrido el tiempo suficiente para que estas células experimentales se dividieran una vez, tomaron una muestra y aislaron el DNA. Cuando el resto del cultivo se hubo dividido otra vez, tomaron otra muestra y purificaron el DNA.

Como muestra la Figura 14.8, las hipótesis conservadora, semiconservadora y disgregadora tenían distintas predicciones sobre la apariencia de las moléculas de DNA una vez había tenido lugar la replicación en la primera y segunda generación. Por ejemplo, si la replicación es conservadora, entonces las células hijas deberían tener DNA de doble hebra con ^{14}N o bien ^{15}N, pero no ambos. Como resultado, deberían formarse dos bandas distintas de DNA en el tubo de la centrifugadora, una banda de alta densidad y una de baja densidad. Pero si la replicación es semiconservadora o disgregadora, entonces todo el DNA experimental debería contener una mezcla equitativa de ^{14}N y ^{15}N después de una generación, y debería formarse una banda de densidad intermedia en el tubo de la centrifugadora. Pero tras dos generaciones, la mitad de las células hijas solo debería contener ^{14}N si la replicación fuera semiconservadora, lo que significa que debería aparecer una segunda banda, de baja densidad, en el tubo. Pero el modelo disgregador predice que solo habrá una banda de densidad intermedia.

La fotografía al final de la Figura 14.8 muestra los resultados del experimento. Tras una generación, la densidad de las moléculas de DNA era intermedia. Estos datos indicaban que la hipótesis de la replicación conservadora es falsa. Tras dos generaciones, apareció una banda de baja densidad junto con la banda de densidad intermedia. Este resultado apoya en gran medida la hipótesis de que la replicación del DNA no es disgregadora sino **semiconservadora;** es decir, cada nueva molécula de DNA contiene una hebra antigua y una hebra nueva.

¿Cómo se realiza la reacción de síntesis del DNA? ¿Requiere un aporte de energía en forma de ATP, o es espontánea? ¿Está catalizada por una enzima, o procede rápidamente sola?

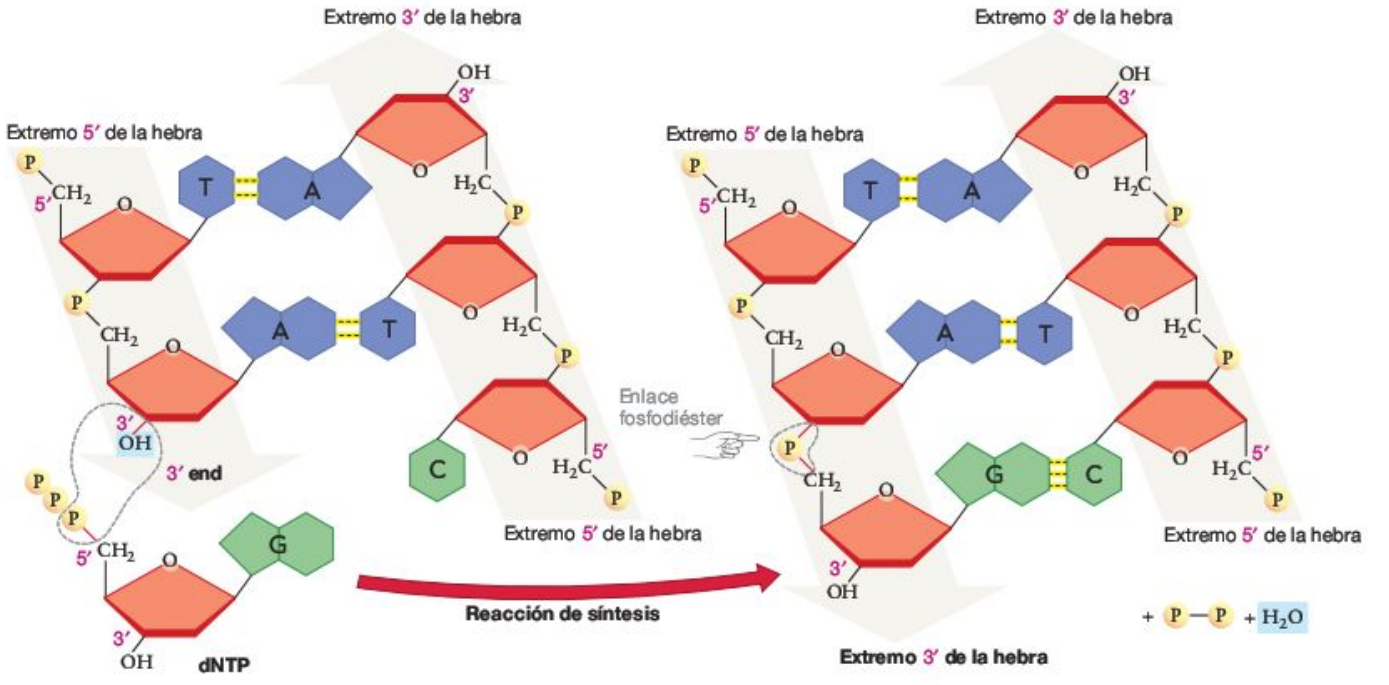


FIGURA 14.9 Reacción de síntesis del DNA. Un monómero dNTP (desoxirribonucleótido trifosfato) se añade al polímero de DNA cuando se forma un enlace fosfodiéster entre el carbono 3′ del extremo de una hebra de DNA y el carbono 5′ del dNTP en una reacción de condensación.

PREGUNTA ¿Se produce la síntesis de DNA desde el extremo 5′ hacia el extremo 3′, o en la dirección 3′ → 5′?

EJERCICIO El grupo «P-P» reacciona con H_2O, formando 2 iones fosfato (HPO_4^-) y liberando energía. Añade esta reacción a la figura.

14.3 Modelo integral de la síntesis del DNA

El primer gran avance en la investigación de la replicación del DNA fue el descubrimiento de una enzima llamada **DNA polimerasa,** porque polimeriza desoxirribonucleótidos a DNA. Esta proteína cataliza la síntesis de DNA. Trabajos de seguimiento mostraron que los organismos tienen varios tipos de DNA polimerasa. La DNA polimerasa III, por ejemplo, es la enzima responsable primariamente de copiar el cromosoma de *E. coli* antes de la división celular.

La **Figura 14.9** ilustra un punto crítico sobre las DNA polimerasas. Solo pueden funcionar en una dirección. En concreto, las DNA polimerasas pueden añadir desoxirribonucleótidos únicamente al extremo 3' de una cadena creciente de DNA. Como resultado, la síntesis de DNA siempre procede en la dirección 5' → 3'. ● Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar dos líneas que representen una molécula de DNA, asignar la polaridad 3' → 5' a cada una, y después marcar en qué dirección se producirá la síntesis de DNA en cada hebra.

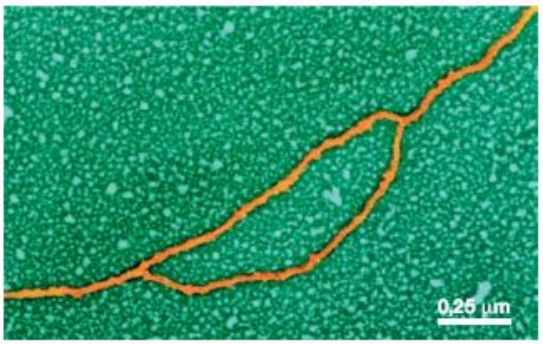
La Figura 14.9 muestra otro punto importante de la síntesis del DNA. Quizá recuerdes de los primeros capítulos que las reacciones de polimerización son endergónicas. Pero en las células, la reacción es exergónica porque los monómeros que se añaden a la hebra creciente son **desoxirribonucleótidos trifosfato,** o **dNTP.** La N de dNTP significa cualquiera de las cuatro bases del DNA: adenina, timina, guanina o citosina. Como tienen tres grupos fosfatos muy próximos, los dNTP tienen mucha energía potencial (véase el Capítulo 9), la suficiente como para hacer que la formación de enlaces fosfodiéster en una hebra creciente de DNA sea exergónica.

Una vez conocida la reacción básica de la síntesis, los investigadores podían profundizar en las cuestiones de cómo se inicia y procede la replicación del DNA.

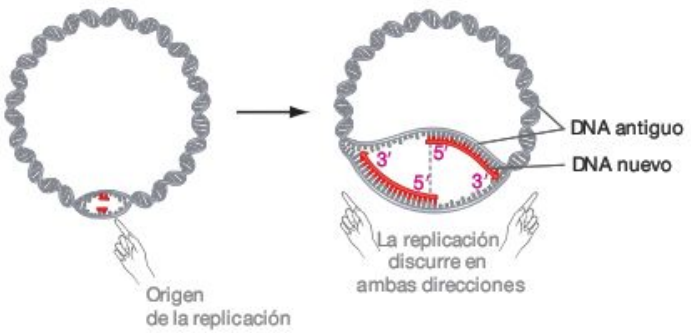
¿Cómo empieza la replicación?

Un segundo descubrimiento principal acerca del mecanismo de síntesis del DNA surgió cuando las microfotografías electrónicas atraparon la replicación cromosómica en acción. Como muestra la **Figura 14.10a,** se forma una «burbuja» en un cromosoma cuando el DNA se está sintetizando activamente. En los cromosomas bacterianos el proceso de replicación empieza en un único lugar, y por tanto solo presentan una burbuja. Inicialmente, la burbuja de replicación se forma en una secuencia específica de bases llamada **origen de la replicación** (**Figura 14.10b**). Las burbujas de replicación crecen a medida que avanza la replicación del DNA, porque la síntesis es bidireccional, es decir, ocurre en ambas direcciones (aunque siempre 5' → 3' porque las hebras son antiparalelas) al mismo tiempo. Los eucariotas también tienen replicación bidireccional, pero la síntesis de DNA empieza en múltiples lugares de cada cromosoma, y por tanto tienen múltiples burbujas de replicación (**Figura 14.10c**). ● Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar una burbuja de replicación, asignar la polaridad 3' y 5' a cada hebra de DNA presente y después marcar la dirección de la síntesis de DNA en cada hebra a ambos extremos de la burbuja.

(a) Un cromosoma replicándose.



(b) Los cromosomas bacterianos tienen un único punto de origen.



(c) Los cromosomas eucariotas tienen múltiples puntos de origen.

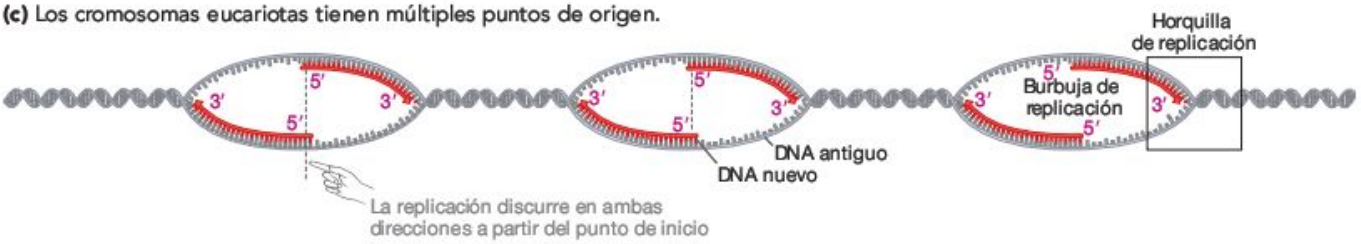


FIGURA 14.10 La síntesis de DNA discurre en dos direcciones a partir de un punto de origen. (a) Microfotografía de una «burbuja de replicación». **(b)** En la mayoría de las bacterias, los cromosomas son circulares y solo hay un punto de origen durante la replicación del DNA. **(c)** Casi todos los eucariotas tienen cromosomas lineales; cada uno contiene de unos pocos a muchos puntos de origen para la síntesis de DNA.

● **EJERCICIO** Rodea las dos horquillas de replicación en el apartado (a).

Un conjunto específico de proteínas es el responsable de reconocer los lugares donde empieza la replicación y abrir la doble hélice en esos puntos. Estas proteínas se activan por las proteínas responsables de empezar la fase S en el ciclo celular (véase el Capítulo 11). Una vez abierta una burbuja de replicación, un grupo distinto de enzimas toma el control y empieza la replicación. La acción tiene lugar en los extremos de cada burbuja de replicación, en una estructura llamada horquilla de replicación. Una **horquilla de replicación** es una región en forma de Y donde la doble hélice de DNA parental se divide en dos hebras simples, que después se copian. ¿Cómo se produce la división y cómo se replican las dos hebras resultantes?

¿Cómo se abre y se estabiliza la hélice?

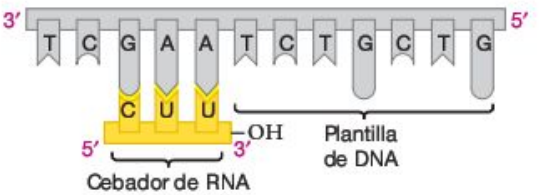
Varios acontecimientos cruciales tienen lugar en el punto donde se abre la doble hélice. Una enzima llamada **helicasa** cataliza la rotura de los enlaces de hidrógeno entre los desoxirribonucleótidos. Esta reacción hace que se separen las dos hebras de DNA. Unas proteínas llamadas **proteínas de unión al DNA monocatenario (SSBP)** se unen a las hebras separadas y les impiden que vuelvan a formar una doble hélice. Entonces, trabajando unidas, la helicasa y las proteínas de unión al DNA monocatenario abren la doble hélice y hacen que ambas hebras puedan copiarse (**Figura 14.11,** paso 1).

El proceso de «desenrollar» que tiene lugar en la horquilla de replicación provoca una tensión en otros puntos de la hélice, no obstante. Para entenderlo, imagina lo que sucedería si empiezas a separar las hebras enrolladas de una cuerda. Los movimientos de desenrollar un extremo forzarían a la parte intacta a rotar. Si el extremo intacto de la cuerda estuviera fijado, no obstante, finalmente se enrollaría y rizaría sobre sí mismo en respuesta a las fuerzas de torsión. Esto no sucede en el DNA, porque las fuerzas de torsión inducidas por la helicasa son contrarrestadas por unas proteínas llamadas topoisomerasas. Una **topoisomerasa** es una enzima que corta y vuelve a unir el DNA por debajo de la horquilla de replicación. Las topoisomerasas cortan y pegan de modo que deshacen giros y nudos.

Ahora bien, ¿qué sucede una vez que la hélice de DNA está abierta y se ha estabilizado?

¿Cómo se sintetiza la hebra conductora?

La clave para entender lo que sucede al inicio de la síntesis de DNA está en recordar que la DNA polimerasa III solo trabaja en la dirección 5' → 3' y darse cuenta de que, para empezar la síntesis, requiere un extremo 3' y una plantilla de hebra simple. La plantilla de hebra simple determina qué desoxirribonucleótido será el siguiente en añadirse, mientras que un **cebador** (compuesto por unos pocos nucleótidos unidos a la plantilla) proporciona un grupo hidroxilo (-OH) 3' libre que puede unirse a un dNTP fresco para formar un enlace fosfodiéster.



Una vez se añade el cebador a una plantilla de hebra simple, la DNA polimerasa III empieza a trabajar en la dirección 5' → 3' y añade desoxirribonucleótidos para completar la hebra complementaria.

Antes de que pueda empezar la síntesis de DNA, entonces, una enzima llamada **primasa** tiene que sintetizar un fragmento corto de ácido ribonucleico (RNA) que actúa como un cebador (iniciador) para la DNA polimerasa. La primasa es un tipo de **RNA polimerasa,** una enzima que cataliza la polimerización de ribonucleótidos en RNA (véase la estructura del RNA en el Capítulo 4). Al contrario que las DNA polime-

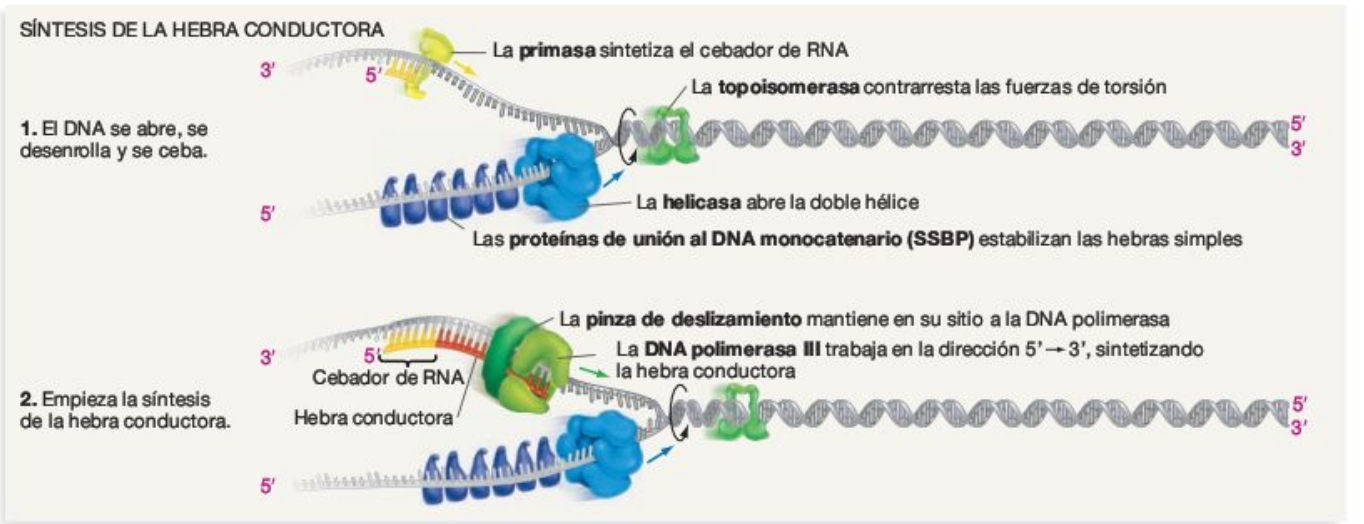


FIGURA 14.11 Síntesis de la hebra conductora en la replicación del DNA.

rasas, la primasa y otras RNA polimerasas no requieren un cebador. Estas enzimas pueden emparejar ribonucleótidos simple y directamente, mediante el emparejamiento de bases complementarias en el DNA de una hebra. De esta forma, la primasa crea un cebador para la síntesis de DNA.

Una vez el cebador está en su lugar, la DNA polimerasa III empieza a añadir desoxirribonucleótidos al extremo 3' de la nueva hebra, en una secuencia complementaria a la hebra plantilla. Como muestra el paso 2 de la Figura 14.11, la DNA polimerasa III agarra la hebra de DNA durante la síntesis, algo parecido a tu mano sujetando una cuerda. La catálisis tiene lugar en el surco dentro de la enzima, en un lugar activo entre el «pulgar» y los otros «dedos» de la enzima. A medida que la DNA polimerasa se mueve a lo largo de la molécula de DNA, una estructura en forma de rosquilla por detrás de ella, llamada pinza de deslizamiento, sujeta a la enzima en su sitio. El producto de la enzima se llama **hebra conductora,** o **hebra continua,** porque conduce hacia la horquilla de replicación y se sintetiza de forma continua. Si entiendes la síntesis de la hebra conductora, deberías ser capaz de enumerar las enzimas implicadas y predecir las consecuencias de un funcionamiento defectuoso de cada enzima.

¿Cómo se sintetiza la hebra retrasada?

La síntesis de la hebra conductora es directa una vez el cebador de RNA está en su sitio; la DNA polimerasa III avanza sin parar, añadiendo bases al extremo 3' de esa hebra. La enzima se mueve hacia la horquilla de replicación, que se desenrolla hacia adelante. En comparación, los acontecimientos en la hebra opuesta son mucho más intricados. Para entenderlo, recuerda que las dos hebras de la doble hélice de DNA son *antiparalelas,* lo que significa que son paralelas entre sí pero orientadas en direcciones opuestas. La DNA polimerasa solo funciona en una dirección, no obstante, de modo que si la DNA polimerasa que está sintetizando la hebra conductora trabaja en la horquilla de replicación, entonces una DNA polimerasa debe trabajar fuera de la horquilla de replicación para sintetizar la otra hebra en la dirección 5' → 3'. La hebra sintetizada en la dirección opuesta de la horquilla de replicación se llama **hebra retrasada,** porque se retrasa detrás de la horquilla. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar una burbuja de replicación en el DNA, asignar la polaridad 3' y 5' a cada hebra, marcar la dirección de la síntesis de DNA para cada hebra en ambos extremos de la burbuja, y finalmente indicar cuál de las cuatro hebras recién sintetizadas (dos en cada extremo de la burbuja) son las hebras conductoras y las hebras retrasadas.

La síntesis de la hebra retrasada empieza cuando la primasa sintetiza un corto fragmento de RNA que funciona como un cebador. La DNA polimerasa III a continuación añade bases al extremo 3' de la hebra retrasada. La observación clave es que la enzima se aleja de la horquilla de replicación. Pero por detrás de ella, la helicasa continúa abriendo la horquilla de replicación y exponiendo nuevos DNA de hebra simple en la hebra conductora.

Estos acontecimientos provocan una paradoja. Continuamente aparece una nueva plantilla de DNA de hebra simple por detrás de la polimerasa III, en dirección *opuesta* a la dirección de la síntesis de la hebra retrasada, a medida que la hélice continúa desenrollándose durante la síntesis de la hebra conductora. Para ver este punto, observa el estado de la hebra retrasada en el momento 1 y el momento 2 de la **Figura 14.12.** A medida que la DNA polimerasa trabaja en la horquilla de replicación en la dirección 5' → 3', y lejos de la horquilla de replicación en la dirección 5' → 3', aparecen agujeros en la hebra retrasada.

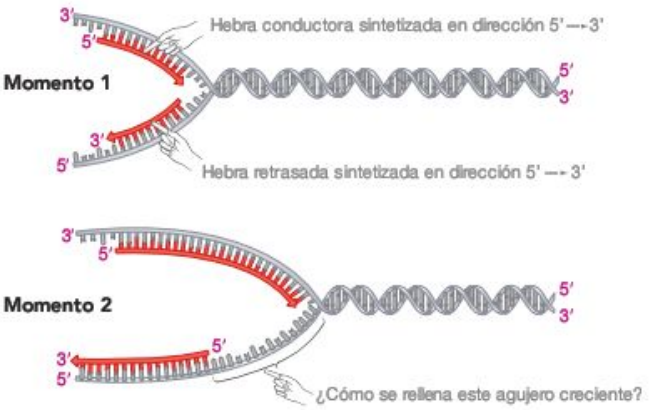


FIGURA 14.12 Se forman agujeros en la hebra retrasada. Cuando la helicasa abre la doble hélice por delante de la DNA polimerasa, que está sintetizando la hebra conductora, se forman agujeros en la hebra retrasada. Esto sucede porque la DNA polimerasa solo puede funcionar alejándose de la horquilla de replicación (en la dirección 5' → 3') en la hebra retrasada.

El enigma planteado por la síntesis de la hebra retrasada se resolvió cuando Reiji Okazaki y sus colaboradores pusieron a prueba una hipótesis llamada replicación discontinua. Esta hipótesis proponía que, una vez que la RNA primasa sintetiza un cebador de RNA en la hebra retrasada (paso 1 de la **Figura 14.13**), la DNA polimerasa III podría sintetizar fragmentos cortos de DNA a lo largo de la hebra retrasada y que esos fragmentos se unirían luego para formar una cadena continua. La idea era que la primasa añadiría un cebador al DNA de hebra simple recién expuesto a intervalos, y que entonces la DNA polimerasa III sintetizaría la hebra retrasada hasta alcanzar el fragmento producido anteriormente.

Para verificar esta hipótesis, el grupo de Okazaki se dispuso a comprobar una predicción clave: ¿podían documentar la presencia de fragmentos cortos de DNA producidos durante la replicación? Su experimento fundamental se basaba en la estrategia de pulso-seguimiento descrita en el Capítulo 7. En concreto, añadieron un corto «pulso» de un desoxirribonucleótido radiactivo a células de *E. coli,* seguido de un largo «seguimiento» de desoxirribonucleótido no radiactivo. De acuerdo con el modelo de replicación discontinua, parte de este desoxirribonucleótido radiactivo debería acabar en fragmentos cortos, de hebra simple, de DNA.

Como predecían, los investigadores lograron encontrar estos fragmentos cuando purificaron el DNA de las células experimentales y separaron las moléculas mediante centrifuga-

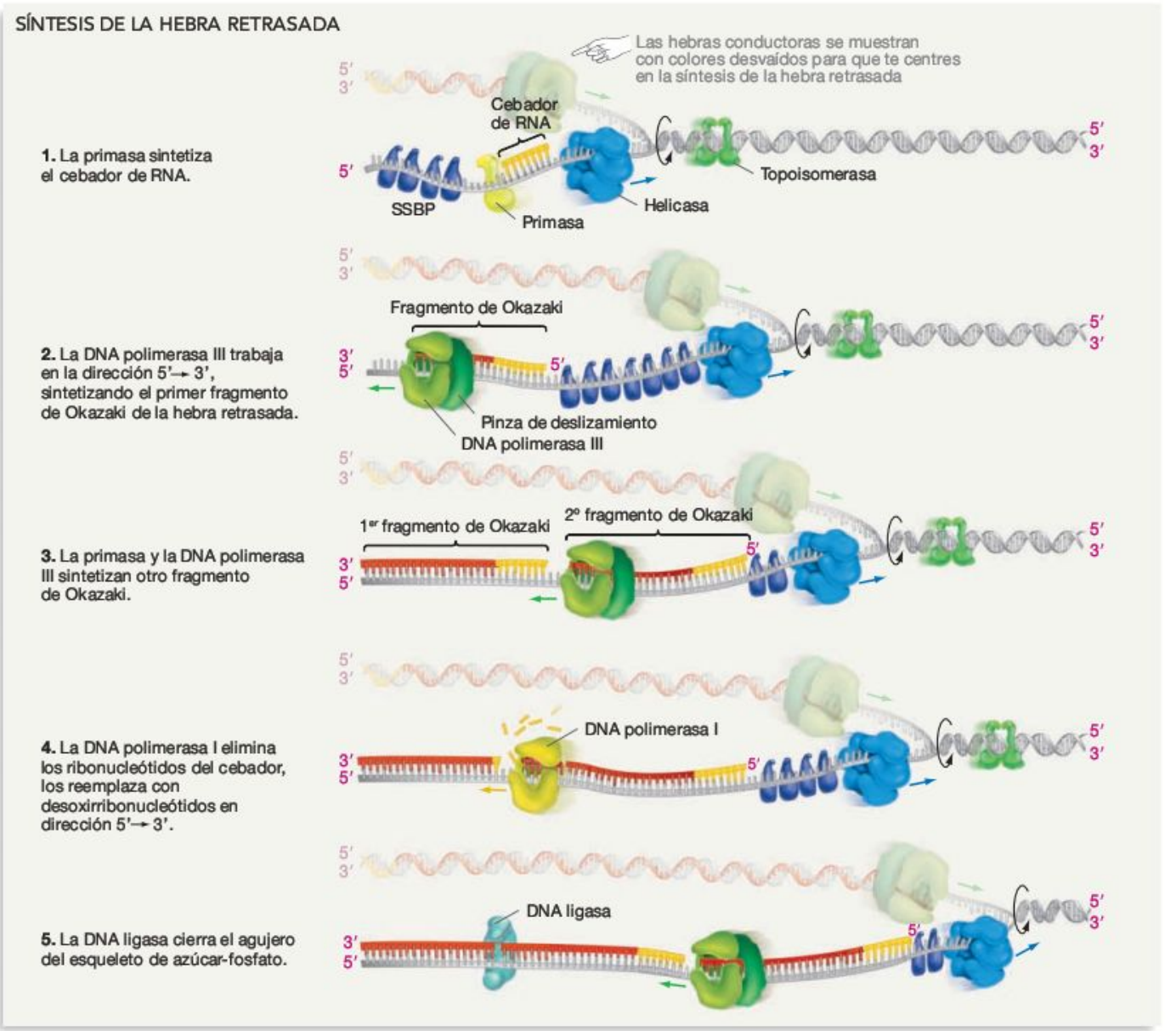


FIGURA 14.13 Completar la replicación del DNA.

ción. Estaba presente un pequeño número de fragmentos marcados de DNA, de unos 1.000 pares de bases de largo. Estas pequeñas secciones pasaron a llamarse **fragmentos de Okazaki** (pasos 2 y 3 de la Figura 14.13). Trabajos posteriores demostraron que los fragmentos de Okazaki en eucariotas solo tienen de 100 a 200 pares de bases, aunque un cromosoma generalmente contiene millones de pares de bases.

¿Cómo se unen los fragmentos de Okazaki para formar una cadena continua? Como muestra el paso 4 de la Figura 14.13, la DNA polimerasa I elimina el cebador de RNA al principio de cada fragmento y rellena los desoxirribonucleótidos apropiados. Por último, una enzima llamada DNA ligasa cataliza la formación de un enlace fosfodiéster entre los fragmentos adyacentes (Figura 14.13, paso 5). Como los fragmentos de Okazaki se sintetizan por separado y se unen después, a la hebra retrasada también se le llama **hebra discontinua.**

● Si entiendes la síntesis de la hebra retrasada, deberías ser capaz de dibujar cómo serían las dos moléculas resultantes de la síntesis de DNA (empezando por un único origen de replicación) si la DNA ligasa fuera defectuosa.

En conjunto, entonces, las enzimas que abren la horquilla de replicación y logran la síntesis de la hebra conductora y la retrasada consiguen producir una copia fiel de la molécula de DNA original antes de la mitosis y meiosis. Con el gran número de enzimas y proteínas implicadas en la maquinaria de síntesis, no es sorprendente que los biólogos tardaran 25 años en reunir los resultados resumidos en la **Tabla Resumen 14.1.**

También merece la pena mencionar los siguientes puntos:

- Aunque las Figuras 14.12 y 14.13 muestran las enzimas implicadas en la síntesis de DNA en distintos lugares de la horquilla de replicación, en realidad casi todas están uni-

das en un gran complejo multienzimático en la horquilla de replicación. Este complejo de proteínas abre la doble hélice y sintetiza la hebra conductora y los fragmentos de Okazaki de la hebra retrasada. La hebra retrasada realmente serpentea fuera y alrededor de una de las polimerasas de modo que todo el complejo puede moverse junto por la horquilla de replicación.

TABLA RESUMEN **14.1 Proteínas implicadas en la síntesis de DNA**

Nombre	Estructura	Función
Apertura de la hélice		
Helicasa		Cataliza la ruptura de los puentes de hidrógeno entre pares de bases y la apertura de la doble hélice
Proteínas de unión al DNA de hebra simple		Estabilizan el DNA de hebra simple
Topoisomerasa		Rompe y vuelve a unir la doble hélice de DNA para contrarrestar las fuerzas de torsión causadas por la apertura de la hélice
Hebra conductora		
Primasa		Cataliza la síntesis del cebador de RNA en un fragmento de Okazaki
DNA polimerasa III		Alarga el fragmento de Okazaki
Pinza de deslizamiento		Mantiene a la DNA polimerasa en su sitio durante el alargamiento de la hebra
Hebra retrasada		
Primasa		Cataliza la síntesis del cebador de RNA en un fragmento de Okazaki
DNA polimerasa III		Alarga el fragmento de Okazaki
Pinza de deslizamiento		Mantiene a la DNA polimerasa en su sitio durante el alargamiento de la hebra
DNA polimerasa I		Elimina el cebador de RNA y lo reemplaza con DNA
DNA ligasa		Cataliza la unión de los fragmentos de Okazaki para formar una hebra continua

- Los elementos básicos de la síntesis de DNA se descubrieron en experimentos con *E. coli*. Investigaciones de seguimiento han demostrado que los elementos básicos de este proceso son casi idénticos en eucariotas. Las excepciones son que (1) algunas de las enzimas de la horquilla de replicación son más grandes y complejas en eucariotas que sus homólogas bacterianas; y (2) en la hebra retrasada, dos DNA polimerasas distintas hacen el trabajo que realiza la DNA polimerasa III en las bacterias. Sin embargo, en prácticamente todos los demás detalles, los componentes críticos de la síntesis de DNA se han conservado en gran medida a lo largo de la evolución.

La mayoría de los aspectos del modelo resumido en las Figuras 14.11 y 14.13 habían aparecido al inicio de la década de 1980, y en las siguientes décadas hubo avances fundamentales en el conocimiento de las estructuras moleculares de las principales enzimas implicadas. Además de estudiar el proceso de replicación propiamente dicho, los biólogos han estado explorando otros aspectos de la síntesis del DNA. Este capítulo termina con una mención a dos de estas áreas de investigación: ¿cómo se replican los extremos de los cromosomas lineales? Y ¿cómo se pueden reparar las bases incorrectas o dañadas? Aambas preguntas tienen implicaciones prácticas, especialmente para el origen de ciertos tipos de cáncer.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
DNA Synthesis

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La síntesis de DNA empieza en puntos concretos del cromosoma y a continuación procede en ambas direcciones.
- En la horquilla de replicación tiene lugar un proceso de tres pasos.
  (1) La helicasa abre la doble hélice, las SSBP estabilizan las hebras simples expuestas, y la topoisomerasa impide que se produzcan giros más allá de la horquilla;
  (2) la DNA polimerasa sintetiza la hebra conductora una vez que la primasa ha añadido un cebador de RNA, y
  (3) una serie de enzimas sintetiza la hebra retrasada.
- La síntesis de la hebra retrasada no puede ser continua, porque se aleja de la horquilla de replicación. En las bacterias, unas enzimas llamadas primasa, DNA polimerasa III, DNA polimerasa I, y ligasa, trabajan en orden para sintetizar los fragmentos de Okazaki y después unirlos en una cadena continua.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar una horquilla de replicación.
2) Señalar las hebras conductora y retrasada e indicar su polaridad.
3) Señalar la primasa, topoisomerasa, proteínas de unión a DNA de hebra simple, pinza de deslizamiento y DNA polimerasa en cada hebra, y la DNA ligasa.
4) Explicar la función de todas las estructuras implicadas.

14.4 Replicación de los extremos de los cromosomas lineales

Las moléculas de DNA circular de bacterias y arqueas pueden sintetizarse mediante la secuencia de acontecimientos ilustrados en las Figuras 14.11 y 14.13. De un modo parecido, la hebra conductora y la retrasada de las moléculas de DNA lineal presentes en eucariotas se copian eficazmente mediante las enzimas mostradas en esas figuras. Pero copiar los extremos de los cromosomas lineales es otra cuestión.

La región del extremo de un cromosoma lineal se llama **telómero** (literalmente, «final-parte»). La **Figura 14.14** muestra el problema que surge durante la replicación de los telómeros. Los pasos 1 y 2 muestran que, cuando la horquilla de replicación se acerca al extremo de un cromosoma lineal, la DNA polimerasa sintetiza la hebra conductora hasta el final de la plantilla de DNA parental. Pero la situación es distinta en la hebra retrasada. Como ilustra el paso 2 de la Figura 14.14, la primasa añade un cebador de RNA cerca del extremo del cromosoma. La DNA polimerasa III sintetiza el fragmento de Okazaki final en la hebra retrasada (paso 3). La DNA polimerasa III es incapaz de añadir DNA cerca del final del cromosoma, no obstante, porque no hay suficiente sitio para que la primasa añada un nuevo cebador de RNA (paso 4). Como resultado, el DNA de hebra simple que queda, una vez eliminado el cebador, debe permanecer con una sola hebra.

El DNA de hebra simple que queda una vez se han copiado los telómeros finalmente se degrada, lo que provoca un acortamiento del cromosoma. Si este proceso continuara, cada cromosoma se acortaría en unos 50-100 desoxirribonucleótidos cada vez que el DNA se replicara antes de la mitosis o la meiosis. Con el tiempo, los cromosomas lineales desaparecerían por completo.

Las bacterias y arqueas no tienen estos problemas de la replicación de los extremos, porque prácticamente todas esas

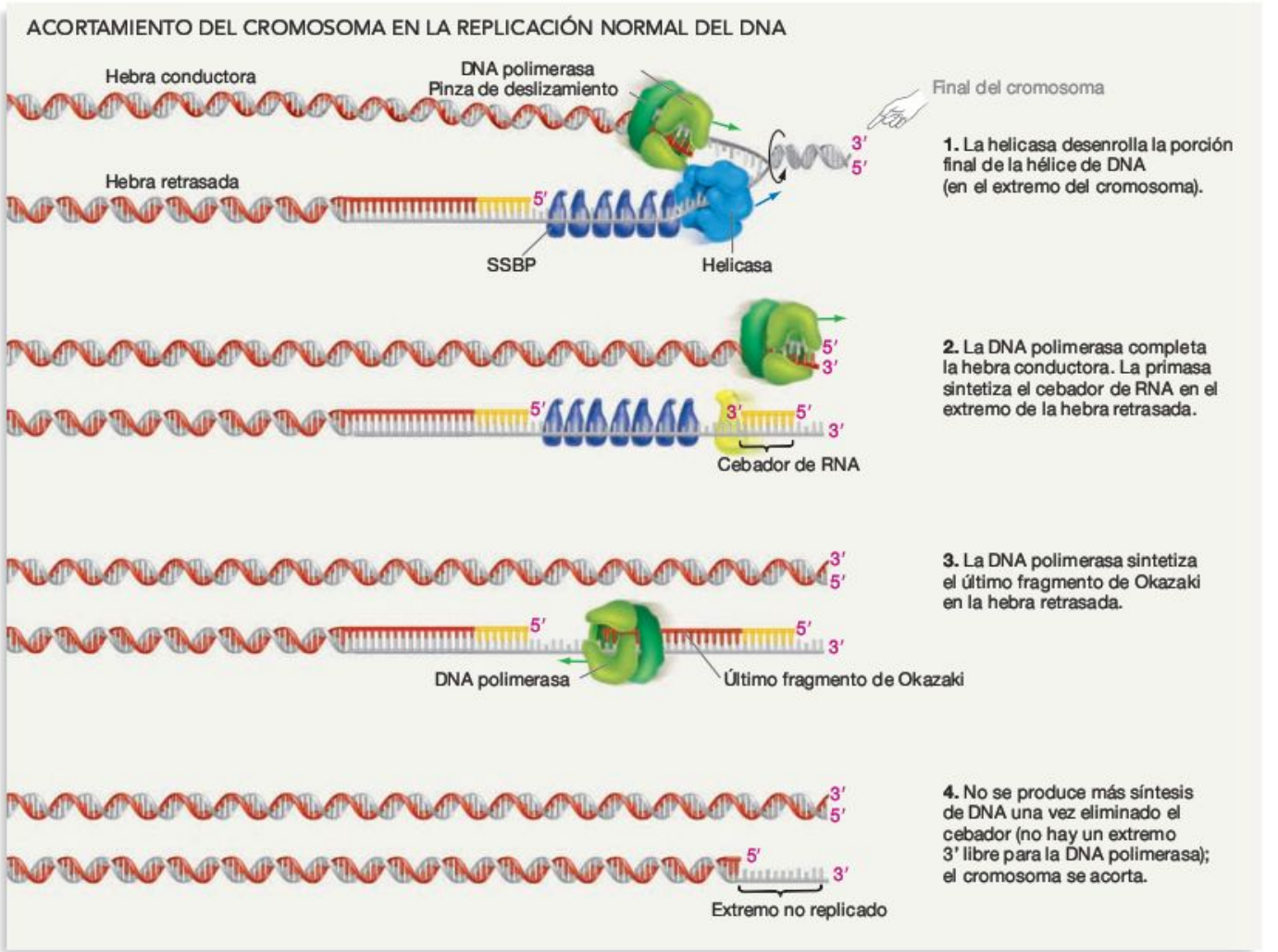


FIGURA 14.14 Los telómeros se acortan durante la replicación normal del DNA. Un cebador de RNA se añade a la hebra retrasada cerca del extremo final del cromosoma. Una vez eliminado el cebador, no se puede reemplazar con DNA. Como resultado, el cromosoma se acorta.

células tienen un único cromosoma circular. ¿Cómo mantienen los eucariotas la integridad de sus cromosomas lineales? Tras dos importantes descubrimientos surgió la respuesta:

1. Los telómeros no contienen genes que codifiquen productos necesarios para la célula. En cambio, consisten en cortos fragmentos de bases que se repiten una y otra vez. En humanos, por ejemplo, la secuencia de bases TTAGGG se repite miles de veces. (Como las secuencias en el DNA y RNA siempre se escriben de 5' → 3', la secuencia de bases en la hebra complementaria es CCCTAA en vez de AATCCC). Los telómeros humanos consisten en un total de unos 10.000 desoxirribonucleótidos con la secuencia TTAGGGTTAGGGTTAGGG...

2. Una interesante enzima llamada telomerasa participa en la replicación de los telómeros. La **telomerasa** es sorprendente porque cataliza la síntesis de DNA a partir de una plantilla de RNA. Además, la enzima lleva consigo una molécula de RNA que funciona como un molde interno. La telomerasa cataliza la adición de desoxirribonucleótidos a los extremos de los cromosomas. Los desoxirribonucleótidos que se añaden son complementarios a los ribonucleótidos de su molde interno de RNA. Como resultado, la telomerosa puede añadir DNA al extremo de un cromosoma e impedir que se acorte.

La **Figura 14.15** muestra cómo funciona este proceso. El paso 1 muestra el segmento no replicado en el extremo 3' de la hebra retrasada en el telómero. Forma un «saliente» de hebra simple. En el paso 2 la telomerasa se une a esta sección de DNA de hebra simple parental. Una vez unidas, empieza a catalizar la adición de desoxirribonucleótidos en la dirección 5' → 3', al saliente. En el paso 3, la telomerasa empieza a moverse en la dirección 5' → 3' y continúa catalizando la adición de desoxirribonucleótidos. De este modo, la telomerasa alarga el saliente de la hebra retrasada. La maquinaria normal de síntesis del DNA (primasa, DNA polimerasa y ligasa), sintetizan entonces la hebra retrasada en la dirección 5' → 3' (véase el paso 4). El resultado es que la hebra retrasada se alarga ligeramente, respecto a la original.

Observar que la telomerasa no es activa en la mayor parte de los tipos celulares. En las personas, por ejemplo, la telomerasa activa está presente básicamente en las células de los ór-

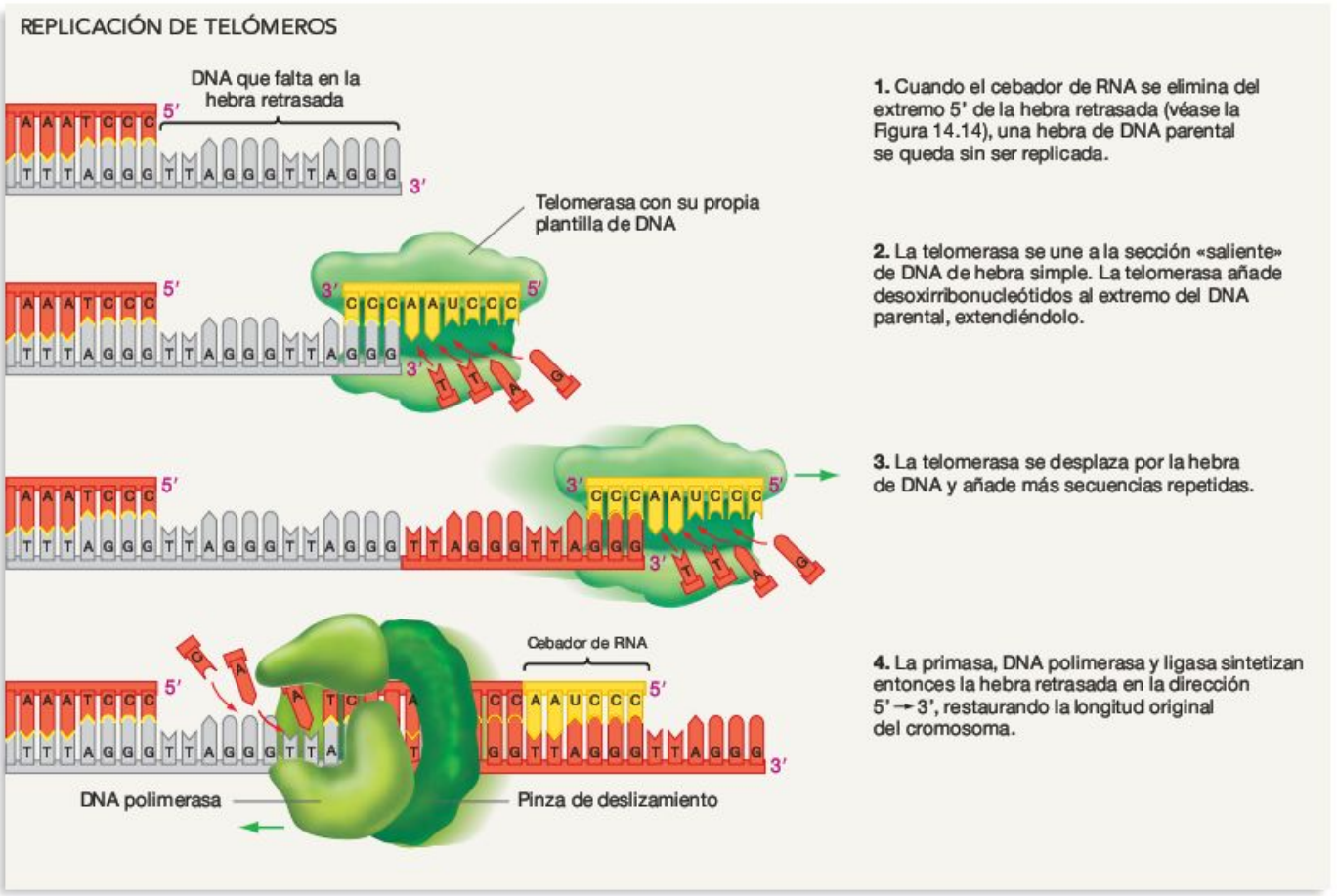


FIGURA 14.15 La telomerasa impide el acortamiento de los telómeros durante la replicación. Al extender el número de secuencias repetidas en la dirección 5' → 3', la telomerasa deja sitio para que las enzimas añadan un cebador de RNA a la hebra retrasada. A continuación, la DNA polimerasa puede rellanar la sección que falta de la hebra retrasada.

PREGUNTA ¿Funcionaría igual de bien esta telomerasa si su plantilla de RNA tuviera una secuencia distinta?

ganos reproductores, en concreto, en las células que finalmente pasan por la meiosis y producen gametos. Las células que no participan en la formación de gametos, las que los biólogos llaman **células somáticas,** habitualmente carecen de telomerasa. Como se predecía, los cromosomas de las células somáticas se acortan gradualmente con cada división mitótica, empequeñeciendo a medida que el individuo crece y envejece.

Estas observaciones inspiraron un par de notables hipótesis. La primera fue que el acortamiento de telómeros hace que las células dejen de dividirse y entren en el estado de no división llamado G_0 (véase el Capítulo 11). La segunda fue que si la telomerasa se activara por error en una célula somática, los telómeros dejarían de acortarse. Esto permitiría a la célula seguir dividiéndose y posiblemente contribuiría al crecimiento incontrolado y al cáncer.

Para poner a prueba la primera hipótesis, los biólogos añadieron telomerasa funcionante a un cultivo de células humanas. Las células tratadas continuaron dividiéndose mucho tiempo después de que otras células idénticas hubieran dejado de dividirse. Estos resultados han convencido a la mayoría de los biólogos de que el acortamiento de los telómeros participa en limitar por cuánto tiempo permanecen las células en un estado de crecimiento activo.

La asociación entre la actividad de la telomerasa y el cáncer ha sido más difícil de demostrar, no obstante. El trabajo más importante hasta la fecha involucra a ratones mutantes que no pueden fabricar telomerasa. La mayoría de esos animales desarrolla tumores. Este resultado apunta a que no es necesaria la actividad de la telomerasa en la formación de tumores. Por otra parte, muchas células cancerosas en humanos y otros organismos sí tienen una telomerasa funcionante o algún otro mecanismo para mantener la longitud de los telómeros. Las células no cancerosas de estos organismos no tienen telomerasa funcionante. El desarrollo de fármacos que bloqueen la telomerasa ¿sería un modo eficaz de combatir el cáncer? Hasta ahora, los datos referentes a esta cuestión no son decisivos. La investigación continúa.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los cromosomas se acortan en la replicación porque el extremo de la hebra retrasada carece de cebador y no se puede sintetizar.
- El acortamiento se impide en muchas células, especialmente en las que producen óvulos y espermatozoides, porque la telomerasa añade secuencias de DNA cortas y repetidas a la hebra plantilla. A continuación la primasa puede añadir un cebador de RNA a la hebra retrasada, y la DNA polimerasa puede rellenar las secciones que faltaban.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama de la secuencia de acontecimientos de la replicación de los telómeros.
2) Señalar las enzimas implicadas y la polaridad de las hebras de DNA en el dibujo anterior.

14.5 Reparación de errores y daños

Las DNA polimerasas trabajan rápido. En la levadura, por ejemplo, se ha calculado que cada horquilla de replicación se mueve a una velocidad de unas 50 bases por segundo. Pero el proceso de replicación también es sorprendentemente preciso. En los organismos, desde la *E. coli* hasta los animales, la tasa de error durante la replicación del DNA es en promedio inferior a un error por cada *mil millones* de desoxirribonucleótidos. Este grado de exactitud es crucial. Los humanos, por ejemplo, se desarrollan a partir de un óvulo fecundado que contiene DNA con más de 6.000 millones de desoxirribonucleótidos. El DNA del óvulo fecundado se replica una y otra vez para crear los billones de células que finalmente componen el organismo adulto. Si ocurrieran más de una o dos mutaciones en cada ciclo de división celular cuando una persona está creciendo, los genes estarían llenos de errores antes de que el sujeto llegara a la madurez. Los genes que contienen errores suelen ser defectuosos. Según estas observaciones, no es exagerado afirmar que la replicación precisa del DNA es un asunto de vida o muerte. La selección natural favorece a los individuos con enzimas que copian el DNA con tanta exactitud como sea posible.

¿Cómo pueden ser tan precisas las enzimas implicadas en la replicación del DNA? La respuesta a esta pregunta tiene varias partes. La DNA polimerasa es muy selectiva al emparejar correctamente las bases complementarias. Esta enzima también puede descubrir pares de bases mal emparejados durante la síntesis y corregirlos insertando la base correcta, lo que significa que puede ser un «corrector de pruebas». Por último, si sigue habiendo errores una vez completada la síntesis o si el DNA resulta dañado, las enzimas reparadoras pueden cortar las bases defectuosas y reemplazarlas.

¿Cómo corrige pruebas la DNA polimerasa?

Las DNA polimerasas son selectivas porque los emparejamientos correctos de las bases (A-T y G-C) son los más favorables desde el punto de vista energético de todos los posibles emparejamientos entre bases nitrogenadas. A medida que la DNA polimerasa avanza por la plantilla de DNA parental, se producen enlaces de hidrógeno entre los desoxirribonucleótidos entrantes y los de la hebra plantilla. Como la DNA polimerasa es tan selectiva emparejando desoxirribonucleótidos, la enzima inserta un desoxirribonucleótido incorrecto solo en una de cada 100.000 bases (**Figura 14.16a**).

¿Qué sucede cuando ocurre un emparejamiento G-T, A-C o bien otro incorrecto? Una respuesta a esta pregunta surgió cuando los investigadores encontraron mutantes de *E. coli* con tasas de error 100 veces superiores a las normales. Recuerda del Capítulo 13 que los mutantes son individuos con rasgos causados por mutaciones y que una mutación es un cambio en el gen responsable de ese rasgo. Muchas mutaciones cambian el fenotipo del individuo. El cambio puede resultar en un rasgo como ojos blancos en la mosca del vinagre o en una alta tasa de mutación en *E. coli*. A nivel molecular, un fenotipo mutante suele resultar de un cambio en una enzima o en otro tipo de proteína.

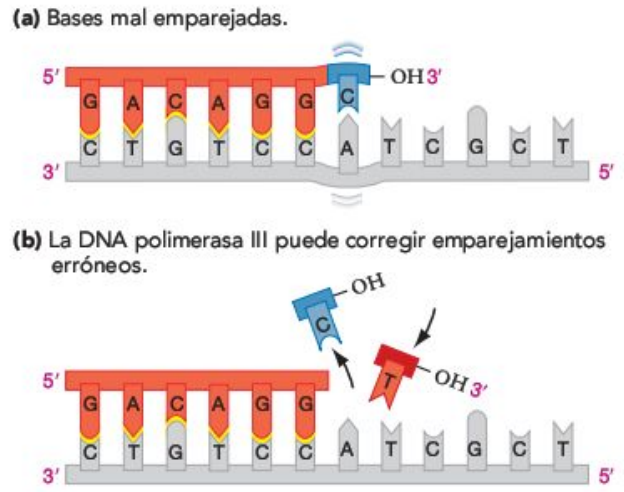


FIGURA 14.16 La DNA polimerasa puede hacer de correctora de pruebas. (a) En las bacterias, la DNA polimerasa añade una base incorrecta a una hebra creciente de DNA en una ocasión por cada 100.000 bases añadidas, aproximadamente. El resultado es un emparejamiento erróneo, como unir A con C. **(b)** La DNA polimerasa puede funcionar como una exonucleasa 5′ → 3′, lo que significa que puede eliminar bases en esa dirección. Después, la enzima añade la base correcta.

En el caso de células de *E. coli* con altas tasas de mutación, los biólogos descubrieron que la mutación estaba restringida a una zona concreta de la enzima DNA polimerasa III, llamada subunidad ε (épsilon). Análisis posteriores demostraron que esta subunidad de la enzima actúa como una exonucleasa, enzima que elimina desoxirribonucleótidos de los extremos de las hebras de DNA (**Figura 14.16b**). La actividad exonucleasa de la DNA polimerasa III elimina desoxirribonucleótidos en dirección de 3' a 5', y solo si no están unidos por puentes de hidrógeno a una base de la hebra complementaria. Estos resultados llevaron a la conclusión de que la DNA polimerasa III puede **corregir pruebas.** Si se añade una base incorrecta durante la síntesis de DNA, la enzima se para, elimina la base mal emparejada recién añadida, y después continúa con la síntesis.

Las DNA polimerasas de eucariotas tienen la misma capacidad de corregir pruebas. Habitualmente, la corrección de pruebas reduce la tasa de error de la DNA polimerasa hasta 1×10^{-7} (un error por cada 10 millones de bases). ¿Es esto lo suficientemente preciso? La respuesta es no. Si la DNA polimerasa deja un par mal emparejado en la secuencia de DNA por error, una batería de enzimas salta a la acción para corregir el problema. La **reparación de emparejamientos erróneos** tiene lugar cuando las bases mal emparejadas son corregidas una vez se ha completado la síntesis de DNA.

Las proteínas responsables de esta reparación se descubrieron del mismo modo que la capacidad de corregir pruebas de la DNA polimerasa III, al analizar *E. coli* mutantes. En este caso, los mutantes tenían una DNA polimerasa III normal pero tasas de mutación anormalmente altas. El primer gen mutante que causaba una alteración de la reparación de emparejamientos erróneos se identificó al final de la década de 1960, y se llamó *mutS* (*mut* es la abreviatura de «mutador»). Al final de la década de 1980 los investigadores habían identificado 10 proteínas implicadas en la identificación y reparación de emparejamientos erróneos de bases en *E. coli*. Estas proteínas reconocen el par mal emparejado, eliminan una sección de la hebra recién sintetizada que contiene la base incorrecta, y añaden las bases correctas. Las enzimas de reparación de emparejamientos erróneos son como un corrector de manuscritos que corrige las erratas que se le escaparon al autor (la DNA polimerasa, en este caso).

Reparación de la escisión de nucleótidos

Aunque el DNA se sintetice, pase por el corrector de pruebas y se corrijan los emparejamientos erróneos, no todo está bien. Los genes están sometidos a continuos ataques. Los nucleótidos resultan dañados por sustancias químicas como los radicales hidroxilo (OH) producidos durante el metabolismo aerobio, la aflatoxina B1 presente en cacahuetes y maíz mohosos, y el benzo[α]pireno del humo de cigarrillos. La radiación también es peligrosa. La luz ultravioleta (UV), por ejemplo, puede hacer que se forme un enlace covalente entre bases pirimidínicas adyacentes. La pareja timina-timina mostrada en la **Figura 14.17** es un ejemplo. Esta alteración se llama dímero de timina. Los dímeros de timina crean giros en la estructura secundaria del DNA que paralizan a las enzimas responsables de la transcripción y la síntesis de DNA. Los giros también detienen el movi-

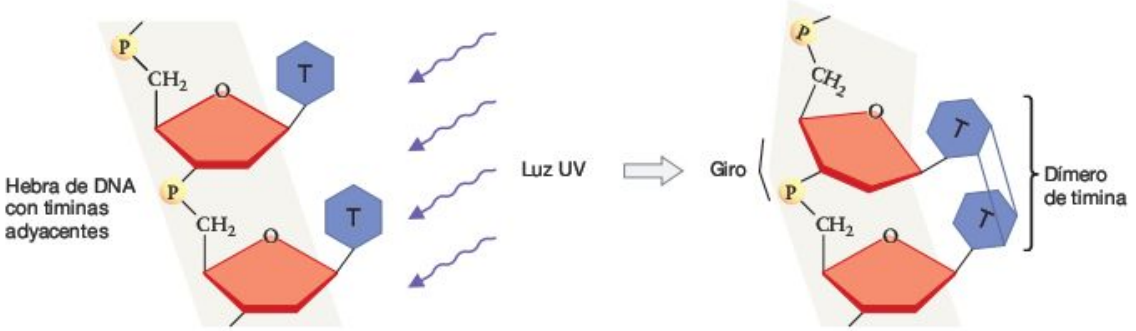


FIGURA 14.17 La luz UV daña el DNA. Cuando la luz UV alcanza una sección del DNA con timinas adyacentes, la energía puede romper los enlaces internos de cada base y provocar la formación de enlaces entre ellas. El dímero de timina resultante causa un giro en el DNA.

PREGUNTA ¿Por qué es menos probable que la longitud de onda infrarroja dañe el DNA en comparación con la UV?

FIGURA 14.18 En la reparación por escisión, las bases defectuosas se eliminan y se sustituyen.

miento de la horquilla de replicación durante la replicación del DNA. Si el daño no fuera reparado, la célula podría morir.

Las células tienen un eficiente sistema para arreglar este tipo de problemas, llamado **reparación de nucleótidos por escisión** (**Figura 14.18**). Como muestra el paso 1 de la figura, la simetría y regularidad de la estructura secundaria del DNA hace posible que las proteínas reparadoras adviertan los dímeros de timina y otros tipos de bases dañadas que producen irregularidades en la molécula. Una vez reconocida una región dañada, las enzimas eliminan el DNA de hebra simple alrededor del sitio dañado. La presencia de una hebra de DNA complementaria a la dañada proporciona una plantilla para resintetizar las secuencias defectuosas. Así, la estructura del DNA hace posible una reparación precisa. Como la molécula es reparable, la estructura del DNA acoge su función de almacén y procesamiento de información. Pero, ¿qué sucede cuando los sistemas de reparación son defectuosos?

Xeroderma pigmentosum: estudio de un caso

El ***xeroderma pigmentosum*** **(XP)** es una rara enfermedad autosómica recesiva de las personas. Los individuos con este trastorno son extremadamente sensibles a la luz ultravioleta (UV). Presentan lesiones en la piel incluso con una pequeña exposición a la luz del sol. En los individuos no afectados, estos tipos de lesiones solo aparecen tras una exposición intensa a la luz UV, los rayos X o a otras formas de radiación de alta energía.

En 1968 James Cleaver propuso una relación entre XP y los sistemas de reparación por escisión del DNA. Sabía que en *E. coli*, las mutaciones de ciertos genes hacen que fallen las proteínas de reparación por escisión de los nucleótidos del DNA. Las células con estas mutaciones son más sensibles a las radiaciones. La hipótesis de Cleaver era que las personas con XP tienen mutaciones similares. Afirmó que son tan sensibles a la luz solar porque son incapaces de reparar el daño que se produce cuando las bases nitrogenadas del DNA absorben la luz.

La conexión propuesta por Cleaver entre daño al DNA, reparación defectuosa de la escisión de nucleótidos y XP resultó correcta. Parte de su trabajo y de otros investigadoresse basaba en los cultivos celulares (véase el Capítulo 11). En este caso, los investigadores recogieron células de la piel de personas con XP y de personas con un fenotipo normal respecto a la reparación por escisión. Cuando estas poblaciones celulares crecían en cultivo y se exponían a cantidades crecientes de radiación ultravioleta, aparecía una diferencia notable: las células de individuos con *xeroderma pigmentosum* morían mucho antes que las células no afectadas (**Figura 14.19a**).

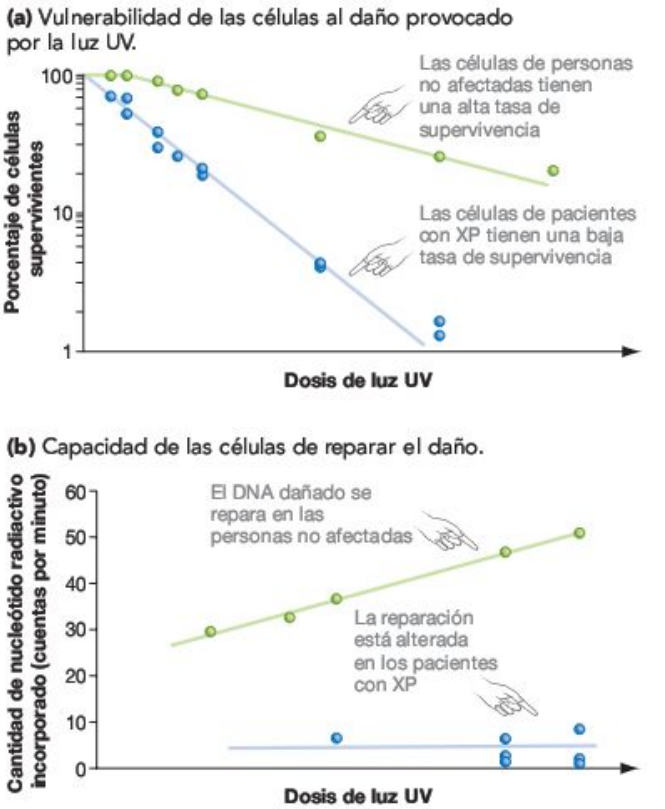


FIGURA 14.19 El daño producido al DNA por la luz UV no se repara adecuadamente en las personas con XP. (a) Cuando se irradian cultivos celulares de personas no afectadas y de pacientes con XP con distintas dosis de luz UV, el porcentaje de células supervivientes es radicalmente distinto. **(b)** Cuando se irradian cultivos celulares de personas no afectadas y de pacientes con XP con distintas dosis de luz UV y después se les administra timidina radiactiva, solo los de personas no afectadas incorporan la base marcada.

PREGUNTA ¿Por qué es más probable que desarrollen cáncer las personas que cultivan una piel bronceada? (Pista: el bronceado es una reacción a la luz UV).

La conexión con los sistemas de reparación por escisión se confirmó cuando Cleaver expuso células de individuos no afectados y células de individuos con XP a distintas cantidades de luz UV, y después añadió un desoxirribonucleótido radiactivo a las células para marcar el DNA sintetizado durante el periodo de reparación. Si la reparación es defectuosa en los sujetos con XP, entonces sus células no deberían incorporar prácticamente nada del desoxirribonucleótido radiactivo a su DNA. Las células de individuos no afectados, en cambio, deberían incorporar grandes cantidades del desoxirribonucleótido marcado a su DNA. Como muestra la **Figura 14.19b,** esto es exactamente lo que sucede. Estos datos son consistentes con la hipótesis de que la reparación por escisión está prácticamente ausente en las personas con XP.

Más recientemente, los análisis genéticos de pacientes con XP han demostrado que la enfermedad puede resultar de mutaciones en siete genes distintos. Este resultado no es sorprendente, a la luz del gran número de enzimas implicadas en la reparación del DNA dañado.

Por último, los defectos de los genes necesarios para la reparación del DNA se asocian frecuentemente con cáncer. Los individuos con *xeroderma pigmentosum*, por ejemplo, tienen de 1.000 a 2.000 veces más probabilidad de sufrir cáncer de piel que las personas con sistemas de reparación por escisión intactos. Para explicar este hallazgo, los biólogos señalan que si las mutaciones en los genes implicados en el ciclo celular (véase el Capítulo 11) se quedan sin reparar, la célula podría empezar a reproducirse de forma incontrolada. El resultado podría ser la formación de un tumor. Dicho de otro modo, si la tasa global de mutación en una célula es elevada por defectos en los genes que reparan el DNA, entonces las mutaciones que favorecen el cáncer se hacen más probables. La investigación con organismos modelo «simples» puede ser extraordinariamente fructífera. En este caso, la investigación de los aspectos fundamentales de la replicación y reparación del DNA, usando la *Escherichia coli* como sistema modelo, condujo directamente a un gran avance en el conocimiento de un tipo de cáncer de las personas.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los genes están hechos de DNA. Cuando el DNA se copia, cada hebra de una doble hélice de DNA sirve de plantilla para la síntesis de una hebra complementaria.

Mediante el marcaje de DNA con ^{15}N o ^{14}N, Meselson y Stahl pudieron validar la hipótesis de que la replicación del DNA es semiconservadora. Cada hebra de una molécula parental de DNA sirve de plantilla para la síntesis de una hebra hija, resultando en dos dobles hélices de DNA completas.

Deberías ser capaz de escribir una secuencia de un DNA de doble hebra de 10 bases, separar la secuencia, y señalar las bases que se añaden durante la replicación del DNA.

El DNA se sintetiza solo en la dirección 5' → 3'. Cuando se está copiando una molécula de DNA, un gran número de enzimas intervienen para desenrollar la doble hélice, sintetizar continuamente la «hebra conductora» en la dirección 5' → 3' y sintetizar la «hebra retrasada» como una serie de fragmentos que después se unen.

La síntesis de DNA es una reacción catalizada por enzimas que tiene lugar en una dirección. La síntesis de DNA requiere una plantilla y una secuencia cebador, y tiene lugar en la horquilla de replicación donde se abre la doble hélice.

La síntesis de la hebra conductora en la dirección 5' → 3' es directa, pero la síntesis de la hebra retrasada es más compleja porque la DNA polimerasa tiene que trabajar alejándose de la horquilla de replicación. Administrando a células de *E. coli* un pulso corto de un dexorribonucleótido radiactivo, Okazaki y sus colaboradores confirmaron que en la hebra retrasada se forman fragmentos cortos de DNA. Estos fragmentos de Okazaki tienen como cebador a una pequeña hebra de RNA y se unen después de la síntesis.

En los extremos de los cromosomas lineales de eucariotas, la enzima telomerasa añade secciones cortas y repetidas de DNA de modo que la hebra retrasada pueda sintetizarse sin acortar el cromosoma. La telomerasa es activa en las células reproductoras que finalmente llegan a la meiosis. Como resultado, los gametos contienen cromosomas de longitud normal.

Deberías ser capaz de describir las similitudes y diferencias en las funciones de las tres polimerasas presentadas en este capítulo: DNA polimerasa, primasa y telomerasa.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
DNA Synthesis

La mayoría de los errores que ocurren en la síntesis del DNA son reparados por enzimas especializadas. Si estas enzimas son defectuosas, la tasa de mutación aumenta. Las mutaciones en muchos tipos de genes pueden producir cáncer.

La replicación del DNA es notablemente precisa porque la DNA polimerasa hace de correctora de pruebas y porque las enzimas de reparación de emparejamientos erróneos eliminan las bases incorrectas una vez completada la síntesis y las reemplazan con la secuencia correcta. Además, la reparación del DNA se produce cuando las bases han sido dañadas por sustancias químicas o radiación. Los sistemas de reparación por escisión de nucleótidos cortan las porciones o genes dañados y los reemplazan con las secuencias correctas. Varios tipos de cáncer humanos se asocian con defectos de los genes responsables de la reparación del DNA.

Deberías ser capaz de explicar las conexiones lógicas entre el fallo de los sistemas reparadores, los aumentos de la tasa de mutación y la alta probabilidad de desarrollar cáncer.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. El experimento que eliminaba proteínas, RNA o DNA de extractos de *Streptococcus* buscaba demostrar que el DNA es el material hereditario. ¿Por qué no logró convencer a muchos escépticos?
   a. No tenía tratamientos control, así que estaba mal diseñado.
   b. Ya se había demostrado que los genes estaban hechos de proteínas.
   c. El rasgo estudiado (virulencia) no es genético.
   d. Los críticos argumentaron que los tratamientos químicos no habían eliminado todas las proteínas presentes.
2. ¿Cuál de las siguientes *no* es una propiedad de la DNA polimerasa?
   a. Cataliza la adición de dNTP solo en la dirección 5' → 3'.
   b. Necesita un cebador para poder funcionar.
   c. Se asocia con una pinza de deslizamiento solo en la hebra conductora.
   d. Puede hacer de correctora de pruebas porque posee actividad exonucleasa.
3. ¿Cuál es la función de la topoisomerasa?
   a. Estabilizar a la DNA polimerasa cuando se desplaza por la hebra conductora o la retrasada.
   b. Abrir la hélice de DNA en la horquilla de replicación.
   c. Estabilizar hebras simples de DNA, una vez abierta la horquilla de replicación.
   d. Impedir giros en el DNA cuando la horquilla de replicación se abre y se desenrolla.
4. ¿Cuál es la función de la primasa?
   a. Síntesis de la sección corta de DNA de doble hebra que necesita la DNA polimerasa.
   b. Síntesis de una sección pequeña de RNA, complementaria al DNA de hebra simple.
   c. Cerrar el hueco en el extremo 3' del DNA tras la reparación por escisión.
   d. Eliminar los cebadores y sintetizar una sección corta de DNA para reemplazarlos.
5. ¿Dónde y cómo se sintetizan los fragmentos de Okazaki?
   a. En la hebra conductora, en la dirección 5' → 3'.
   b. En la hebra conductora, en la dirección 3' → 5'.
   c. En la hebra retrasada, en la dirección 5' → 3'.
   d. En la hebra retrasada, en la dirección 3' → 5'.
6. ¿Qué hace la telomerasa?
   a. Añade un cebador proteico a los extremos de los cromosomas lineales.
   b. Añade DNA de doble hebra al «extremo romo» de un cromosoma lineal.
   c. Añade DNA de doble hebra a la hebra retrasada en el extremo de un cromosoma lineal.
   d. Añade DNA de hebra simple a la hebra retrasada en el extremo de un cromosoma lineal.

Respuestas: 1. d; 2. c; 3. d; 4. b; 5. c; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

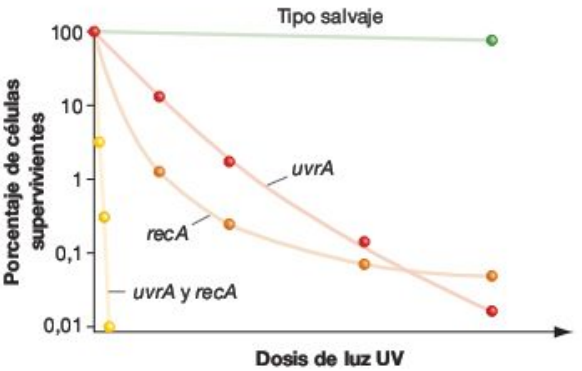
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Los investigadores intentar diseñar experimentos de tal modo que un tratamiento experimental demuestre el efecto que tiene una condición, y solo una, sobre el fenómeno estudiado. Observa la Figura 14.2 y decide qué tratamientos del estudio de transformación sirvieron de tratamientos experimentales y cuáles fueron los controles. Escribe una descripción general que explique la función de los tratamientos control en el diseño experimental.
2. ¿Qué quiere decir que la replicación del DNA es «bidireccional»?
3. ¿Por qué es discontinua la síntesis de la hebra retrasada del DNA? ¿Cómo es posible que la síntesis de la hebra conductora sea continua?
4. Explica por qué la telomerasa impide que los cromosomas lineales se acorten durante la replicación.
5. Enumera en orden cronológico los pasos que aumentan la exactitud en la replicación del DNA. Indica en qué pasos participa la DNA polimerasa III y en cuáles intervienen enzimas reparadoras especializadas.
6. Explica cómo la estructura del DNA hace que reconocer emparejamientos erróneos o bases dañadas sea relativamente fácil para las proteínas. ¿Cómo hace posible la estructura secundaria del DNA que las secciones dañadas o las bases incorrectas se eliminen y reparen?

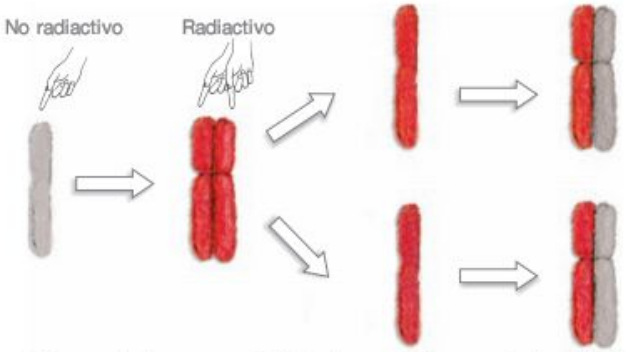
Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Si la DNA polimerasa III no necesitara un cebador, ¿qué pasos de la síntesis del DNA serían diferentes de los observados? ¿Se necesitaría alguna enzima especial para replicar telómeros? Explica tus respuestas
2. Al final de la década de 1950 Herbert Taylor cultivó células de la punta de la raíz de alubias en una solución de timidina radiactiva y dejó que pasaran por una ronda de replicación de DNA. Después pasó las células a una solución sin desoxirribonucleótido radiactivo, permitió que se replicaran de nuevo, y examinó sus cromosomas en busca de radiactividad. Sus resultados se muestran en la siguiente figura, en la que las cromátidas radiactivas están en rojo.
   a. Dibuja diagramas que expliquen el patrón de radiactividad observado en las cromátidas hermanas después de la primera y segunda ronda de replicación.
   b. ¿Cuáles serían los resultados de Taylor si las eucariotas siguieran un patrón conservador en la replicación del DNA?
3. El siguiente gráfico muestra la supervivencia de cuatro cepas distintas de *E. coli* después de la exposición a dosis crecientes de luz ultravioleta. La cepa del tipo silvestre es normal, pero las otras cepas tienen una mutación en los genes llamados *uvrA*, *recA*, o en ambos.
   a. ¿Qué cepas son más sensibles a la luz UV? ¿Cuáles son las menos sensibles?
   b. ¿Cuál es la contribución relativa de estos genes a la reparación del daño de la luz UV?



4. Una prueba muy utilizada para identificar si ciertas sustancias químicas, como pesticidas y herbicidas, podrían ser carcinógenas (que causan cáncer) implica exponer células bacterianas a la sustancia química y registrar si la exposición provoca un aumento de la tasa de mutación. En efecto, esta prueba equipara las sustancias químicas causantes de cáncer con sustancias químicas causantes de mutaciones. ¿Por qué es informativa esta prueba?



1. Una ronda de replicación de DNA en la solución radiactiva. **2.** Mitosis. **3.** Una ronda de replicación de DNA en la solución no radiactiva.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

15 Funcionamiento de los genes

CONCEPTOS CLAVE

- La mayoría de los genes codifican proteínas.
- En las células, la información fluye del DNA al RNA y de ahí a las proteínas. El DNA se transcribe al RNA mensajero mediante la RNA polimerasa, y después el RNA mensajero se traduce a proteínas en los ribosomas.
- Cada aminoácido de una proteína viene especificado por un grupo de tres bases del RNA.

Cada A, T, G y C representa una base nitrogenada del DNA. Este capítulo explora cómo determinaron los biólogos que los genes están compuestos por DNA y cómo una secuencia de bases en el DNA se traduce a una secuencia de aminoácidos en una proteína.

Al DNA se le ha denominado el plano de la vida. Si el DNA de un organismo es un conjunto de planos, entonces sus células son el lugar de la obra. ¿Cómo especifica el DNA de cada célula los tipos y cantidades de madera, clavos y cemento necesarios a medida que la célula crece y su estructura y función cambian? Si las enzimas de la célula son como obreros de la construcción, ¿cómo los organiza el DNA en un equipo que pueda construir y mantener la célula, y tal vez remodelarla si cambian las condiciones?

Mendel ofreció algunas ideas que hicieron posible plantearse estas preguntas. Descubrió que alelos concretos están asociados con ciertos fenotipos, y que los alelos se transmiten fielmente de los progenitores a su descendencia. La teoría cromosómica de la herencia estableció que los genes están en los cromosomas, y detalló cómo el movimiento de los cromosomas durante la meiosis explica los resultados de Mendel. La era molecular de la Biología empezó con el descubrimiento de que el DNA es el material hereditario, y que el DNA tiene una estructura de doble hélice que contiene secuencias de cuatro bases. Basándose en estos primeros avances, estaba claro que los genes consisten en DNA y que los genes llevan información, las instrucciones para fabricar y mantener un individuo. Pero los biólogos seguían sin saber cómo la información del DNA pasa a la acción. ¿Cómo especifica el genotipo de un organismo su fenotipo?

Este capítulo presenta algunas de las ideas más importantes de toda la Biología, ideas que conectaron genotipos y fenotipos al revelar cómo funcionan los genes a nivel molecular.

Conocer el funcionamiento de los genes, a su vez, provocó una importante transición en la historia de la Biología. En vez de considerar a los genes únicamente en relación con sus efectos sobre el color de los ojos de las moscas del vinagre o la forma de la semilla de los guisantes, los biólogos pudieron empezar a analizar la composición molecular de los genes y sus productos. La revolución molecular en Biología había alzado el vuelo.

15.1 ¿Qué hacen los genes?

Aunque a comienzos del siglo XX los biólogos habían progresado mucho en el conocimiento de la herencia, hasta 1941 no apareció una hipótesis explícita que explicara qué hacen los genes. En ese año, George Beadle y Edward Tatum publicaron una serie de novedosos experimentos con un moho del pan llamado *Neurospora crassa*. Su investigación estaba inspirada en una idea de una sencillez brillante. Como dijo Beadle: «Deberíamos ser capaces de descubrir lo que hacen los genes convirtiéndolos en defectuosos». La idea era alterar un gen dañándolo y después deducir lo que hace ese gen observando el fenotipo del individuo mutante.

Hoy en día, los alelos que no funcionan se llaman **mutantes *knock-out*, mutantes nulos** o **mutantes con pérdida funcional.** Crear y analizar los efectos de alelos mutantes *knock-out* sigue siendo una de las estrategias de investigación más usadas en los estudios de la función génica. Pero Beadle y Tatum fueron los pioneros.

Para empezar el trabajo, los investigadores expusieron un gran número de individuos de *N. crassa* a la radiación. Como señalaba el Capítulo 14, la radiación de alta energía daña la estructura de doble hélice del DNA, a menudo de tal forma que el gen afectado no funciona. Finalmente, consiguieron encontrar *N. crassa* mutantes que no podían fabricar compuestos específicos. Por ejemplo, uno de los mutantes no podía producir piridoxina, también conocida como vitamina B6, que los individuos normales sí fabrican. Además, Beadle y Tatum demostraron que la incapacidad de sintetizar piridoxina se debía a un defecto de un único gen, y que la incapacidad de sintetizar otras moléculas se debía a defectos en otros genes.

Estos genes inspiraron su **hipótesis de «un gen, una enzima».** Beadle y Tatum propusieron que los *N. crassa* mutantes no podían producir piridoxina porque carecían de una enzima necesaria para sintetizar el compuesto, y que la ausencia de la enzima se debía a un defecto genético. Basada en los análisis de los mutantes *knock-out*, la hipótesis de «un gen, una enzima» aseguraba que los genes contienen la información necesaria para fabricar proteínas, muchas de las cuales funcionan como enzimas.

Tres años después, Adrian Srb y Norman Horowitz publicaron una rigurosa comprobación de la hipótesis de «un gen, una enzima». Estos biólogos se centraron en la capacidad que tienen los *N. crassa* para sintetizar el aminoácido arginina. En el laboratorio, las células normales de este moho del pan crecen bien en medios de cultivo que carecen de arginina. Esto es posible porque *N. crassa* es capaz de sintetizar su propia arginina.

Trabajos anteriores habían demostrado que estos organismos sintetizan arginina tras una serie de pasos, o lo que los biólogos llaman una **vía metabólica.** Como muestra la **Figura 15.1,** unos compuestos llamados ornitina y citrulina son productos intermedios de la vía metabólica que produce arginina. Además, se precisan enzimas específicas para sintetizar ornitina, convertir ornitina en citrulina, y cambiar la citrulina a arginina. Srb y Horowitz propusieron que genes específicos de *N. crassa* son los responsables de producir cada una de las tres enzimas implicadas.

Para poner a prueba esta idea, Srb y Horowitz usaron radiación para crear un gran número de individuos mutantes. Sin embargo, la radiación de alta energía tiene la misma probabilidad de dañar el DNA en cualquier parte del genoma, y la mayoría de los organismos tiene miles de genes. De los miles de mutantes que los biólogos crearon, entonces, probablemente solo unos cuantos contuvieran mutaciones *knock-out* en la vía sintetizadora de arginina.

Para encontrar los mutantes que estaban buscando, los investigadores realizaron lo que actualmente se llama un cribado genético. El **cribado genético** es una técnica para seleccionar ciertos tipos de mutantes entre muchos miles de mutantes generados aleatoriamente.

Srb y Horowitz empezaron el cribado cultivando las células irradiadas en un medio que incluía arginina. Después cultivaron una muestra de cada tipo de célula en un medio que *carecía* de arginina. Si un individuo podía crecer en presencia de arginina pero no lo conseguía sin arginina, concluían que no podía producir su propia arginina. Los biólogos continuaron confirmando que los descendientes de esas células también presentaban ese defecto. Con este método, se aseguraron de haber aislado individuos con mutaciones en los genes de una o más de las enzimas mostradas en la Figura 15.1.

Para consolidar este resultado, los biólogos cultivaron los mutantes en medios normales que carecían de arginina y se suplementaban con nada, ornitina, citrulina o arginina. En cada caso, los medios eran sólidos y tenían una superfi-

FIGURA 15.1 Hay varios pasos en la vía metabólica de la síntesis de arginina. La mayoría de los organismos sintetizan el aminoácido arginina mediante los pasos mostrados aquí. Cada paso es catalizado por una enzima distinta.

PREGUNTA Si una célula careciera de la enzima 2 pero consiguiera ornitina de su dieta, ¿podría sobrevivir? Si en vez de ornitina se le aportara citrulina, ¿seguiría viviendo?

Experimento

Pregunta: ¿Qué hacen los genes?

Hipótesis: Cada gen contiene la información necesaria para hacer una enzima distinta.

Hipótesis nula: Los genes no tienen nada que ver con la fabricación de enzimas.

Estrategia del experimento: Alterar genes específicos; ver si faltan las enzimas necesarias para los distintos pasos de la vía de síntesis de la arginina.

Diseño del experimento: Aislar *N. crassa* mutantes que no puedan sintetizar arginina. Cultivar cada tipo de mutante en un medio de cultivo normal con:

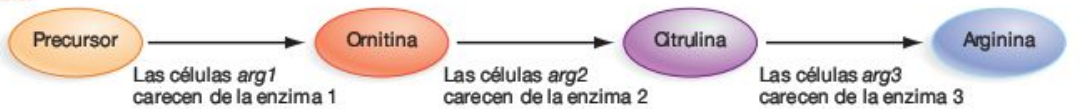
Predicción: Habrá tres tipos diferentes de mutantes, correspondientes a los defectos de la enzima 1, la enzima 2 y la 3 de la vía de síntesis de la arginina. Cada tipo de mutante será capaz de sobrevivir en distintas combinaciones de los cuatro tipos de medios.

Predicción de la hipótesis nula: No habrá tipos diferentes de mutantes.

Resultados: Hay tres tipos diferentes de mutantes, llamados *arg1*, *arg2* y *arg3*.

Tipo de mutante	Ninguno	Sólo ornitina	Sólo citrulina	Sólo arginina
arg1	No crecen	CRECIMIENTO	CRECIMIENTO	CRECIMIENTO
arg2	No crecen	No crecen	CRECIMIENTO	CRECIMIENTO
arg3	No crecen	No crecen	No crecen	CRECIMIENTO

Interpretación:



Conclusión: Los resultados apoyan la hipótesis de «un gen, una enzima».

FIGURA 15.2 Apoyo experimental a favor de la hipótesis de «un gen, una enzima». La asociación entre defectos específicos en *N. crassa* y defectos específicos en la vía metabólica de la síntesis de arginina convenció a los biólogos de que la hipótesis de «un gen, una enzima», era correcta.

PREGUNTA ¿Por qué se tomaron la molestia de realizar el tratamiento «sin suplementos»?

cie inclinada para proporcionar suficiente espacio para que las células crecieran. Como muestra la **Figura 15.2,** los resultados de estos experimentos con cultivos fueron espectaculares. Algunas de las células mutantes podían crecer en presencia de algunos de estos compuestos pero no en presencia de otros. Más concretamente, los mutantes se dividían en tres grupos distintos, que los investigadores llamaron *arg1*, *arg2* y *arg3*. Como muestra la sección de Interpretación de la figura, los datos solo tienen sentido si cada tipo de mutante carecía de un paso específico y distinto de la vía metabólica por un defecto en un gen concreto. Srb y Horowitz habían documentado la correlación entre un defecto genético concreto y un defecto en un punto específico de una vía metabólica. Sus resultados convencieron a la mayoría de los investigadores de que la hipótesis de «un gen, una enzima» era correcta.

Trabajos de seguimiento demostraron que los genes son los responsables de todos los tipos distintos de proteínas producidas por las células, y no solo de las enzimas. Los biólogos supieron por fin lo que hacen casi todos los genes: contienen las instrucciones para fabricar proteínas.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The One-Gene One-Enzyme Hypothesis

15.2 El dogma central de la Biología molecular

¿*Cómo* especifica un gen la producción de una proteína? Después de que la hipótesis de Beadle y Tatum se corroborase en *N. crassa* y en otros organismos, esta era la pregunta clave. Parte de la respuesta consistía en conocer la naturaleza molecular de los genes. Los bioquímicos sabían que los componentes primarios del DNA eran cuatro bases nitrogenadas: las pirimidinas, timina (abreviada como T) y citosina (C), y las purinas adenina (A) y guanina (G). También sabían que estas bases estaban conectadas en una secuencia lineal mediante un esqueleto de azúcar-fosfato. El modelo de Watson y Crick de la estructura secundaria del DNA, presentado en el Capítulo 4 y revisado en el Capítulo 14, reveló que dos hebras de DNA están enrolladas en una hélice doble, que se mantiene unida por enlaces de hidrógeno entre las parejas de bases complementarias, A-T y G-C.

Con esa estructura, parecía muy improbable que el DNA pudiera catalizar directamente las reacciones que producen proteínas. Su forma era demasiado regular para indicar que pudiera unirse a una gran variedad de moléculas sustrato y disminuir la energía de activación de las reacciones químicas. Por el contrario, Crick propuso que la secuencia de bases del DNA podría funcionar como un código. La idea era que el DNA era *solo* una molécula de almacenaje de información. Las instrucciones que contenía tendrían que ser leídas y después traducidas a proteínas.

Crick propuso una analogía con el código Morse. El código Morse es un sistema de transmisión de mensajes que utiliza puntos y rayas para representar las letras del alfabeto. La idea de Crick era que distintas combinaciones de bases podrían especificar los 20 aminoácidos, igual que distintas combinaciones de puntos y rayas especifican las 26 letras del alfabeto. De este modo, los simples puntos y rayas pueden codificar toda la complejidad de la información de una lengua humana.

Un fragmento concreto de DNA, entonces, podría contener la información necesaria para especificar la secuencia de aminoácidos de una enzima específica. En forma de código, la tremenda cantidad de información necesaria para construir y hacer funcionar a una célula puede almacenarse en poco espacio. Esta información también podría copiarse mediante el apareamiento de bases complementarias transmitidas de forma eficaz de una generación a otra.

Sin embargo, poco después quedó claro que la información codificada en la secuencia de bases del DNA no se traduce directamente a la secuencia de aminoácidos de las proteínas. En cambio, la conexión entre el DNA como depósito de información y las proteínas como maquinaria celular es indirecta.

El RNA como intermediario entre genes y proteínas

La primera pista de que la información biológica no pasa directamente del DNA a las proteínas surgió de los datos sobre la estructura celular. En las células eucariotas, el DNA se encuentra en el interior de una organela unida a una membrana llamada núcleo (véase Capítulo 7). Pero las estructuras llamadas ribosomas, en las que se produce la síntesis proteica, están fuera del núcleo, en el citoplasma. Esta observación empezó a tener sentido cuando François Jacob y Jacques Monod señalaron que las moléculas de RNA conectan los genes y los centros productores de proteínas. La hipótesis de Jacob y Monod está ilustrada en la **Figura 15.3.** Predijeron que moléculas de RNA de escasa duración llamadas **RNA mensajero,** o **mRNA,** llevaban la información del DNA al lugar de la síntesis proteica. El RNA mensajero es uno de los distintos tipos de RNA en las células.

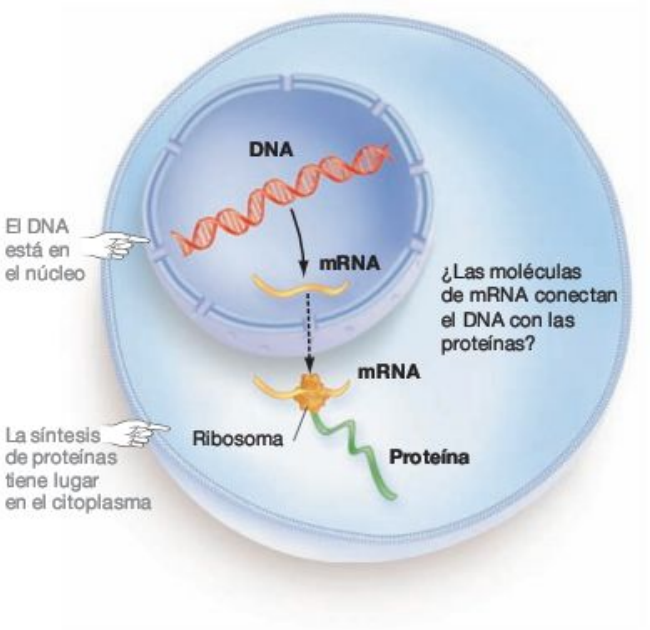


FIGURA 15.3 Hipótesis del RNA mensajero. En las células de plantas, animales, hongos y otros eucariontes, casi todo el DNA se encuentra únicamente en el núcleo, pero las proteínas se fabrican fuera del núcleo, en los ribosomas. Los biólogos propusieron que la información codificada en el DNA se transporta del núcleo a los ribosomas por el RNA mensajero (mRNA).

PREGUNTA Bacterias y arqueas carecen de núcleo. Según el razonamiento presentado, ¿necesitarían producir mRNA? Explica tu respuesta.

Las sucesivas investigaciones confirmaron que la hipótesis del RNA mensajero es correcta. Una prueba especialmente importante fue el descubrimiento de una enzima que cataliza la síntesis de RNA. Esta proteína se llama **RNA polimerasa,** porque polimeriza ribonucleótidos para formar hebras de RNA. La observación clave fue que la RNA polimerasa sintetiza moléculas de RNA en relación con la información facilitada por la secuencia de bases de un fragmento concreto de DNA. Al contrario que la DNA polimerasa, la RNA polimerasa no necesita un cebador para empezar a añadir ribonucleótidos a una hebra creciente de RNA.

La **Figura 15.4** presenta la evidencia experimental sobre la transferencia de información del DNA al RNA. El experimento aquí destacado empezó con una mezcla reactiva que

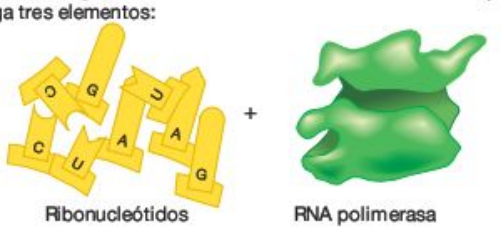
Experimento

Pregunta: ¿Cómo se transfiere la información del DNA al RNA?

Hipótesis: El RNA se sintetiza mediante el emparejamiento de bases complementarias con el DNA.

Hipótesis nula: El RNA no se sintetiza mediante el emparejamiento de bases complementarias con el DNA.

Diseño del experimento: Crear una mezcla de reacción que contenga tres elementos:



Ribonucleótidos + RNA polimerasa

Hebra de DNA cuya única base sea la timina

Predicción: Se producirá una hebra de RNA que solo tendrá adenina (A).

Predicción de la hipótesis nula: No se producirá una hebra de RNA, o bien será una hebra de RNA con una colección aleatoria de bases.

Resultados:

Hebra de RNA cuya única base es la adenina

Conclusión: La información se transfiere del DNA al RNA mediante el emparejamiento de bases complementarias.

FIGURA 15.4 El emparejamiento de bases complementarias transfiere la información del DNA al RNA. Este experimento corroboró la hipótesis de que las moléculas de RNA se sintetizan con una secuencia de bases que es complementaria a la secuencia correspondiente de DNA.

contenía tres elementos cruciales: (1) la enzima RNA polimerasa; (2) ribonucleótidos con las bases adenina (A), uracilo (U), guanina (G) y citosina (C); y (3) copias de una hebra de DNA sintético que contenía desoxirribonucleótidos en los que la única base era la timina (T). (Recuerda del Capítulo 4 que el RNA contiene la base uracilo en vez de la timina. Si una molécula de RNA se une a una molécula de DNA o RNA, el uracilo se empareja con la adenina.) Cuando los investigadores dejaron que procediera la reacción de polimerización, la única base en las moléculas de RNA resultante era la adenina. Este resultado apoyó en gran medida la hipótesis de que la RNA polimerasa sintetiza RNA según las reglas del emparejamiento de bases complementarias presentadas en el Capítulo 4, porque la timina se empareja con la adenina. En este caso, una secuencia de DNA cuya única base era la timina dirigió la polimerización de una secuencia complementaria de RNA cuya única base era la adenina. Experimentos similares demostraron que los DNA sintéticos que solo contenían citosina desencadenaban la producción de moléculas de RNA que no contenían más bases que la guanina.

El dogma central

Una vez se hubo aceptado la hipótesis del mRNA, Francis Crick elaboró lo que llegó a ser conocido como el dogma central de la Biología molecular. El **dogma central** resume el flujo de información en las células. Simplemente declara que el DNA codifica RNA, que a su vez codifica proteínas.

$$\text{DNA} \rightarrow \text{RNA} \rightarrow \text{proteínas}$$

Esta sencilla declaración de Crick agrupa buena parte de las investigaciones revisadas en este capítulo. El DNA es el material hereditario. Los genes consisten en secciones específicas de DNA que codifican productos utilizados por las células. La secuencia de bases del DNA especifica la secuencia de bases en una molécula de RNA, que a su vez especifica la secuencia de aminoácidos en una proteína. De este modo, en el fondo los genes codifican proteínas.

Muchas proteínas funcionan como enzimas catalizando reacciones químicas en las células. Otras proteínas realizan las funciones presentadas en capítulos anteriores: las proteínas motoras y las contráctiles mueven la propia célula o transportan materiales dentro de ella, las proteínas estructurales dan soporte a las células o vías para el transporte de materiales, las hormonas peptídicas llevan señales de célula a célula, las proteínas de transporte de la membrana conducen iones o moléculas concretas a través de la membrana plasmática, y los anticuerpos y otras proteínas del sistema inmunitario participan en la defensa reconociendo y destruyendo bacterias y virus invasores.

Los biólogos usan un vocabulario especializado para resumir la secuencia de acontecimientos que encierra el dogma central. Por ejemplo, los biólogos dicen que el DNA se transcribe a RNA. En español, *transcripción* significa simplemente copiar información. El uso científico del término es adecuado porque el DNA actúa como un registro permanente, un archivo o plano que contiene la información necesaria para construir y hacer funcionar la célula. Este registro permanente de información se copia, mediante la **transcripción,** en una molécula de corta duración llamada mRNA. A continuación, la información se transfiere a una nueva forma molecular: una secuencia de aminoácidos. En el español cotidiano, la palabra *traducción* significa transferir información de un idioma a otro. En Biología, la síntesis de proteínas a partir del mRNA se llama **traducción.** La traducción es la transferencia de información de un tipo de molécula a otro, del «lenguaje» de los ácidos nucleicos al «lenguaje» de las proteínas.

La traducción también suele llamarse simplemente síntesis de proteínas. La **Figura 15.5a** resume la relación entre transcripción y traducción, así como la relación entre DNA, RNA

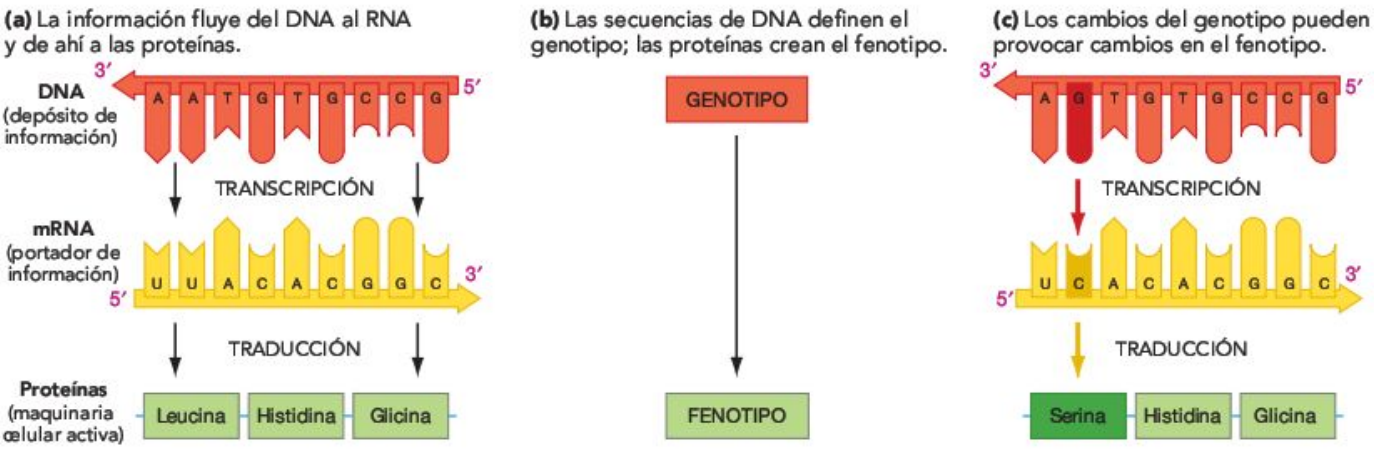


FIGURA 15.5 Flujo de información en la célula. **(a)** El DNA es el archivo de información de la célula. El mRNA es una copia breve de la información del DNA, y se usa para producir proteínas. La mayoría de la maquinaria y muchas de las estructuras celulares están compuestas por proteínas. **(b)** El dogma central reveló la conexión entre genotipo y fenotipo. **(c)** Los alelos de los genes se diferencian en la secuencia de bases de su DNA. Como resultado, pueden producir proteínas con distintas estructuras primarias y por tanto, distintas funciones. De esta forma, alelos diferentes pueden asociarse a fenotipos diferentes.

y proteínas. El siguiente diagrama presenta estos términos y relaciones de forma simplificada:

DNA
(almacén de información)

↓ Transcripción

mRNA
(mensajero de información)

↓ Traducción

Proteínas
(maquinaria celular activa)

Según el dogma central, el genotipo de un organismo está determinado por la secuencia de bases de su DNA, mientras que su fenotipo es un producto de las proteínas que fabrica (**Figura 15.5b**). Para aclarar este punto, considera que las enzimas y otras proteínas codificadas por los genes son lo que constituyen la «materia» de la célula y dictan qué reacciones químicas suceden dentro de ella. En los guisantes, por ejemplo, el «gen de la altura» que estudió Mendel realmente codifica una enzima implicada en la síntesis de una hormona del crecimiento. Un aspecto importante del fenotipo de una planta del guisante (su altura) está determinada en parte por la secuencia de DNA en el gen de esta enzima productora de la hormona.

Estudios posteriores revelaron que los alelos del mismo gen se diferencian en su secuencia de DNA. Como resultado, las proteínas producidas por distintos alelos del mismo gen a menudo tienen distintas secuencias de aminoácidos (**Figura 15.5c**). Si las estructuras primarias de las proteínas varían, es probable que sus funciones también cambien. Por ejemplo, las plantas enanas de guisante que estudió Mendel, tienen una secuencia de DNA distinta del alelo normal. La secuencia alterada es disfuncional, lo que significa que los mutantes tienen un alelo *knock-out* en el gen de la altura. Estos individuos no producen la enzima necesaria para sintetizar la hormona del crecimiento. Como resultado, sus células no reciben el mensaje de seguir creciendo y las plantas tienen poca altura. (Variedades enanas como ésas son realmente las elegidas en muchos tipos de cosechas y árboles frutales.) La variación en los fenotipos que observamos depende en parte de variaciones en las secuencias de DNA.

El dogma central proporcionó un importante marco conceptual para el floreciente campo de la genética molecular y dio lugar a una serie de preguntas fundamentales acerca del funcionamiento de genes y células. Pero en las décadas transcurridas desde que Frances Crick propuso el dogma central, se han producido importantes modificaciones:

- Muchos genes codifican moléculas de RNA que no funcionan como mRNA ni se traducen a proteínas. Dicho de otro modo, hay muchos tipos de RNA además de los mRNA, que realizan funciones importantes en las células. Además de llevar la información del DNA para que pueda producirse la traducción, hay RNA que (1) ayudan a regular qué genes se transcriben en determinados momentos, (2) procesan los mRNA antes de la traducción, (3) transportan los aminoácidos necesarios para formar proteínas, y (4) catalizan la formación de enlaces peptídicos en la traducción. Para estos genes, el flujo de información se escribiría simplemente como DNA → RNA.
- El dogma central señala que el flujo de información solo ocurre en una dirección, del DNA al RNA y de ahí a las proteínas. El RNA no codifica la producción de otro

RNA ni DNA, y las proteínas no codifican la producción de RNA ni DNA ni otras proteínas. Pero hay importantes excepciones a estas reglas. En algunos casos, la información fluye de vuelta desde el RNA al DNA.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los genes codifican proteínas, pero lo hacen indirectamente.
- La secuencia de bases del DNA se usa para producir RNA mensajero (mRNA). La secuencia de bases de una molécula de mRNA es complementaria a la secuencia de DNA de un gen.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar una doble hélice de DNA, escribiendo una secuencia de bases en ambas hebras y señalando la polaridad 5′→ 3′ de cada hebra.
2) Elegir una de las dos hebras de la doble hélice como plantilla para la síntesis de RNA, y escribir la secuencia de la molécula de mRNA que se sintetizaría (en dirección 5′→ 3′) a partir de esa hebra.

15.3 El código genético

Una vez que los biólogos entendieron la naturaleza básica del flujo de información en la célula, el siguiente reto era entender la conexión final entre el DNA y las proteínas. Exactamente, ¿cómo codifica la secuencia de bases de una hebra de mRNA la secuencia de aminoácidos de una proteína? Si pudieran responder esta pregunta, los biólogos habrían descifrado el **código genético,** las relgas que especifican la relación entre una secuencia de nucleótidos del DNA o RNA y la secuencia de aminoácidos de una proteína. Investigadores de todo el mundo aceptaron el reto. La carrera había empezado.

¿Cuántas letras tiene una palabra del código genético?

El primer paso para descifrar el código genético era determinar cuántas bases componen una «palabra». En una secuencia de mRNA, ¿cuántas letras tiene el mensaje que especifica un aminoácido? Basándose en una lógica simple, George Gamow propuso que cada palabra del código contiene tres bases. Su razonamiento partía de la observación de que existen 20 aminoácidos usados habitualmente en las células, y la hipótesis de que cada aminoácido debe estar especificado por una secuencia concreta de mRNA. Como solo hay cuatro bases distintas en los ribonucleótidos (A, U, G y C), un código de una base solo podría especificar cuatro aminoácidos. Del mismo modo, un código de dos bases podría representar únicamente 4 × 4 aminoácidos (16). Entonces, un código de tres bases podría especificar 4 × 4 × 4, o 64, aminoácidos diferentes. Como resultado, un código de tres bases proporcionaría mensajes más que suficientes para codificar los 20 aminoácidos (**Figura 15.6**). Este código de tres bases se llama **código del triplete.**

Estos sencillos cálculos resaltan un punto importante: la hipótesis de Gamow predecía que el código genético es redundante. Es decir, más de un triplete de bases podría especificar el mismo aminoácido. La idea era que distintas secuencias de un mRNA (por ejemplo, AAA y AAG) podrían codificar el mismo aminoácido (p. ej., lisina). El grupo de tres bases que

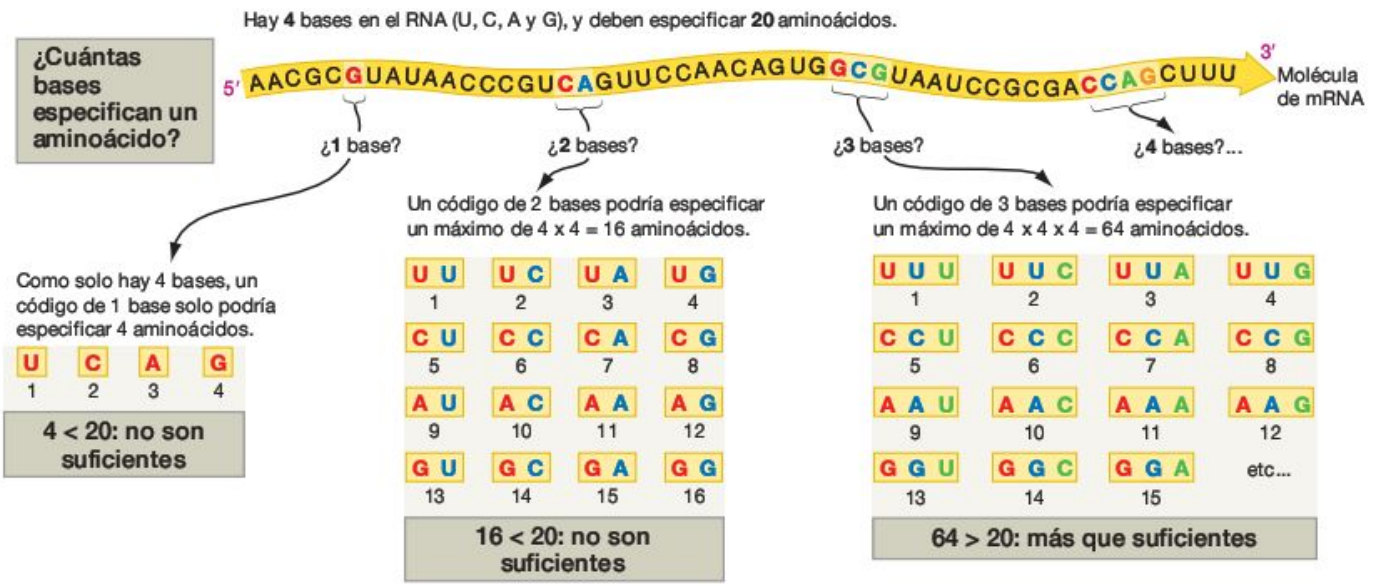


FIGURA 15.6 En el código genético, ¿cuántas bases forman una «palabra»?

PREGUNTA ¿Cuántos aminoácidos podrían especificarse con un código de cuatro bases? ¿Por qué concluyeron los biólogos que un código de cuatro bases era muy improbable? La respuesta debe incluir una explicación de por qué es improbable que evolucione un código de cuatro bases.

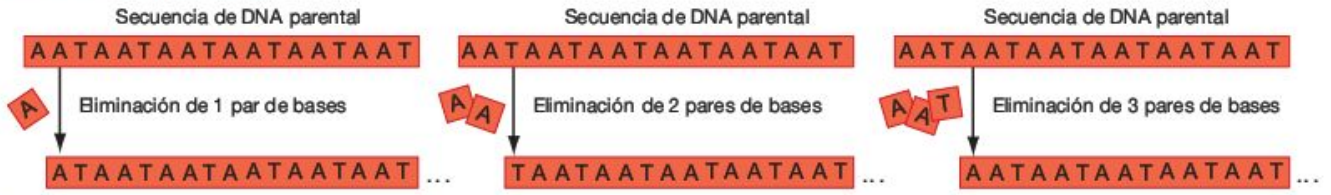
Experimento

Pregunta: En el código genético, ¿cuántas bases forman un codón y especifican un aminoácido?

Hipótesis: Un codón tiene 3 bases.

Hipótesis alternativas: Un codón tiene 1 o 2 bases.

Diseño del experimento:

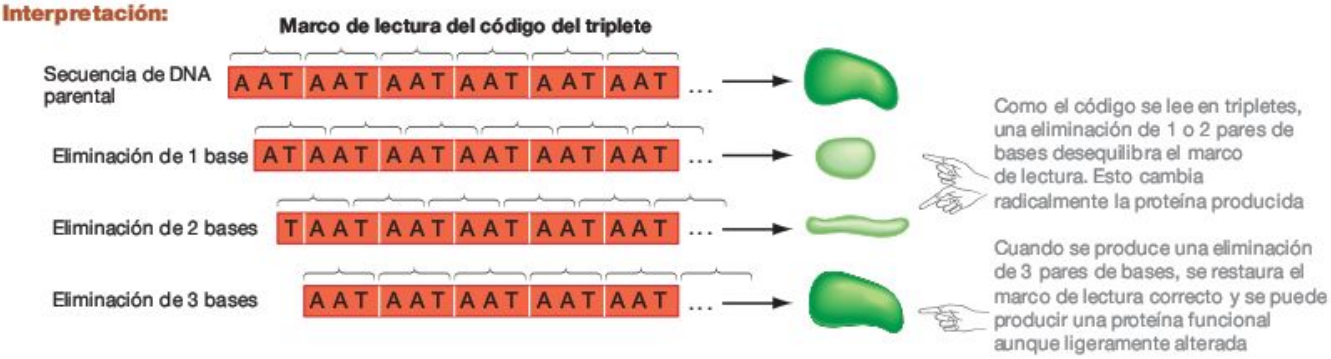


Predicción: Solo se producirá una proteína funcional a partir de las secuencias con eliminaciones de 3 pares de bases.

Predicción de las hipótesis alternativas: Se producirá una proteína funcional a partir de las secuencias con eliminaciones de 1 o 2 pares de bases.

Resultados: Solo se producen proteínas funcionales a partir de las secuencias con eliminaciones de 3 pares de bases.

Interpretación:



Conclusión: Se corrobora la hipótesis del código del triplete, es decir, los codones se leen en grupos de tres bases, no de una ni de dos.

FIGURA 15.7 Los experimentos que confirmaron el código del triplete.

EJERCICIO Escribe una secuencia de bases de una hebra de DNA. Haz marcas verticales cada tres bases para separar los codones y así indicar el marco de lectura. Escoge al azar una base de la secuencia y táchala. Escribe la nueva secuencia e indica su marco de lectura. Rodea los codones que han cambiado con la eliminación. Haz el mismo ejercicio tachando dos bases elegidas al azar en la secuencia, y tachando tres bases. ¿Cambia el marco de lectura cuando se eliminan 3 bases?

especifica un aminoácido determinado se llama **codón.** Según la hipótesis del código del triplete, muchos de los 64 codones posibles realmente especifican los mismos aminoácidos.

Los estudios de Francis Crick y Sydney Brenner confirmaron que los codones tienen tres bases. Sus experimentos utilizaron sustancias químicas que provocaban ocasionalmente la adición o eliminación de una base en el DNA. Como se predecía para un código del triplete, la adición o eliminación de una base en la secuencia provocaba una pérdida de función del gen estudiado. Esto es así porque una mutación consistente en una única adición o eliminación desequilibra la secuencia de codones, o **marco de lectura.** Para comprender cómo funciona, observa la frase «una con uno son dos». El marco de lectura de esta frase es una palabra de tres letras y un espacio. Si la cuarta letra de esta frase (la *c* de *con*) fuera eliminada pero el marco de lectura se quedara igual, la frase se transformaría en «una onu nos ond os». Esto es un galimatías. Cuando el marco de lectura en una secuencia de DNA se desestabiliza por la adición o eliminación de una base, la composición de cada codón cambia igual que las letras de cada palabra de la frase del ejemplo. La proteína producida a partir de la secuencia alterada de DNA tiene una secuencia de aminoácidos completamente distinta. Respecto a su función normal, esta proteína es un galimatías.

La **Figura 15.7** resume algunos de los experimentos que demuestran que los codones tienen tres bases. En la sección de Diseño experimental de la figura, observa que la secuencia de DNA parental (línea superior) muestra el marco de lectura para una serie de codones AAT. En las secuencias inmediatamente inferiores, puedes ver lo que sucedió cuando Crick y sus colaboradores utilizaron sustancias químicas para eliminar una, dos o tres bases de la secuencia parental. Ahora observa la sección de Resultados de la figura para ver cómo afectó cada tipo de mutación a la proteína. Solo se produjeron

proteínas funcionales cuando se eliminaron las tres bases. En la frase «una con uno son dos», la combinación resultante de eliminar una letra de cada una de las tres primeras palabras podría ser «un cono son dos». Del mismo modo que la secuencia alterada sigue teniendo cierto significado, los genes con mutaciones de tres eliminaciones podían producir una proteína funcional.

Los investigadores interpretaron estos resultados como una gran evidencia de la hipótesis del código del triplete. Casi todos los demás biólogos estuvieron de acuerdo. Los resultados también pusieron en marcha un largo, laborioso y finalmente fructuoso proyecto para determinar qué aminoácido especifica cada uno de los 64 codones.

¿Cómo descifraron el código los investigadores?

El hallazgo inicial para descifrar el código genético surgió en 1961, cuando Marshall Nirenberg y Heinrich Matthaei crearon un método para sintetizar RNA de secuencias conocidas. Su método se basaba en una enzima llamada polinucleótido fosforilasa, que cataliza al azar la formación de enlaces fosfodiéster entre los ribonucleótidos disponibles. Al añadir ribonucleótidos cuya única base era el uracilo a una mezcla de reacción que contenía esa enzima, Nirenberg y Matthaei consiguieron crear un largo polímero de ribonucleótidos que contenían uracilo. Estos RNA sintéticos se añadieron a un sistema *in vitro* para sintetizar proteínas. Los investigadores analizaron la cadena de aminoácidos resultante y determinaron que era polifenilalanina, un polímero compuesto por el aminoácido fenilalanina.

Este resultado solo podía significar una cosa: el triplete «UUU» de RNA codifica el aminoácido fenilalanina. Por el emparejamiento de bases complementarias, estaba claro que la secuencia correspondiente de DNA sería AAA. Este primer descubrimiento se siguió de experimentos con RNA compuestos únicamente por A o C. Los RNA compuestos por AAA-AAA... producían polipéptidos compuestos únicamente por lisina; los RNA de poliC (RNA compuestos solo por CCCCC...) producían polipéptidos consistentes únicamente en prolina.

Nirenberg y Philip Leder desarrollaron después un sistema para sintetizar codones específicos. Una vez que tuvieron copias de codones específicos, realizaron una serie de experimentos en los que añadieron cada uno de los codones a un extracto celular que incluía los 20 aminoácidos, ribosomas, y otras moléculas necesarias para la síntesis de proteínas. Como señalaba el Capítulo 7, los ribosomas son la maquinaria plurimolecular donde se sintetizan las proteínas. Después, los investigadores determinaron qué aminoácido estaba unido a los ribosomas cuando un codón determinado estaba presente. Por ejemplo, cuando el codón CAC estaba en la mezcla de reacción, el aminoácido histidina aparecía unido a los ribosomas. Este resultado confirmó que CAC codifica la histidina. Estos experimentos con la unión a ribosomas permitieron a Nirenberg y Leder determinar cuáles de los 64 codones codificaban cada uno de los 20 aminoácidos (**Figura 15.8**).

Además de emparejar codones y aminoácidos, los investigadores descubrieron que ciertos codones son signos de puntuación que indican «inicio del mensaje» y «final del mensaje». Estos codones transmiten información de que la cadena pro-

SEGUNDA BASE

PRIMERA BASE	U	C	A	G	TERCERA BASE
U	UUU, UUC — Fenilalanina (Phe) UUA, UUG — Leucina (Leu)	UCU, UCC, UCA, UCG — Serina (Ser)	UAU, UAC — Tirosina (Tyr) UAA — **Codón de fin** UAG — **Codón de fin**	UGU, UGC — Cisteína (Cys) UGA — **Codón de fin** UGG — Triptófano (Trp)	U C A G
C	CUU, CUC, CUA, CUG — Leucina (Leu)	CCU, CCC, CCA, CCG — Prolina (Pro)	CAU, CAC — Histidina (His) CAA, CAG — Glutamina (Glu)	CGU, CGC, CGA, CGG — Arginina (Arg)	U C A G
A	AUU, AUC, AUA — Isoleucina (Ile) AUG — Metionina (Met) **Codón de inicio**	ACU, ACC, ACA, ACG — Treonina (Thr)	AAU, AAC — Asparragina (Asp) AAA, AAG — Lisina (Lys)	AGU, AGC — Serina (Ser) AGA, AGG — Arginina (Arg)	U C A G
G	GUU, GUC, GUA, GUG — Valina (Val)	GCU, GCC, GCA, GCG — Alanina (Ala)	GAU, GAC — Ácido aspártico (Asp) GAA, GAG — Ácido glutámico (Glu)	GGU, GGC, GGA, GGG — Glicina (Gly)	U C A G

FIGURA 15.8 El código genético. Para leer el código, une la primera base de un codón de mRNA, en la banda roja de la izquierda, con la segunda base de un codón, en la banda azul superior, y la tercera base de un codón, en la banda verde de la derecha. Los 64 codones, junto con el aminoácido o señal de fin (terminación) que especifican, están en los cuadros. Por convención, los codones siempre se escriben en la dirección 5′ → 3′.

EJERCICIO Elige cuatro codones al azar. Al lado de cada uno de ellos, escribe las tres bases que especifican ese codón en el DNA. (Escribe esta secuencia de DNA en la dirección 3′ → 5′.)

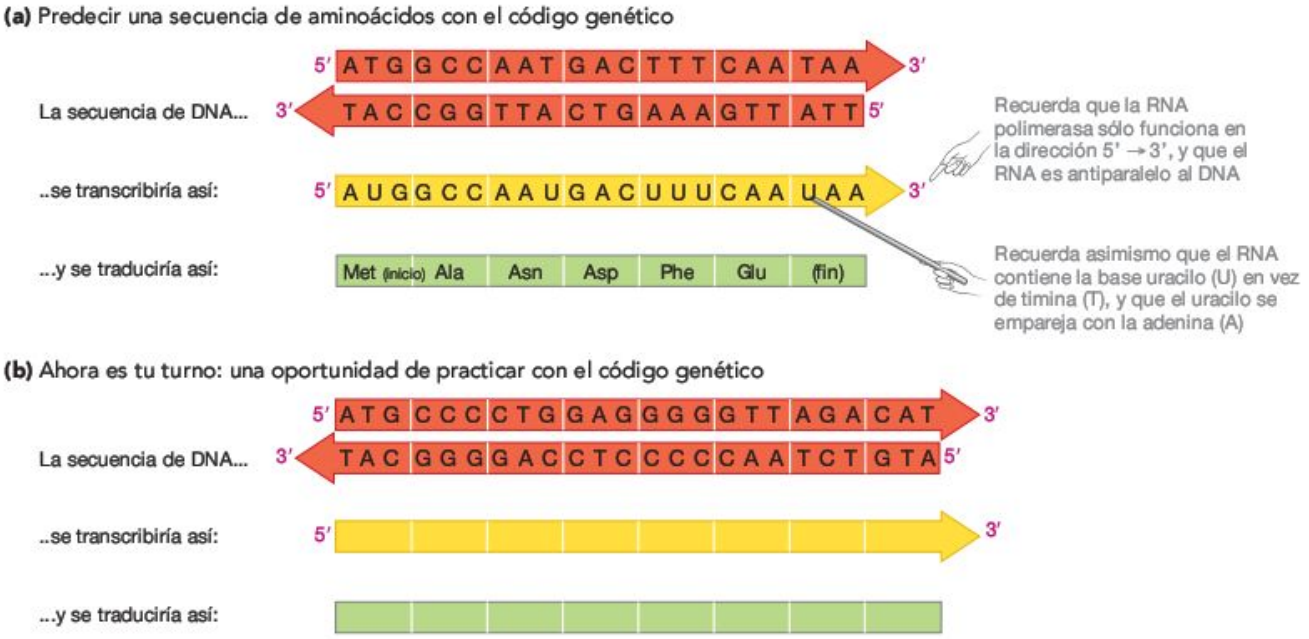


FIGURA 15.9 Usar el código genético para predecir secuencias. A menudo, los biólogos tienen que predecir secuencias de RNA, DNA o de aminoácidos a partir de los tipos de datos mostrados en la figura.

EJERCICIO Escribe un mRNA que codifique la secuencia de aminoácidos Ala-Asn-Asp-Phe-Glu que sea diferente de la mostrada en la figura. Indica la polaridad 5′ → 3′ del RNA. Después, escribe el DNA de doble hebra que se corresponde con ese mRNA. Indica la polaridad 5′ → 3′ de ambas hebras.

EJERCICIO Escribe la secuencia de RNA que se transcribiría de la primera hebra de DNA de la parte superior de (a). Después escribe la secuencia de aminoácidos traducida de ese RNA. Haz lo mismo con la primera hebra de la parte (b).

teica está completa o que la síntesis proteica debe empezar en un codón determinado. Hay un **codón de inicio** (AUG), que codifica el aminoácido metionina, y que también indica que la síntesis proteica debe empezar en ese punto de la molécula de mRNA. Hay tres **codones de fin** (UAA, UAG y UGA). Los codones de fin también se llaman codones de terminación, porque indican que la proteína está completa y el fin de la traducción.

Con el código genético, los biólogos pueden predecir las secuencias de aminoácidos codificadas por una secuencia determinada de DNA (**Figura 15.9a**) y predecir la secuencia del mRNA implicado en una secuencia concreta de aminoácidos. Si entiendes cómo se lee el código genético, deberías ser capaz de identificar los codones de la Figura 15.5 y comprobar si están traducidos correctamente. También deberías ser capaz de completar los ejercicios de la **Figura 15.9b.**

El descifrado de todo el código genético, presentado en la Figura 15.8, es un logro histórico. Representa más de cinco años de trabajo de varios equipos de investigación. Como se predecía, el código genético es redundante. Todos los aminoácidos, excepto metionina y triptófano, están codificados por más de un codón. Sin embargo, el código no es ambiguo porque un codón solamente codifica un aminoácido. Trabajos posteriores demostraron que el código genético es también casi universal: salvo pocas excepciones, todos los codones especifican los mismos aminoácidos en todos los organismos. El **Cuadro 15.1** explora las revolucionarias consecuencias del código universal.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La secuencia de bases del mRNA forma un código en el que combinaciones específicas de tres bases conducen a la adición de un aminoácido concreto a la proteína codificada por el gen.
- El código genético es redundante porque hay 64 combinaciones de bases, pero solo es necesario especificar 20 aminoácidos y un «signo de puntuación» de fin, que indique el final de la secuencia.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar las consecuencias de que el DNA mute y el codón ATA cambie a uno de los siguientes codones: GTA, TTA o GCA.
2) En cada caso, describir el efecto sobre la proteína resultante.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Triplet Nature of the Genetic Code

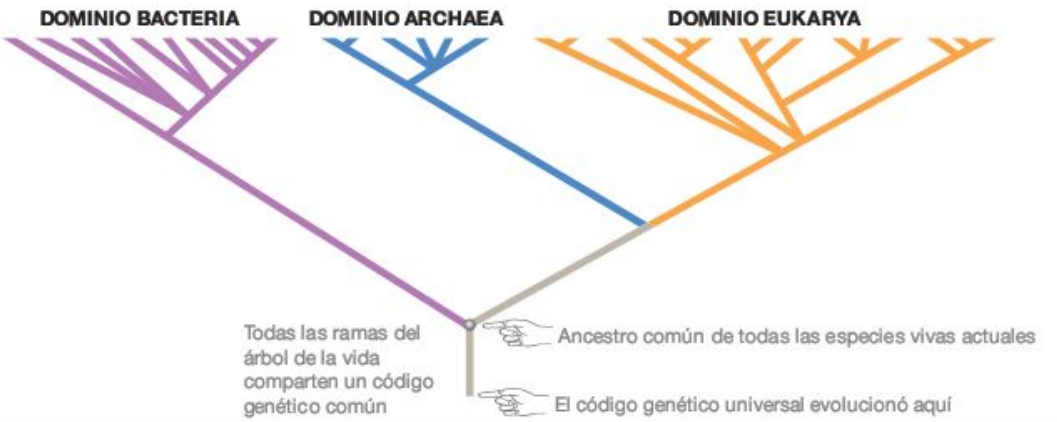
CUADRO 15.1 Evolución del código genético

La **Figura 15.10** es una versión simplificada del árbol de la vida presentado en el Capítulo 1. Recuerda que las tres ramas más largas de este árbol representan lo que los biólogos denominan los tres dominios de la vida, *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*. Las ramas más cortas del árbol representan grupos de especies dentro de cada uno de los tres dominios, como las cianobacterias, las α-proteobacterias, plantas terrestres, hongos y animales.

Prácticamente todos los organismos de este árbol usan el código genético de la Figura 15.8. Las excepciones son muy pocas. Por ejemplo, en los eucariontes unicelulares *Tetrahymena* y *Paramecium*, UAA y UAG codifican glutamina en vez de fin; y en la levadura *Candida cylindracea*, CUG codifica serina en vez de leucina. En unas pocas especies otros codones, además de AUG, empiezan la síntesis proteica.

Para explicar por qué el código genético es casi universal, los biólogos proponen la hipótesis de que el ancestro común de todas las especies vivas actuales usó ese mismo código. Este ancestro común está señalado en la base del árbol de la Figura 15.10. El razonamiento se basa en que si todas las especies vivas en al actualidad usan el mismo código genético, es lógico deducir que su ancestro común también lo utilizaba (véase cómo interpretar un árbol en **BioHabilidades 2**).

El código genético es un concepto que lleva mucho tiempo entre nosotros, y surge una pregunta: ¿es arbitrario el código? Es decir, ¿es aleatorio el código genético respecto a la capacidad de los organismos de sobrevivir y reproducirse? Un rápido análisis de la Figura 15.8 indica que la respuesta es no. Observa que cuando varios codones especifican el mismo aminoácido, las dos primeras bases de esos codones son casi siempre idénticas. Esta observación indica que el código no representa un ensamblaje aleatorio de bases, como sacar letras de un sombrero. De hecho, extensos análisis han demostrado que, comparado con los códigos generados de forma aleatoria, el código genético existente está estructurado de tal forma que minimiza de un modo eficaz los efectos fenotípicos de pequeños cambios en el DNA y errores de traducción. Este resultado indica que el código genético ha sido perfeccionado por la selección natural. O dicho de otro modo, es probable que puedan haber existido otros códigos genéticos al comienzo de la historia de la vida. Pero como el código de la Figura 15.8 es especialmente eficiente, resultó la versión de más éxito.



Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La mayoría de los genes codifican proteínas.

La pregunta ¿qué hacen los genes? se resolvió en una serie de experimentos con el moho del pan *Neurospora crassa*. Los investigadores aislaron mutantes que no podían desarrollarse a no ser que se les aportara un aminoácido específico, y después demostraron que distintos mutantes eran incapaces de producir distintos precursores químicos del aminoácido. La hipótesis de «un gen, una enzima» explica estos resultados proponiendo que la mayoría de genes codifica proteínas y que la mayoría de proteínas funciona como enzimas que catalizan reacciones específicas en las vías metabólicas.

Deberías ser capaz de explicar las bases moleculares del genotipo y fenotipo de un organismo, incluyendo por qué existen alelos del mismo gen y por qué distintos alelos producen diferentes fenotipos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The One-Gene, One-Enzyme Hypothesis

En las células, la información fluye del DNA al RNA y de ahí a las proteínas. El DNA se transcribe al RNA mensajero mediante la RNA polimerasa, y después los ribosomas traducen el RNA mensajero en proteínas.

Los experimentos confirmaron que el DNA no codifica proteínas directamente. En cambio, el DNA se transcribe a mRNA, que a su vez se traduce a proteínas. El flujo unidireccional de información, desde el DNA al RNA y de ahí a las proteínas, se llama dogma central de la biología molecular.

Deberías ser capaz de explicar por qué la estructura del DNA respalda su función de archivo de información, por qué la estructura del RNA facilita su conjunto de funciones (incluyendo el transporte de información) y por qué la estructura de las proteínas facilita sus funciones como máquinas celulares activas.

Cada aminoácido de una proteína está especificado por un grupo de tres bases del RNA.

Mediante la síntesis de RNA con una composición de bases conocidas, y después la observación de cómo funcionaban durante el proœso de traducción, los investigadores consiguieron desentrañar el código genético. Ahora está establecido que el código se lee en tripletes y que el código es redundante, lo que significa que la mayoría de los 20 aminoácidos están especificados por más de un codón.

Deberías ser capaz de explicar por qué algunos cambios de la secuencia de DNA no cambian la proteína correspondiente, o dicho de otro modo, por qué ciertos cambios del genotipo de un organismo no cambian su fenotipo.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Triplet Nature of the Genetic Code

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué afirma la hipótesis de «un gen, una enzima»?
   a. Los genes están formados por segmentos de DNA.
   b. Los genes están compuestos por proteínas.
   c. Los genes codifican ribosomas.
   d. Un gen codifica una proteína.

2. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es una excepción importante a la hipótesis de «un gen, una enzima»?
   a. Muchos genes codifican RNA mensajero.
   b. Muchas proteínas no son enzimas.
   c. Muchos genes codifican RNA que funcionan directamente en la célula.
   d. Muchas enzimas están compuestas por múltiples polipéptidos, codificados por distintos genes.

3. La estructura primaria del DNA está compuesta solo por cuatro bases distintas, y su estructura secundaria es regular y muy estable. ¿Cómo puede una molécula de estas características soportar toda la información necesaria para construir y mantener una célula?
   a. La información primero se transcribe y luego se traduce.
   b. El RNA mensajero producido a partir del DNA tiene estructuras secundarias mucho más complejas, y por eso soporta mucha más información.
   c. Una proteína producida (indirectamente) a partir del DNA tiene estructuras primarias y secundarias mucho más complejas, por lo que proporciona mucha más información.
   d. La información del DNA está en forma de código.

4. ¿Por qué los investigadores sospechaban que el DNA no codifica directamente las proteínas?
   a. En los eucariontes, el DNA está en el núcleo, pero las proteínas se producen fuera de él.
   b. En los procariontes, el DNA y las proteínas nunca están juntos.
   c. Cuando el DNA se dañaba mediante radiación ultravioleta y otras fuentes de energía, las proteínas de la célula no se alteraban.
   d. Hay varios tipos distintos de RNA, y solo uno de ellos funciona como RNA mensajero.

5. ¿Cuál de las siguientes describe una importante estrategia experimental para descifrar el código genético?
   a. Comparar las secuencias de aminoácidos de las proteínas con la secuencia de bases de sus genes.
   b. Analizar la secuencia de RNA producidos por genes conocidos.
   c. Analizar mutantes que cambiaron el código.
   d. Examinar las proteínas producidas al traducir RNA de secuencias conocidas.

6. Las mutaciones *knock-out* producen a menudo alelos recesivos. Cuando un alelo normal y un alelo *knock-out* forman pareja en un individuo heterocigoto, frecuentemente la copia normal del gen es capaz de producir suficiente proteína funcional como para que el fenotipo sea normal. ¿Por qué son importantes estos hechos?
   a. Explican por qué algunos mutantes siguen siendo capaces de producir proteínas funcionales.
   b. Explican el fenómeno de dominancia y recesividad descubierto por Mendel.
   c. Suponen una importante amenaza a la hipótesis de «un gen, una enzima».
   d. Ilustran por qué el dogma central se considera central.

Respuestas: 1. d; 2. a; 3. d; 4. a; 5. d; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Al DNA se le conoce como «molécula depósito de información». ¿Cómo puede almacenar información la secuencia de bases del DNA?
2. Dibuja una vía metabólica teórica en la que participe una secuencia de cinco sustratos, cinco enzimas y un producto llamado Biologocina. Numera los sustratos del 1 al 5, y nombra a las enzimas de la A a la E, en orden (por ejemplo, la enzima A se ocupa de la reacción entre los sustratos 1 y 2).
   - Imagina que una mutación provoca que el gen de la enzima C no funcione. ¿Qué molécula se acumularía en las células afectadas?
   - Imagina que algunos individuos con una mutación que afecte a esta vía metabólica pudieran sobrevivir si se les aporta el sustrato 5 en la dieta. Pero mueren aunque se les aporten los sustratos 1, 2, 3 y 4. Establece una hipótesis de qué enzima está afectada por esta mutación.
3. ¿Por qué los experimentos con los *Neurospora crassa* mutantes corroboraron la hipótesis de «un gen, una enzima»?
4. Cuando los investigadores descubrieron que una mutación formada por la combinación de tres eliminaciones o tres adiciones restauraría la función de un gen, la mayoría de los biólogos se convencieron de que el código genético se leía en tripletes. Explica el razonamiento subyacente a esta conclusión.
5. ¿Por qué es redundante el código genético?
6. Explica cómo la eliminación de una sola base altera el marco de lectura de un gen.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Recuerda que el DNA y el RNA solo se sintetizan en la dirección 5' → 3' y que las secuencias de DNA y RNA siempre se escriben en la dirección 5' → 3'. Observa la siguiente secuencia de DNA:

   5' T T G A A A T G C C C G T T T G G A G A T C G G G T T A C A G C T A G T C A A A G 3'

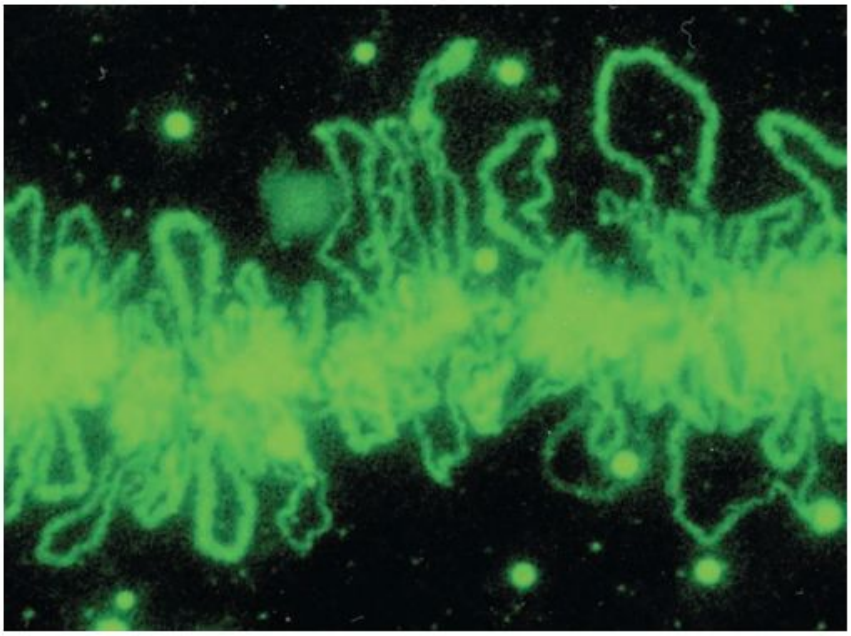
   3' A A C T T T A C G G G C A A A C C A C T A G C C C A A T G T C G A T C A G T T T C 5'

   - Identifica las bases de la hebra inferior que codifican los codones de inicio y fin. Escribe la secuencia de mRNA que se transcribiría entre ellas si la hebra inferior sirviera de plantilla.
   - Escribe la secuencia de aminoácidos que se traduciría de la secuencia de mRNA del ejercicio anterior.
2. ¿Qué problemas surgirían si el código genético solo tuviera 22 codones, uno para cada aminoácido, una señal de inicio y una señal de fin? (Pista: cuando el DNA se copia antes de la mitosis o meiosis, se producen errores aleatorios que cambian su secuencia primaria de bases.)
3. Los científicos dicen que un fenómeno es una «caja negra» si pueden describirlo y estudiar sus efectos pero aún no conocen el mecanismo subyacente que lo produce. ¿En qué sentido era la genética (con el significado de transmisión de rasgos heredables) una caja negra antes de conocer el dogma central de la Biología molecular?
4. Una de las posibilidades que los investigadores interesados en el código genético tenían que considerar era que el código podría superponerse, lo que significa que una base podría pertenecer a más de un codón. Dibuja un diagrama que muestre cómo funcionaría este tipo de código, suponiendo que cada codón tiene tres bases.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Transcripción y traducción

16



Sección de un cromosoma dentro de un óvulo de rana, donde está teniendo lugar una transcripción exhaustiva. Las proteínas involucradas en la transcripción se han teñido de verde fluorescente.

CONCEPTOS CLAVE

- Después de que la RNA polimerasa se une al DNA con la ayuda de otras proteínas, cataliza la producción de una molécula de RNA cuya secuencia base es complementaria a la de la hebra no codificante de DNA.
- Algunas secciones de un RNA están codificadas por las regiones génicas exones, mientras que otras están codificadas por las llamadas intrones. En el procesamiento del RNA, los intrones son eliminados y los extremos del RNA reciben una capucha y una cola.
- En los ribosomas, los mRNA se traducen a proteínas mediante moléculas intermediarias: RNA transferentes. Estas portan un aminoácido y tienen un anticodón de tres pares de bases, que se une a un codón de tres pares de bases en el mRNA. El aminoácido transportado por el RNA transferente es añadido a la proteína en crecimiento mediante la formación de un puente peptídico.
- Las mutaciones son cambios al azar en el DNA que pueden no producir cambios en el fenotipo.

Las proteínas son el material de la vida. Aportan a las células su forma, controlan las reacciones químicas que tienen lugar en su interior y regulan la importación, la exportación y el movimiento de sus materiales. Nadie sabe exactamente cuántas proteínas diferentes pueden ser fabricadas en las células del cuerpo, pero 100.000 sería una estimación razonable. Mientras que algunas de esas 100.000 proteínas diferentes pueden no producirse en absoluto en ciertos tipos celulares, otras proteínas pueden estar presentes en cantidades variables, desde millones de copias hasta menos de una docena. Si una de esas proteínas es defectuosa, la célula puede enfermar o incluso morir.

Para que una célula construya sus proteínas necesita instrucciones codificadas en su genoma. El Capítulo 15 estudió cómo la información archivada en el DNA se recupera y se lleva a la acción en forma de proteínas. El primer paso en el proceso es la transcripción de un gen y la producción de un RNA mensajero, o mRNA. El mensaje del RNA es una copia de las instrucciones archivadas en el DNA, con una vida media corta. La secuencia de ribonucleótidos en el mRNA es traducida a continuación en secuencias de aminoácidos. Esta serie de eventos define el flujo de información en las células:

DNA
(almacén de información)
↓ Transcripción
mRNA
(portador de información)
↓ Traducción
Proteínas
(producto)

Concepto clave Información destacada Para practicar

El descubrimiento de la relación entre el DNA y las proteínas fue uno de los grandes avances científicos del siglo XX. Pero una vez que la relación entre la transcripción y la traducción había sido establecida firmemente, los biólogos se confundían acerca de cómo las células llevan a cabo la hazaña de convertir la información genética en proteínas. ¿Cómo funcionan la transcripción y la traducción? Por ejemplo, ¿cómo sabe la RNA polimerasa dónde comenzar a transcribir un gen y dónde terminar? Una vez que el mensaje del RNA se ha producido, ¿cómo es traducida la secuencia lineal de ribonucleótidos a los aminoácidos de la proteína?

Este capítulo explora los experimentos que respondían a estas preguntas. Además de proporcionar un conocimiento más profundo de cómo funcionan las células, los resultados aquí resumidos han tenido un impacto significativo en la biomedicina y el diseño de medicamentos. Muchos de los antibióticos que se prescriben hoy en día funcionan interrumpiendo la traducción en bacterias que causan la enfermedad. Además, la investigación sobre la transcripción y la traducción fue el escenario para una explosión de trabajo, introducido en los Capítulos 17 y 18, sobre cómo se regula la expresión de determinados genes. La mayoría de los genes son transcritos y traducidos solamente en ciertos momentos o en determinados tipos celulares y en cantidades cuidadosamente reguladas.

Comenzaremos examinando las investigaciones sobre los mecanismos de transcripción en bacterias y eucariotas y, a continuación, profundizaremos en los mecanismos de traducción. El capítulo concluye examinando cómo los cambios en el DNA pueden producir cambios en la estructura y la función celulares.

16.1 Transcripción en bacterias

El primer paso para convertir la información genética en proteínas es la síntesis de una versión de RNA mensajero de las instrucciones archivadas en el DNA. Las enzimas llamadas RNA polimerasas, presentadas en los Capítulos 14 y 15, son responsables de la síntesis de mRNA. Al igual que las DNA polimerasas presentadas en el Capítulo 14, la RNA polimerasa realiza una síntesis dirigida por plantilla en dirección 5′ → 3′. (Recuerda que 5′ y 3′ se refieren a los carbonos de las subunidades de los azúcares de los ribonucleótidos). Pero al contrario que las DNA polimerasas, las RNA polimerasas no requieren un cebador para comenzar la transcripción.

La transcripción ocurre cuando la RNA polimerasa acopla la base de un ribonucleótido fosfato con la base complementaria en un gen (una sección de DNA que codifica para una proteína o un RNA). Una vez el ribonucleótido acoplado está en su lugar, la RNA polimerasa cataliza la formación de un enlace fosfodiéster entre el extremo 3′ de la cadena en crecimiento de mRNA y el nuevo ribonucleótido. Al continuar este proceso de emparejamiento y catálisis, se sintetiza un RNA que es complementario a este gen (**Figura 16.1**). Date cuenta de que solo una de las dos cadenas del DNA se usa como plantilla y es transcrita o «leída» por la RNA polimerasa. La cadena leída por la enzima es llamada **hebra no codificante;** la otra hebra es llamada **hebra codificante,** porque su secuencia se empareja con la secuencia de RNA que se transcribe a partir de la hebra no codificante y codifica un polipéptido. Una diferencia clave es que el RNA

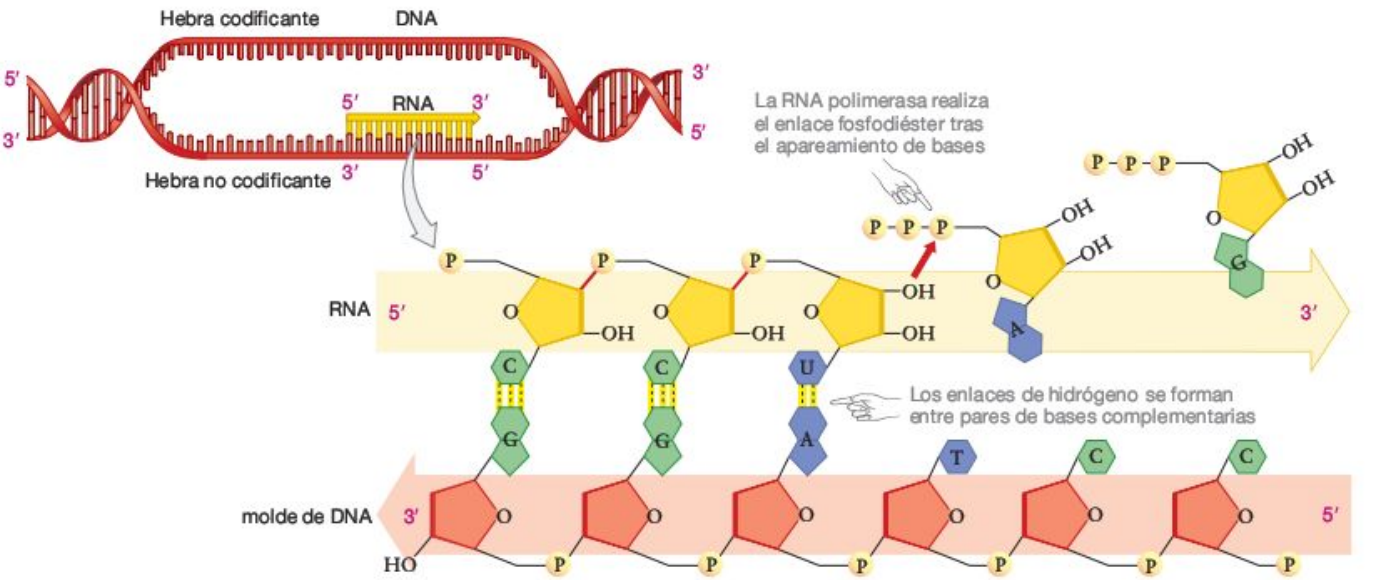


FIGURA 16.1 La transcripción es la síntesis de RNA a partir de un molde de DNA. La reacción catalizada por la RNA polimerasa da lugar a la formación de un puente fosfodiéster entre ribonucleótidos. La RNA polimerasa produce una hebra de RNA cuya secuencia es complementaria a las bases del DNA plantilla.

PREGUNTA ¿En qué dirección es sintetizado el RNA, 5′ → 3′ o 3′ → 5′? ¿En qué dirección es «leído» el molde de DNA?

posee uracilo (U) en vez de la timidina (T) encontrada en la hebra codificante. Una adenina (A) en la hebra no codificante de DNA especifica un U en la hebra complementaria de RNA.

Los biólogos llegaron a estas conclusiones sintetizando RNA en sistemas no celulares, o *in vitro*. Una vez que se comprendió la reacción química básica, surgió toda una nueva serie de preguntas:

- ¿Cómo es la RNA polimerasa?
- ¿Existe alguna otra proteína o factor implicado en la transcripción, o bien la RNA polimerasa actúa sola?
- ¿Cómo sabe la enzima dónde empezar la transcripción sobre la hebra no codificante de DNA?

Estructura y función de la RNA polimerasa

Para comprender la estructura de la RNA polimerasa, los investigadores emplearon la técnica llamada cristalografía por rayos X presentada en **BioHabilidades 8.** Este procedimiento permite a los biólogos obtener información sobre la estructura en tres dimensiones de moléculas grandes y complejas.

Los modelos más recientes de la RNA polimerasa bacteriana, estimada con datos de cristalografía por rayos X, indican que la enzima es grande y globular y tiene diversos canales que corren hacia el interior. El centro activo de la enzima, donde se forman los puentes fosfodiéster, está localizado en el lugar donde se cruzan varios de estos canales.

Debido a que la estructura de las moléculas se correlaciona con su función, es lógico predecir que el DNA se adapta a uno de los canales enzimáticos y que las dos cadenas de la doble hélice se separan en el interior de la enzima para exponer la plantilla de cadena simple en el centro activo. Pero, ¿cómo van juntos al primer lugar la enzima y el DNA?

Iniciación: ¿cómo comienza la transcripción?

Tras el descubrimiento de la RNA polimerasa, los científicos se dieron cuenta de que la enzima no podía iniciar la transcripción por su cuenta, si no que una subunidad proteica separable llamada sigma debía unirse a la RNA polimerasa antes de que la transcripción pudiera comenzar. La RNA polimerasa y sigma forman lo que los biólogos llamaron **holoenzima** («toda la enzima»). Una holoenzima consiste en un **núdeo enzimático,** que contiene el centro activo para la catálisis, y otras proteínas necesarias (**Figura 16.2**).

Si la RNA polimerasa es el núcleo enzimático de esta holoenzima, ¿qué hace sigma? Cuando los investigadores mezclaron RNA polimerasa, sigma y DNA, descubrieron que la holoenzima se unía estrechamente a segmentos específicos del DNA. Estos lugares de unión fueron llamados **promotores,** porque son segmentos de DNA donde comienza la transcripción. El descubrimiento de los promotores sugería que la función de sigma era de naturaleza reguladora. Sigma parece ser responsable de guiar a la RNA polimerasa a localizaciones específicas donde la transcripción debe iniciarse. ¿Cuál es la naturaleza de estas localizaciones específicas? ¿Cómo son los promotores y qué hacen?

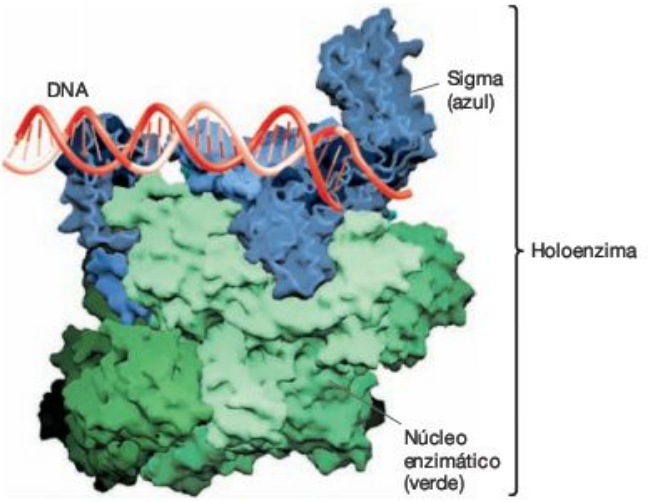


FIGURA 16.2 La estructura tridimensional de la RNA polimerasa. La RNA polimerasa bacteriana es una enzima globular. Sigma es un componente regulador y el núcleo enzimático contiene el centro activo.

David Pribnow ofreció una respuesta inicial a estas preguntas a mediados de la década de 1970. Cuando Pribnow analizó la secuencia de promotores de diversas bacterias y de virus que infectaban bacterias, descubrió que los promotores estaban localizados en la hebra codificante, tenían una longitud de 40-50 pares de bases y poseían un segmento en particular que parecía similar. Este segmento similar de DNA tenía una serie de bases idénticas o similares a TATAAT. Esta secuencia de seis pares de bases es conocida como caja –10, porque está situada a alrededor de diez bases del punto donde la RNA polimerasa comienza la transcripción). (El DNA que está localizado en la dirección en la que se mueve la RNA polimerasa durante la transcripción se dice que está **río abajo;** el DNA en la dirección opuesta se dice que está **río arriba.** Así pues, la caja –10 está localizada diez bases río arriba del lugar de inicio de la transcripción.) El lugar donde comienza la transcripción es llamado sitio +1. Poco después, los científicos reconocieron que la secuencia TTGACA estaba presente en estos mismos promotores, situados alrededor de 35 bases río arriba del sitio +1. Esta segunda secuencia clave es llamada **caja –35.** Las secuencias que se encuentran dentro del promotor pero fuera de las cajas –10 y –35 varían ampliamente entre genes.

Trabajos subsiguientes mostraron que la transcripción comienza cuando sigma, como parte del complejo holoenzimático, se une a las cajas –35 y –10 (**Figura 16.3,** paso 1). Este es el punto clave. Sigma, y no la RNA polimerasa, realiza el primer contacto con el DNA que comienza a transcribirse en bacterias. Este descubrimiento apoya la hipótesis de que sigma es una proteína reguladora. Sigma le dice a la RNA polimerasa dónde y cuándo tiene que comenzar la síntesis de RNA.

Una vez que sigma se une al promotor, la hélice de DNA se abre y crea dos cadenas de DNA de cadena simple. Como se muestra en el paso 2 de la figura 16.3, la hebra no codifi-

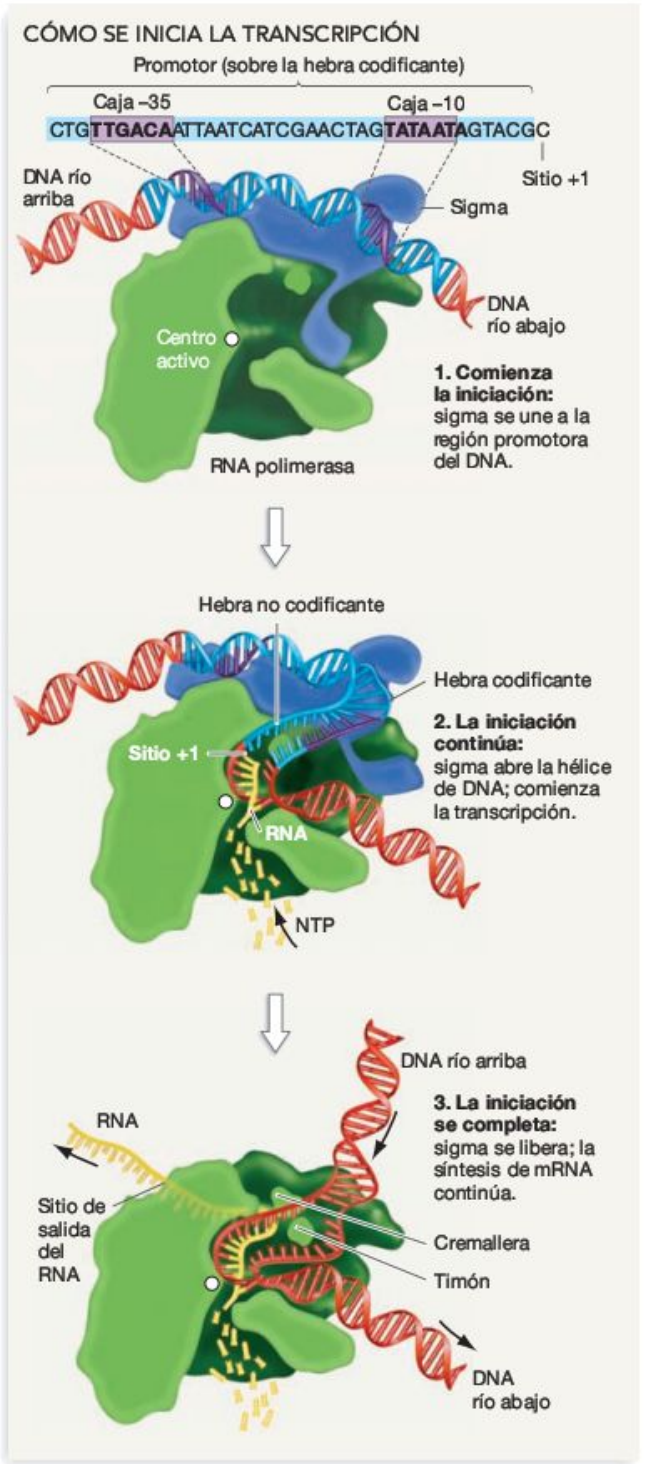


FIGURA 16.3 En bacterias, sigma desempeña un papel clave en la iniciación de la transcripción. Cuando sigma se une a la RNA polimerasa, la holoenzima es capaz de unirse a la caja –35 y a la caja –10 de un promotor. Una vez unida al promotor, sigma abre la hélice de DNA e inserta la hebra molde en el centro activo enzimático. En el transcurso de la transcripción, sigma se suelta de la RNA polimerasa.

EJERCICIO Rodea y nombra los canales de la enzima que forman sitios de salida para el RNA y el DNA.

cante se inserta a través del canal que lleva al centro activo en el interior de la RNA polimerasa. Los monómeros conocidos como ribonucleótidos trifosfato, o NTP, entran en un canal al fondo de la enzima y se difunden hacia el centro activo. Los NTP son como los dNTP presentados en la discusión del Capítulo 14 sobre síntesis de proteínas.

Cuando un NTP entrante se empareja con su base complementaria sobre la hebra no codificante de DNA, comienza la polimerización de RNA. La reacción catalizada por la RNA polimerasa es exergónica y espontánea porque los NTP tienen mucha energía potencial, debido a sus tres grupos fosfato. Como muestra el paso 3 de la Figura 16.3, sigma es liberada una vez que la síntesis de RNA está en movimiento. La fase de **iniciación** de la transcripción se ha completado.

Trabajos recientes han mostrado que la mayoría de las bacterias tienen distintos tipos de proteínas sigma, cada una con una estructura y función diferente. *Escherichia coli*, por ejemplo, tiene siete proteínas sigma diferentes, mientras que, *Streptomyces coelicolor* tiene más de 60. Cada una de estas proteínas se une a promotores con ligeras diferencias en su secuencia de bases de DNA. A pesar de que todos los promotores tienen una caja –10 y una caja –35, las secuencias varían algo en cada caja. Estas variaciones en las secuencias de DNA afectan a la habilidad de unirse de las distintas proteínas sigma. Como resultado, cada tipo de proteína sigma permite a la RNA polimerasa unirse a un tipo diferente de promotor y, por tanto, a diferentes clases de genes. La identidad de la proteína sigma en la holoenzima RNA polimerasa determina qué tipos de genes serán transcritos. Controlar qué proteínas sigma están activas es uno de los caminos por los que las células bacterianas pueden controlar los genes que se expresan.

Elongación y terminación

Durante la fase de **elongación** de la transcripción, la RNA polimerasa se mueve a lo largo de la plantilla de DNA en dirección 3′ → 5′ de la hebra no codificante, sintetizando RNA en la dirección 5′ → 3′. En el interior de la enzima, un grupo de aminoácidos que sobresalen, conocidos como la cremallera de la enzima, ayudan a abrir la doble hélice en el extremo río arriba, y un grupo cercano de aminoácidos conocidos como timón ayudan a conducir las hebras no codificantes y codificantes a través de los canales del interior de la enzima (véase Figura 16.3, paso 3). Mientras, el centro activo de la enzima cataliza la adición de nucleótidos al extremo 3′ de la molécula en crecimiento de RNA a una tasa de aproximadamente 50 nucleótidos por segundo.

Observa que durante la fase de elongación de la transcripción todos los canales o surcos principales de la enzima son rellenados (Figura 16.3, paso 3). La doble hélice de DNA va al interior y exterior de un surco; los ribonucleótidos trifosfato entran en otro; y la hebra de RNA en crecimiento sale por la parte de atrás. En este sentido, la estructura de la enzima se encuentra en estrecha relación con su función.

La transcripción acaba con la fase de **terminación.** En la mayoría de los casos, la transcripción finaliza cuando la RNA polimerasa alcanza un tramo de la secuencia de DNA que funciona como señal de terminación de la transcripción. Las

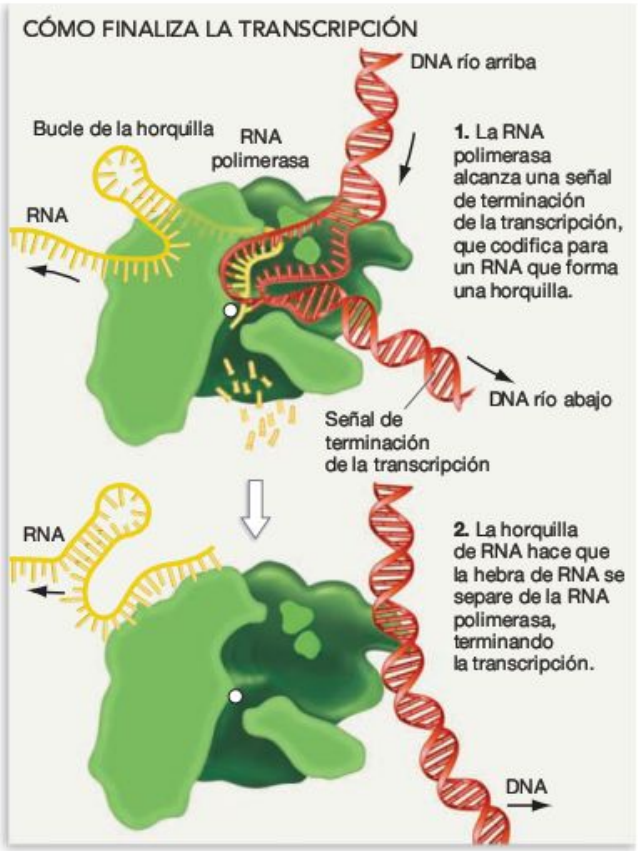


FIGURA 16.4 La transcripción termina al formarse una horquilla.

bases que determinan la señal de terminación codifican para un segmento de RNA con una propiedad inusual: tan pronto como es sintetizado, la secuencia de RNA se pliega hacia atrás sobre sí misma y forma una pequeña doble hélice que se mantiene unida por apareamiento de bases complementarias. La estructura secundaria que resulta se llama horquilla (**Figura 16.4**). La formación de la estructura en horquilla está ideada para interrumpir la interacción entre la RNA polimerasa y el transcrito de RNA, y da como resultado en la separación física de la enzima y su producto.

Para resumir, la transcripción comienza cuando sigma, como parte del complejo de la holoenzima, se une al promotor al inicio del gen. Una vez ocurre la unión, la RNA polimerasa comienza a sintetizar mRNA por adicción de ribonucleótidos que son complementarios a la hebra no codificante en el DNA. La transcripción acaba cuando la señal de terminación al final del gen lleva a la formación de una horquilla en el mRNA, interrumpiéndose el complejo de transcripción. Si entiendes estos conceptos, deberías ser capaz de (1) dibujar la holoenzima RNA polimerasa, (2) marcar sigma y el núcleo enzimático de la RNA polimerasa y describir su función, y (3) hacer un diagrama de las fases de iniciación, elongación y terminación de la transcripción en bacterias.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Transcription

16.2 Transcripción y procesamiento del RNA en los eucariotas

Los datos revisados en la Sección 16.1 establecieron cómo ocurre la transcripción en las bacterias. Pero, ¿cómo se comparan estos resultados con la investigación del mecanismo de transcripción en los eucariotas? ¿Qué similitudes y diferencias se han puesto de manifiesto?

Una de las primeras conclusiones sobre la transcripción en los eucariotas es que es similar a la transcripción en bacterias en un importante sentido: la RNA polimerasa no se une directamente a las secuencias del promotor por sí misma. En su lugar, las proteínas que venían a llamarse **factores basales de transcripción** inician la transcripción eucariótica mediante el emparejamiento de la enzima con la región promotora adecuada en el DNA. En los eucariotas, la función de los factores basales de transcripción es análoga a la función de las proteínas sigma en bacterias, excepto en que los factores basales de transcripción interaccionan con el DNA independientemente de la RNA polimerasa.

El descubrimiento de los factores basales de transcripción surgió de estudios con sistemas no celulares, o *in vitro*. El procedimiento básico fue purificar la RNA polimerasa de células humanas, añadir DNA no codificante, y analizar los RNA que se producían. Pero en los primeros experimentos, los científicos encontraron que la RNA polimerasa comenzaba a copiar localizaciones al azar en el DNA no codificante en lugar de específicamente en las regiones promotoras. Además, cuando la RNA polimerasa estaba sola, se trancribían ambas cadenas de DNA en lugar de una sola. Esta observación inspiró la hipótesis de que las células eucariotas deben contener proteínas similares a sigma necesarias para una transcripción normal. Para probar esta hipótesis, los biólogos añadieron proteínas aisladas de células humanas al sistema de reacción no celular. Añadiendo una proteína, o unas pocas, en un momento determinado y anotando cuáles capacitaban a la RNA polimerasa para unirse a los promotores y transcribir correctamente la hebra no codificante, los investigadores fueron capaces gradualmente de caracterizar las proteínas necesarias para una correcta iniciación.

Los siguientes trabajos confirmaron distintas e importantes diferencias sobre cómo funciona la transcripción en bacterias y eucariotas:

- En las bacterias, una única proteína sigma se une al promotor e inicia la transcripción, pero en los eucariotas muchos factores basales de transcripción son necesarios para iniciar la transcripción. En los eucariotas, la maquinaria requerida para comenzar la transcripción es compleja.
- Los eucariotas tienen tres tipos diferentes de RNA polimerasa (RNA pol) en lugar de solo una. Como muestra la **Tabla 16.1,** cada RNA pol I, pol II, y pol III transcribe una clase diferente de RNA. Solo la RNA pol II transcribe los genes que codifican para proteínas (es decir que producen mRNA). La RNA pol I produce grandes moléculas de RNA que se encuentran en los ribosomas. La RNA pol III produce uno de los RNA pequeños que se encuentran en los ribosomas y las moléculas llamadas RNA transferentes,

TABLA **16.1 RNA polimerasas eucarióticas**

Nombre de la enzima	Tipo de gen transcrito
RNA polimerasa I (RNA pol I)	Genes que codifican para la mayoría de moléculas de RNA grandes (rRNA) que se encuentran en los ribosomas (véase la Sección 16.3)
RNA polimerasa II (RNA pol II)	Genes codificantes de proteínas (producen mRNA)
RNA polimerasa III (RNA pol III)	Genes que codifican para sRNA transferentes (véase la Sección 16.4), y genes que codifican para una de las moléculas de RNA pequeñas (rRNA) encontrada en los ribosomas
RNA pol II y RNA pol III	Moléculas de RNA encontradas en snRNP (véase la Sección 16.2)

necesarios para la traducción. El **Cuadro 16.1** explica cómo la investigación de setas tóxicas llevó al descubrimiento de que los eucariotas tienen tres RNA polimerasas diferentes.

- Aunque los genomas eucariotas contienen promotores que señalizan dónde debe comenzar la transcripción, al igual que las bacterias, los promotores en el DNA eucariota son mucho más diversos y complejos que los promotores bacterianos. Muchos de los promotores eucariotas reconocidos por la RNA polimerasa II incluyen una única secuencia llamada **caja TATA,** localizada 30 pares de bases río arriba del lugar de inicio de la transcripción. Sin embargo, algunos de los promotores reconocidos por la pol II no contienen la caja TATA. Además, las RNA pol I y pol III interaccionan con promotores completamente diferentes.
- En los eucariotas, a la transcripción siguen importantes etapas de **procesamiento del RNA** que dan lugar a la producción de un mRNA que abandona el núcleo.

El mensaje global de esta investigación es que el mecanismo molecular implicado en la transcripción es mucho más complejo en los eucariotas que en las bacterias. Quizá el contraste más asombroso entre la expresión génica bacteriana y eucariótica surgió cuando los científicos descubrieron que los

CUADRO 16.1 Toxinas y transcripción

Aunque las setas silvestres pueden ser deliciosas, comer ciertas especies puede ser letal. Por ejemplo, a finales de verano y en otoño aparecen las estructuras reproductoras del hongo falsa oronja *(Amanita phalloides)* en bosques, campos y cultivos de América del Norte y Europa (**Figura 16.5**).

FIGURA 16.5 Hongo Falsa Oronja. Estas setas contienen la toxina α-amanitina, que en bajas concentraciones envenena la enzima eucariota RNA polimerasa II.

PREGUNTA Propón una hipótesis para explicar por qué la presencia de α-amanitina incrementa el rendimiento de la falsa oronja; es decir, su habilidad para sobrevivir y producir descendencia.

La falsa oronja es una de las setas más venenosas. A escala mundial, se estima que sea responsable del 90 por ciento de las muertes por envenenamiento por hongos. Comer una sola falsa oronja puede matar a un adulto sano.

El agente activo en las falsas oronjas es una toxina llamada α-amanitina. Por casualidad, los investigadores que estaban estudiando el modo de acción de la α-amanitina hicieron un descubrimiento crucial sobre la transcripción en eucariotas. Los científicos observaron que la síntesis de mRNA se detenía cuando las células eucariotas eran tratadas con bajas concentraciones de α-amanitina. Sin embargo, la producción de otros tipos de RNA (en particular, de RNA tranferentes (tRNA) y RNA ribosómicos (rRNA) continuaba. A muy altas concentraciones de la toxina, la producción de tRNA también se detenía pero la transcripción de genes de rRNA continuaba. Estas observaciones llevaron finalmente al descubrimiento de que los eucariotas tienen tres RNA polimerasas, cada una con un papel diferente en la transcripción de mRNA, tRNA y rRNA. Bajas concentraciones de α-amanitina inhiben la RNA polimerasa II, que sintetiza mRNA. Como resultado, bajas concentraciones de la toxina interrumpen la síntesis proteica. Altas concentraciones de este veneno bloquen la RNA pol III, que sintetiza tRNA. La RNA pol I no es afectada por α-amanitina a ninguna concentración.

Toxinas como la α-amanitina son útiles para investigar sobre la transcripción y la traducción por la misma razón que las mutaciones *knock-out,* que inutilizan completamente genes, son útiles en genética. Las toxinas permiten a los investigadores comprender qué ocurre cuando una molécula o una etapa en particular de un proceso *no* funciona. Esto es similar, en concepto, a aprender cómo funciona un coche quitando una parte o un sistema, y grabando cuidadosamente la respuesta de la máquina; o aprender cómo funciona el cerebro estudiando el comportamiento de personas cuyo cerebro ha sido dañado de forma específica y cuantificable debido a un accidente. Toxinas y mutaciones *knock-out* proporcionan un kit de disección molecular. Permiten a los biólogos explorar las complejidades de la función celular inactivando componentes clave.

genes eucariotas no consisten en una secuencia continua de DNA que codifica para un producto como hacen los genes bacterianos. Por el contrario, las regiones de los genes eucariotas que codifican para proteínas se dividen en piezas separadas por cientos o miles de bases de DNA intermedio. Aunque estas bases intermedias forman parte de un gen, no codifican para un producto.

El asombroso descubrimiento de los genes eucariotas en piezas

Cuando los investigadores se dieron cuenta de que las regiones codificantes de proteínas de los genes eucariotas están interrumpidas por extensiones de DNA no codificante, se aclaró que la naturaleza del procesamiento de la información y de los genes es diferente en bacterias y en eucariotas. En eucariotas, la conversión de la información de secuencias de DNA a secuencias de mRNA no ocurre directamente. Para hacer un mRNA funcional, las células eucariotas deben disponer de ciertas secuencias dentro de sus genes y combinar las regiones codificantes separadas en un todo integrado.

¿Qué clase de datos provocarían esta asombrosa afirmación? Para contestar a esta pregunta, hay que considerar el trabajo que llevaron a cabo Phillip Sharp y sus compañeros en los últimos años de la década de 1970 para determinar cómo se transcriben los DNA no codificantes. Comenzaron uno de sus experimentos calentando moléculas de DNA lo suficiente como para romper los puentes de hidrógeno entre bases complementarias. Este tratamiento separaba las dos cadenas. El DNA de cadena simple era entonces incubado con el mRNA codificado por la secuencia. La idea del grupo era promover el apareamiento de bases entre el mRNA y el DNA de cadena simple. Bajo estas condiciones, el equipo investigador esperaba que el mRNA formara parejas de bases con las secuencias de DNA que actúan como plantilla para su síntesis. Sin embargo, cuando los investigadores examinaron la molécula híbrida de DNA-RNA al microscopio electrónico, observaron la estructura mostrada en la **Figura 16.6a.** En lugar de aparearse de forma exacta, ciertas partes del DNA formaban bucles. Como muestra la **Figura 16.6b,** Sharp y sus colaboradores interpretaron estos bucles como extensiones de nucleótidos que están presentes en la hebra no codificante de DNA pero *no* en el mRNA correspondiente.

Para dar sentido a estos y otros resultados, el grupo de Sharp y un equipo encabezado por Richard Roberts propusieron que no existía correspondencia uno a uno, entre la secuencia de nucleótidos de un gen eucariota y su mRNA. Por analogía, los genes eucariotas no llevan mensajes como «La biología es mi asignatura favorita de siempre». En su lugar, los genes eucariotas llevan mensajes que leen algo como «LA BIOLτηεπροτειγχοδινγρεγιονσοφγενεσGÍA ES MI ASIGNαρειντερρυπτεδβψνονχοδινγδATURA FAVORITA DEαν'''δηαωετοβεσπλιχεδτογετηερSIEMPRE». Aquí los segmentos de las secuencias no codificantes están representadaos con letras griegas. Deben ser eliminadas del mRNA antes de poder llevar un mensaje inteligible a la maquinaria de traducción.

Cuando se aclaró que la hipótesis de los genes en piezas era correcta, Walter Gilbert sugirió que las regiones de los genes eucariotas que formaban parte del mRNA final fueran denominadas **exones** (porque se *ex*presan) y las extensiones no traducidas **intrones** (porque son *int*ermedias). Los exones codifican para segmentos de proteínas funcionales o RNA; los intrones no. Los intrones son secciones de genes que no están representadas en el producto del mRNA final. Como resultado, los genes eucariotas son mucho más largos que los transcritos maduros de RNA correspondientes (**Figura 16.6c**).

Exones, intrones, y corte y empalme del RNA

La transcripción de genes eucariotas por la RNA polimerasa genera un **transcrito primario de RNA** que contiene ambas regiones, exones e intrones (**Figura 16.7a**). Conforme tiene lugar la transcripción, los intrones son eliminados de la cadena creciente de RNA por un proceso conocido como **corte y empalme.** En esta fase del procesamiento de la información, se eliminan partes del transcrito primario y se unen los segmentos restantes. El empalme ocurre mientras la transcripción está todavía desarrollándose y da lugar a un RNA que contiene un mensaje genético sin interrupciones.

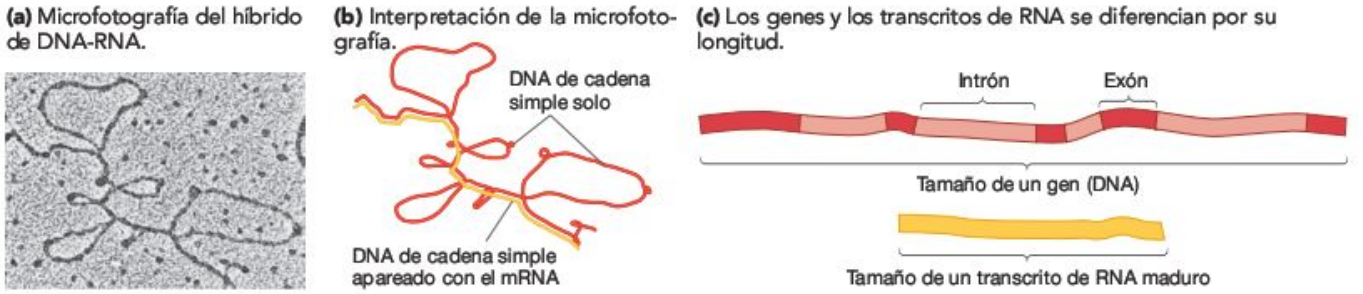


FIGURA 16.6 El descubrimiento de las regiones no codificantes del DNA. (a) Microfotografía electrónica de una hebra sencilla de DNA que está adherida por complementariedad de bases al mRNA que codifica. **(b)** Interpretación de los investigadores de la fotografía de la sección (a). Los bucles representan regiones del DNA que no tienen una secuencia equivalente en el mRNA. Estas regiones intermedias son DNA «extra» comparado con las secuencias en el mRNA. **(c)** Debido a que los genes eucariotas contienen ambos, intrones y exones, estos genes son mucho más grandes que el mRNA maduro correspondiente.

PREGUNTA Si los intrones no existiesen, ¿cómo sería la microfotografía del apartado (a)?

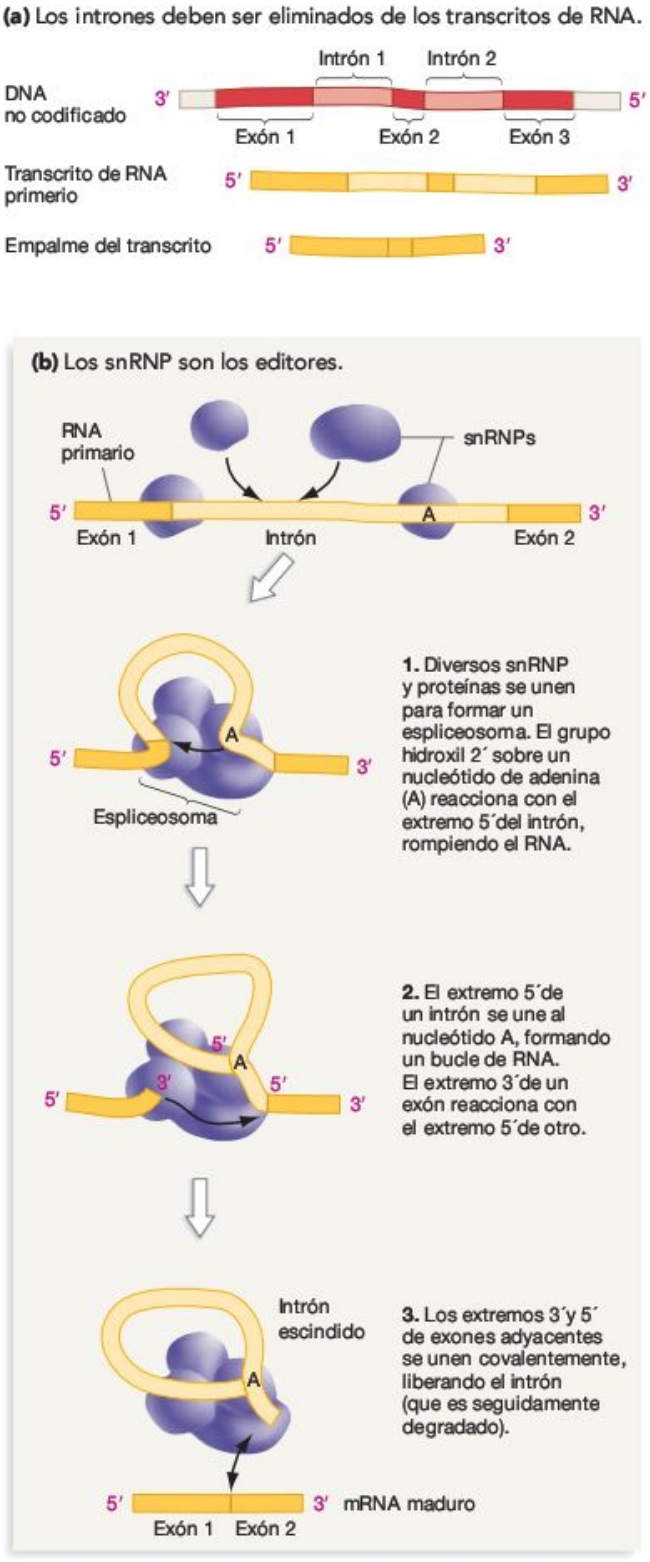


FIGURA 16.7 Los intrones se sacan del mRNA original. (a) La RNA polimerasa produce un transcrito primario de RNA que contiene exones e intrones. Procesamientos posteriores generan un transcrito maduro. **(b)** Los snRNP son responsables de las reacciones de procesamiento alternativo que tienen lugar en el núcleo de los eucariotas.

La **Figura 16.7b** ofrece más detalles acerca de cómo los intrones son eliminados de los genes. En el caso aquí ilustrado, el empalme es catalizado por un complejo de proteínas y RNA pequeños conocidos como **ribonucleoproteínas nucleares pequeñas**, o **snRNP** (del inglés *small nuclear ribonucleoproteins*, que se pronuncia «snurps»). El proceso comienza cuando un snRNP se acopla a la unión exón-intrón. Una vez que los snRNP están en su lugar, llegan otros snRNP para formar un complejo con múltiples zonas llamado **espliceosoma.** Datos recientes han mostrado que los espliceosomas encontrados en células humanas contienen alrededor de 145 proteínas y RNA diferentes, lo que las convierte en las máquinas moleculares más complejas conocidas. Una vez se forman los espliceosomas, el intrón forma un bucle con un ribonucleótido adenina en su base. La adenina participa en una reacción que corta el bucle. Un enlace fosfodiéster une entonces los exones por sus lados, formando una secuencia codificante contigua. El empalme se ha completado ahora. En la mayoría de los casos, el intrón escindido se degrada a ribonucleótidos monofosfato.

Datos recientes sugieren que las reacciones tanto de corte como de unión que ocurren durante el empalme son catalizadas por moléculas de RNA en el espliceosoma. Recuerda del Capítulo 4 que las moléculas de RNA con habilidad catalítica se llaman ribozimas. En los eucariotas, las ribozimas desempeñan un papel clave en la producción de proteínas.

Añadir caperuzas y colas a los transcritos

El empalme de intrones no es la única forma que tienen los transcritos de RNA primarios de ser procesados. Tan pronto como el extremo 5′ de un RNA eucariota emerge de la RNA polimerasa, las enzimas añaden una estructura llamada **caperuza 5′** (**Figura 16.8**). La caperuza consiste en una molécula de 7-metilguanosina y tres grupos fosfato. Además, una enzima corta el extremo 3′ de la mayoría de RNA una vez que la transcripción se ha completado, y otra enzima añade un tramo largo de 100-250 nucleótidos de adenina. Esta secuencia es conocida como **cola de poli(A).** Estas colas de poli(A) no están codificadas en la hebra no codificante. Con la adición de la caperuza y la cola, el procesamiento del transcrito primario de RNA se completa. El producto es un mRNA maduro. La molécula contiene la secuencia codificante para un polipéptido flanqueado por secuencias que no están destinadas a ser traducidas. Estas regiones 5′ y 3′ no traducidas ayudan a estabilizar el RNA maduro y regular su traducción.

No mucho después de describirse las caperuzas y colas en el mRNA eucariota, comenzaron a acumularse evidencias de que también protegían a los mRNA de la degradación por ribonucleasas y que aumentaban la eficiencia en la traducción. Por ejemplo, los mRNA experimentales con caperuza y cola duran más tiempo cuando son introducidos en células que los mRNA experimentales que no tienen una caperuza, una cola o ninguna de las dos. Los mRNA con caperuzas y colas también producen más proteínas que los mRNA sin caperuzas ni colas.

Trabajos recientes han mostrado por qué la caperuza y la cola son tan críticas para el mRNA. La caperuza 5′ sirve como señal de reconocimiento para la maquinaria de traduc-

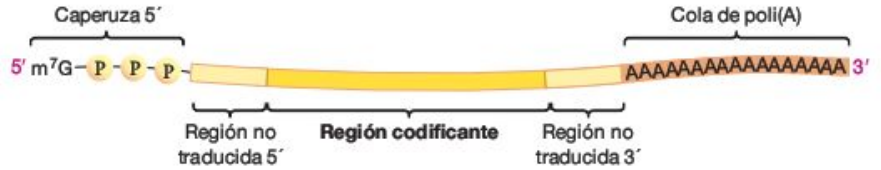


FIGURA 16.8 En eucariotas, los mRNA reciben una caperuza y una cola. Los mRNA eucariotas tienen una caperuza que consiste en una molécula llamada 7-metilguanosina (simbolizada como m^7G) que se une a tres grupos fosfato; la cola está formada por una larga serie de residuos de adenina.

ción, y la cola de poli(A) alarga la vida media de un mRNA protegiendo el mensaje de la degradación por ribonucleasas en el citosol.

El empalme y la adición de caperuzas y colas son diferencias muy importantes en la producción de los mRNA en bacterias frente a eucariotas. Sin embargo, no es el único contraste. La **Tabla 16.2** resume algunas de las similitudes y diferencias observadas en la transcripción de estos dos linajes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La transcripción ocurre cuando la RNA polimerasa cataliza la síntesis 5′ → 3′ de una molécula de mRNA.
- La síntesis de RNA se lleva a cabo gracias a la energía potencial almacenada en los nucleótidos trifosfato.
- La secuencia de un transcrito de RNA es complementaria a la secuencia en una hebra molde de DNA.

Deberías ser capaz de...

1) Comparar y contrastar cómo ocurre la transcripción en bacterias y eucariotas.
2) Hacer un diagrama de la adición de la caperuza, del procesamiento alternativo y de la adición de la cola que tienen lugar cuando los transcritos primarios de RNA son procesados en eucariotas.

16.3 Introducción a la traducción

Para sintetizar una proteína, la secuencia de bases de una molécula de RNA mensajero es traducida a una secuencia de aminoácidos en un polipéptido. Los códigos genéticos especifican la relación entre las bases de un codón triplete en el mRNA y los aminoácidos que codifican (véase Capítulo 15). Pero, ¿cómo se reúnen los aminoácidos en un polipéptido de acuerdo con la información en el RNA mensajero?

El estudio de cómo ocurría la traducción en sistemas no celulares mostró que este era un acercamiento extremadamente productivo para contestar a esta pregunta. Una vez que los sistemas de traducción *in vitro* habían sido desarrollados en células humanas, *E. coli* y muchos otros organismos, se clarificó que los mecanismos básicos de traducción son fundamentalmente los mismos en todo el árbol de la vida. La secuencia de sucesos que ocurren durante la síntesis de proteínas es similar en bacterias, arqueas y eucariotas.

Los ribosomas son el lugar de síntesis de proteínas

La primera cuestión que los biólogos contestaron acerca de la traducción concernía a dónde tenía lugar. La respuesta fue inspirada por una simple observación: existe una correlación fuerte y positiva entre el número de pequeñas estructuras conocidas como **ribosomas** en un tipo celular dado y la tasa a la que esa célula sintetiza proteínas. Por ejemplo, los glóbulos

TABLA 16.2 **Comparación de la transcripción en bacterias y eucariotas**

Aspecto	Bacterias	Eucariotas
RNA polimerasa	Uno	Tres; cada uno produce una clase diferente de RNA.
Estructura del promotor	Contiene típicamente una caja –35 y una caja –10.	Complejo y variable; a menudo incluye una caja TATA a –30 del comienzo del gen.
Proteínas implicadas en la unión con el promotor	Sigma; diferentes versiones de sigma se unen a distintos promotores.	Muchos factores de transcripción basales.
Pasos del procesamiento de RNA	Ninguno; la traducción ocurre mientras la transcripción está todavía desarrollándose.	Extenso; diversos pasos de procesamiento ocurren en el núcleo antes de que el RNA sea exportado al citoplasma para traducirse: 1. Adición catalizada enzimáticamente de la caperuza 5′. 2. Corte y empalme (eliminación de intrones) por el espliceosoma. 3. Adición catalizada enzimáticamente de la cola de poli(A) 3′.

rojos humanos inmaduros se dividen rápidamente, sintetizan millones de copias de la proteína hemoglobina y contienen grandes números de ribosomas. Por el contrario, las mismas células al madurar tienen bajas tasas de síntesis proteica y muy pocos ribosomas. Basándose en esta correlación los investigadores propusieron que los ribosomas eran el lugar de síntesis proteica en la célula.

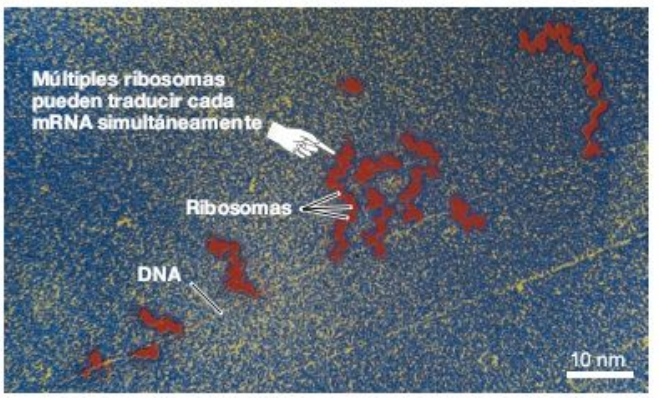
Para probar esta hipótesis, Roy Britten y sus colaboradores realizaron un experimento de radiomarcado breve y seguimiento similar al diseño de los experimentos presentados en el Capítulo 7. Recuerda que el objetivo de un experimento de radiomarcado breve y seguimiento es marcar la población de moléculas conforme van produciéndose, y la localización de las moléculas marcadas se sigue a lo largo del tiempo. El marcado se realiza suministrando un pulso de átomos radiactivos que se incorporan a la molécula conforme va siendo sintetizada, seguido por una caza de átomos no marcados. El grupo de Britten quería marcar aminoácidos con átomos radiactivos y seguir la pista de las moléculas conforme se producía la traducción.

Los biólogos comenzaron introduciendo un pulso de sulfato ($^{35}SO_4^{-2}$) para crecer cultivos de *E.coli*. Esperaban que las células incorporaran el azufre radiactivo en los aminoácidos metionina y cisteína, que contienen azufre (véase Capítulo 3), y después en las proteínas recién sintetizadas. Quince segundos después de añadir el sulfato radiactivo, los investigadores «cazaron» el marcaje añadiendo un gran exceso de sulfato no radiactivo al medio de cultivo. Si la hipótesis del ribosoma era correcta, entonces la señal radiactiva debería estar asociada a los ribosomas durante un corto periodo de tiempo (mientras estén produciendo proteínas). Más tarde, toda la radiactividad debería encontarse en las proteínas, no en los ribosomas.

Esto es exactamente lo que descubrieron los biólogos. Justo después de finalizar el marcaje con sulfato marcado, los átomos radiactivos se encontraron en aminoácidos libres o en ribosomas. Más tarde, todos los átomos radiactivos se encontraron en proteínas completadas. Basándose en estos datos, los biólogos concluyeron que las proteínas se sintetizan en los ribosomas y después se liberan.

Cerca de una década después de que se confirmara la hipótesis del ribosoma, las microfotografías de electrones mostraron ribosomas bacterianos en acción (**Figura 16.9a**). Las imágenes confirmaban que, en una bacteria, los ribosomas se unen al mRNA y comienzan a sintetizar proteínas incluso antes de que la transcripción se haya completado (**Figura 16.9b**). En las bacterias, la transcripción y la traducción pueden ocurrir al mismo tiempo, o ir unidas, porque no hay envuelta nuclear para separar los dos procesos. Así pues, la transcripción y la traducción están físicamente conectadas. Pero en los eucariotas, los RNA se procesan en el núcleo y a continuación los mRNA se exportan al citoplasma (**Figura 16.10**). Una vez que los mRNA están fuera del núcleo, los ribosomas se unen a ellos y comienza la traducción. En los eucariotas, transcripción y traducción están separadas en tiempo y espacio.

(a) Ribosomas bacterianos durante la traducción.



(b) En bacterias, la transcripción y la traducción están estrechamente unidas.

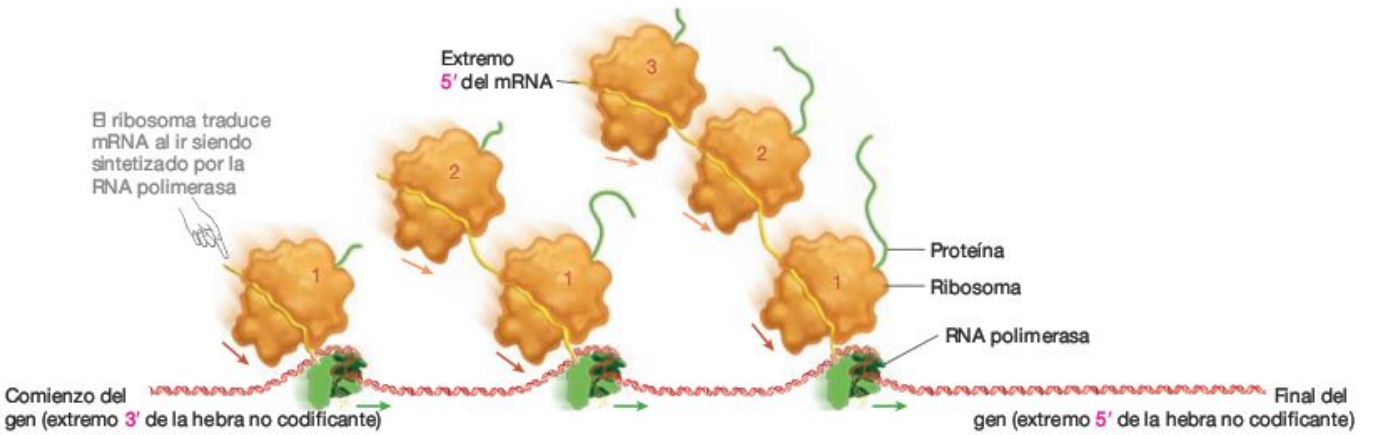


FIGURA 16.9 Transcripción y traducción ocurren simultáneamente en bacterias. En bacterias, los ribosomas se unen a transcritos de mRNA y comienzan la traducción mientras la RNA polimerasa está todavía transcribiendo la hebra no codificante de DNA. Date cuenta de que los colores de la microfotografía en el apartado (a) son artificiales (se han añadido para hacer las estructuras más visibles).

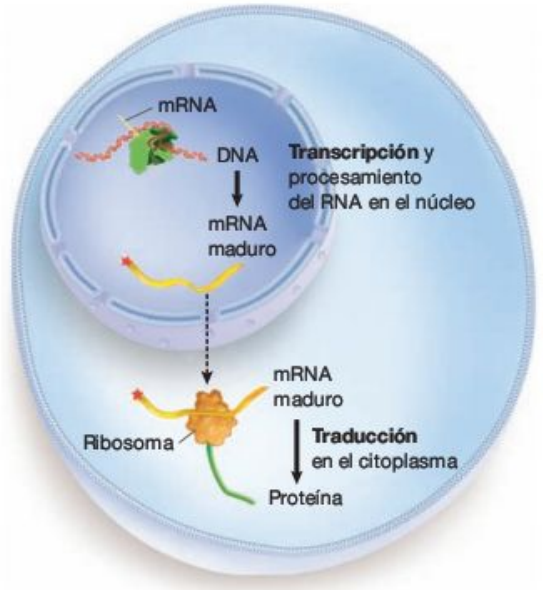


FIGURA 16.10 En eucariotas, transcripción y traducción están separadas en espacio y tiempo. En eucariotas, los transcritos de mRNA son procesados en el interior del núcleo antes de ser exportados al citoplasma. Allí, son traducidos por los ribosomas.

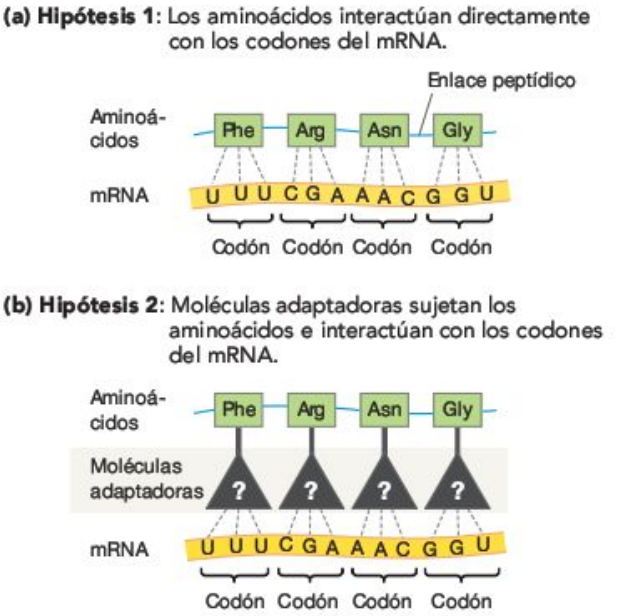


FIGURA 16.11 Dos hipótesis de cómo interaccionan los codones de mRNA con los aminoácidos.

¿Cómo especifica un triplete del mRNA un aminoácido?

Cuando un mRNA interactúa con un ribosoma, las instrucciones hereditarias codificadas en los ácidos nucleicos se traducen a un lenguaje químico diferente (las secuencias de aminoácidos encontradas en las proteínas). El descubrimiento del código genético reveló que los tripletes de codones del mRNA especifican aminoácidos determinados en una proteína pero, ¿cómo ocurre esta conversión?

Una primera hipótesis fue que los codones del mRNA y los aminoácidos interactuaban directamente. Esta propuesta consistía en que las bases de un codón determinado eran complementarias en su forma o carga al grupo lateral de un aminoácido en particular (**Figura 16.11a**). Sin embargo, Francis Crick señaló que la química implicada no tenía sentido. Por ejemplo, ¿cómo podían las bases de los ácidos nucleicos interactuar con un grupo lateral hidrofóbico de un aminoácido, que no forma puentes de hidrógeno?

Crick propuso una hipótesis alternativa. Como muestra la **Figura 16.11b,** sugirió que algún tipo de molécula adaptadora mantenía los aminoácidos en su lugar mientras interactuaba directa y específicamente con un codón del mRNA por medio de un puente de hidrógeno. En esencia, Crick predijo la existencia de un intermediario químico que producía una conexión física entre los dos tipos de moléculas. Como se demostró, Crick tenía razón.

16.4 El papel del RNA transferente

La molécula adaptadora de Crick se descubrió accidentalmente. Los biólogos estaban intentando elaborar un sistema de síntesis proteica no celular derivado de células hepáticas y habían descubierto que los ribosomas, el mRNA, los aminoácidos, el ATP y una molécula llamada guanosina trifosfato, o GTP, tenían que estar presentes para que ocurriera la traducción. (El GTP es similar al ATP pero contiene guanosina en vez de adenosina). Estos resultados eran lógicos, pues los ribosomas proporcionan una maquinaria catalítica, los mRNA contribuyen con el mensaje que es traducido, los aminoácidos son los bloques de construcción de las proteínas, y el ATP y el GTP facilitan la energía potencial que conduce las reacciones endergónicas de polimerización responsables de formar proteínas. Pero además, resultó que era indispensable la presencia de una fracción celular que previamente contenía un tipo de RNA desconocido. Si este tipo de RNA se pierde, la síntesis proteica no tiene lugar. ¿Cuál es este misterioso RNA, y por qué es esencial en la traducción?

Finalmente, esta nueva clase de RNA pasó a conocerse como **RNA transferente (tRNA).** El papel del tRNA en la traducción fue un misterio hasta que algunos investigadores añadieron un aminoácido radiactivo (la leucina) a un sistema de síntesis proteica *in vitro*. En realidad, el tratamiento se realizó como un control para un experimento no relacionado. Para sorpresa de los científicos, algunas de las leucinas radiactivas se unían a las moléculas de tRNA. Los siguientes experimentos mostraron que la unión de un aminoácido a un tRNA requiere un aporte de energía en forma de ATP. Una molécula de tRNA que se une de forma covalentemente a un aminoácido recibe el nombre de **aminoacil-tRNA.** Investigaciones más recientes han mostrado que las enzimas llamadas **aminoacil-tRNA sintetasas** son responsables de catalizar la adición de aminoácidos al tRNA. Hay una aminoacil-tRNA sintetasa diferente para cada uno de los 20 aminoácidos principales, y un tRNA o más. La **Figura 16.12** resume cómo los

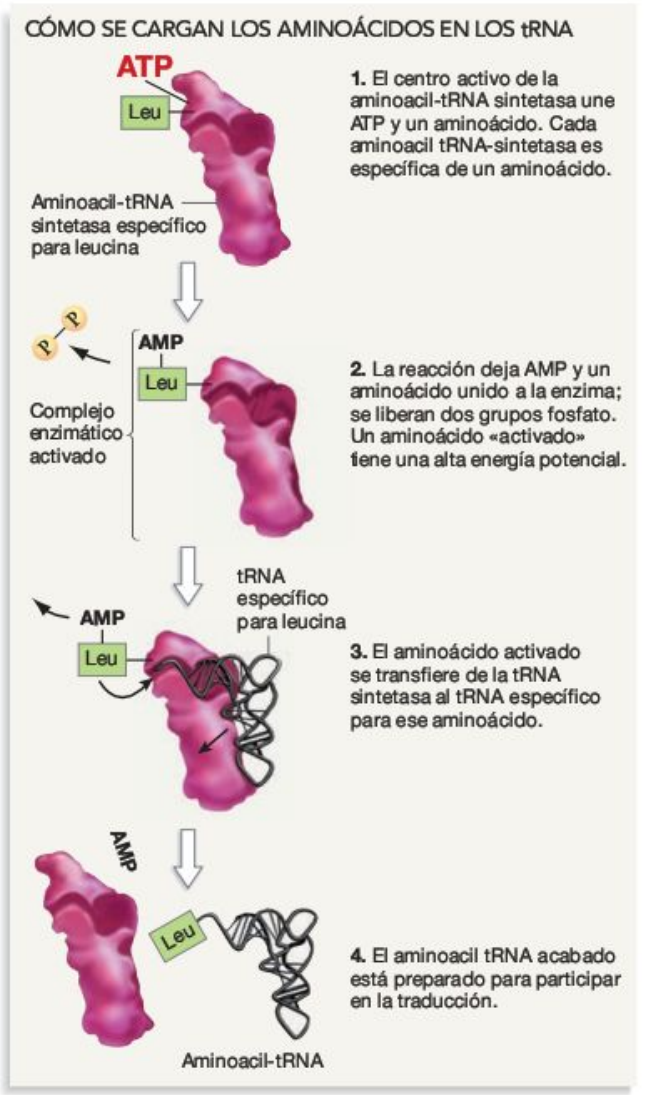


FIGURA 16.12 Las aminoacil-tRNA sintetasas cargan aminoácidos sobre los tRNA apropiados. Una aminoacil-tRNA sintetasa (en este caso para leucina) es activada mediante una reacción que requiere ATP. La aminoacil-tRNA sintetasa activada transfiere un aminoácido a un tRNA, dando lugar a un aminoacil-tRNA.

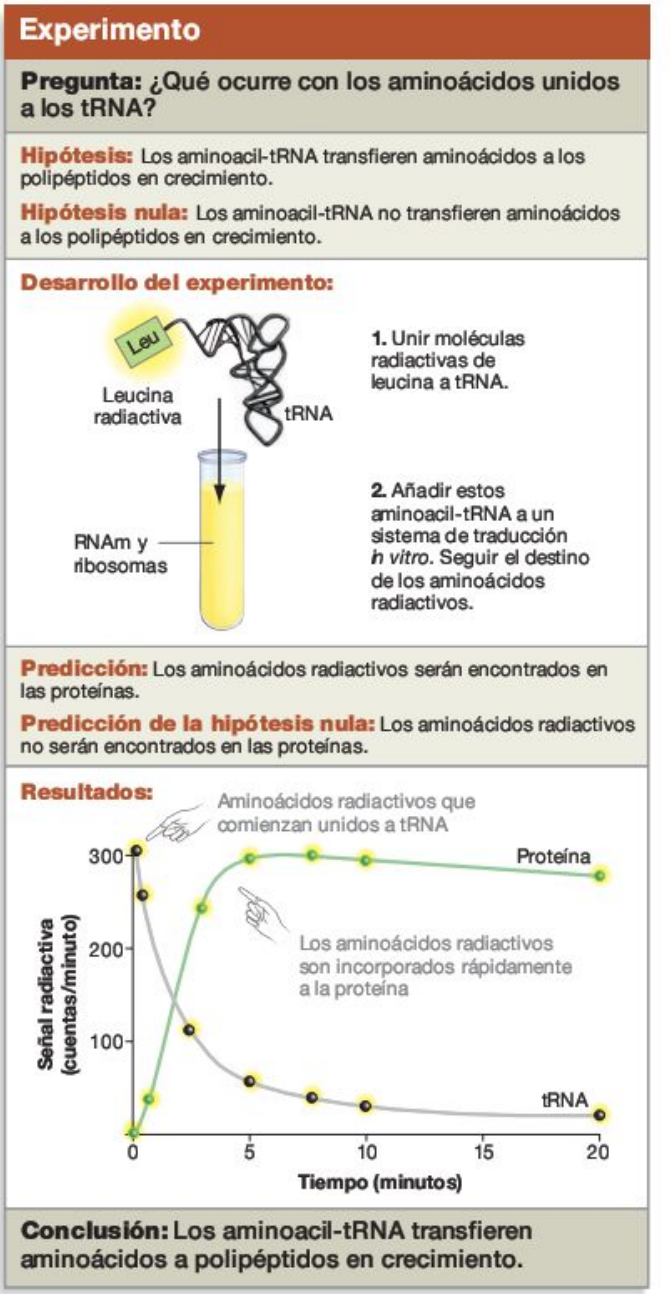


FIGURA 16.13 Evidencia experimental de que los aminoácidos se transfieren de los tRNA a las proteínas.

aminoácidos se transfieren de las aminoacil-tRNA sintetasas a los tRNA.

¿Qué ocurre con los aminoácidos que son transportados por un aminoacil-tRNA? Los biólogos que siguieron la pista a lo largo del tiempo del destino de las moléculas radiactivas de leucina unidas a los tRNA descubrieron que los aminoácidos son transferidos de los aminoacil-tRNA a las proteínas. Los datos que apoyan esta conclusión se muestran en la **Figura 16.13.** El gráfico de la sección de Resultados de esta figura muestra que los aminoácidos radiactivos se han desprendido de los tRNA y se han incorporado a los polipéptidos sintetizados en los ribosomas. Estos resultados inspiraron el uso de transferente en el nombre del tRNA. El experimento también confirmaba que los aminoacil-tRNA actúan como intérpretes en el proceso de traducción. Los tRNA son las moléculas adaptadoras de Crick.

¿Cómo son los tRNA?

Los RNA transferentes sirven como intermediarios químicos que permiten a los aminoácidos interactuar con una plantilla de mRNA. Pero exactamente, ¿cómo ocurre la conexión?

Esta cuestión se contestó mediante la investigación de la estructura de las moléculas de tRNA. Estudios iniciales establecieron la secuencia de nucleótidos en varios tRNA, o lo que se llama su estructura primaria. Los RNA transferentes

son relativamente cortos, en un rango de 75 a 85 nucleótidos de longitud. Cuando los biólogos estudiaron en profundidad la secuencia primaria, se dieron cuenta de que ciertas partes de las moléculas pueden formar estructuras secundarias. Específicamente, algunas de las bases de las moléculas de tRNA pueden formar puentes de hidrógeno con bases complementarias en una región diferente de la misma molécula. En consecuencia, toda la molécula de tRNA podía asumir la forma de trébol que se muestra en la **Figura 16.14a.** Los brazos de los tréboles se producen por apareamiento de bases complementarias entre diferentes porciones de la molécula que discurren en direcciones antiparalelas, mientras que los bucles están formados por RNA de cadena simple (véase el Capítulo 4).

Dos aspectos de esta estructura secundaria resultaron especialmente interesantes. Una secuencia CCA en el extremo 3′ de cada molécula de tRNA ofrecía un sitio de unión para aminoácidos, mientras que un triplete en el bucle del extremo opuesto del trébol podía servir como anticodón. Un **anticodón** es un juego de tres ribonucleótidos que forma parejas de bases con el codón de mRNA. La **Figura 16.14b** representa un modelo temprano de cómo el anticodón de un tRNA conecta un codón de un mRNA con el aminoácido apropiado.

Sin embargo, este modelo tuvo que modificarse cuando estudios de cristalografía por rayos X revelaron la estructura terciaria de los tRNA. Recuerda del Capítulo 3 que la estructura terciaria de una molécula se define por la disposición tridimensional de sus átomos y normalmente es resultado de plegamientos. De acuerdo con los datos de cristalografía por rayos X, la estructura en trébol se pliega para producir una molécula en forma de L (**Figura16.14c**). Todos los tRNA de una célula tienen la misma estructura en forma de L, pero cada uno tiene un anticodón y un aminoácido unido diferente. La estructura terciaria de los tRNA es importante porque da lugar a una separación exacta entre el anticodón y el aminoácido unido. Como veremos, esta separación es clave en la posición del aminoácido y del anticodón en el ribosoma.

Si entiendes la estructura del tRNA, deberías ser capaz de hacer un esquema aproximado de un tRNA con aminoácido unido y sin él, y explicar la relación entre el anticodón de un tRNA y un codón de un mRNA.

¿Cuántos tRNA existen?

Cuando los investigadores triunfaron en la caracterización de todos los tipos diferentes de tRNA disponibles en las células,

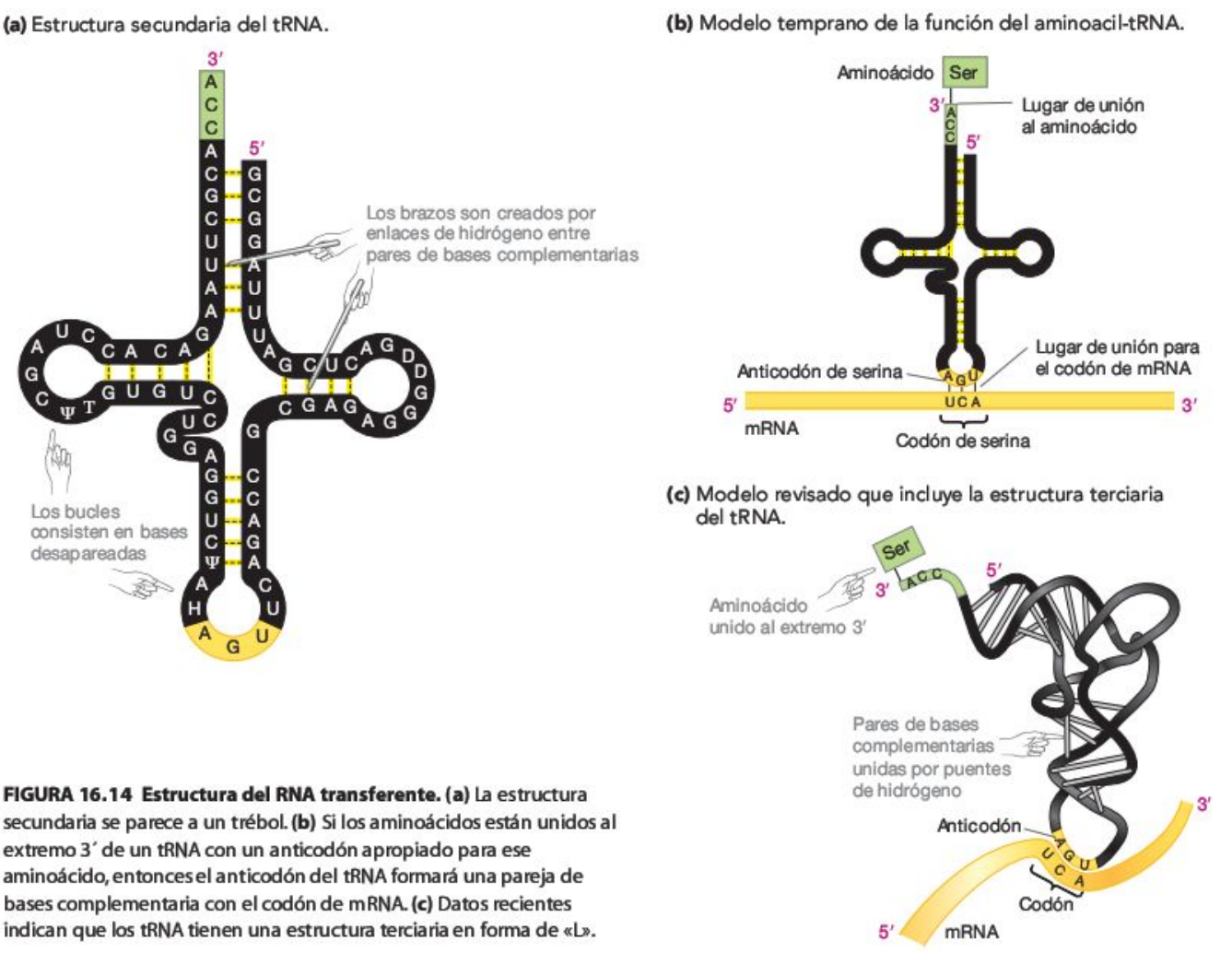


FIGURA 16.14 Estructura del RNA transferente. (a) La estructura secundaria se parece a un trébol. **(b)** Si los aminoácidos están unidos al extremo 3′ de un tRNA con un anticodón apropiado para ese aminoácido, entonces el anticodón del tRNA formará una pareja de bases complementaria con el codón de mRNA. **(c)** Datos recientes indican que los tRNA tienen una estructura terciaria en forma de «L».

surgió una paradoja. De acuerdo con el código genético presentado en el Capítulo 15, los 20 aminoácidos más comunes encontrados en proteínas están determinados por 61 codones diferentes de mRNA. Sin embargo, en lugar de contener 61 tRNA diferentes con 61 anticodones distintos, la mayoría de las células contienen solo unos 40. ¿Cómo pueden los 61 codones de los mRNA del genoma traducirse con solamente dos tercios de los tRNA necesarios?

Para resolver esta paradoja, Francis Crick propuso la que se conoce como la **hipótesis del tambaleo.** Para comprender su razonamiento, recuerda del Capítulo 15 que muchos aminoácidos son determinados por más de un codón. Además, recuerda que los codones para el mismo aminoácido tienden a tener los mismos nucleótidos en la primera y la segunda posición pero un nucleótido diferente en la tercera posición. Por ejemplo, ambos codones CAA y CAG codifican para el aminoácido glutamina. (Los codones están escritos siempre en dirección 5′ → 3′.) Sorprendentemente, datos experimentales han mostrado que un tRNA con un anticodón de GUU puede aparear sus bases en el mRNA con ambos, CAA y CAG. (Los anticodones se escriben en dirección 3′ → 5′.) El anticodón GUU se corresponde con las dos primeras bases (C y A) en ambos codones, pero el U en la tercera posición forma una pareja de bases no estándar con una G en el codón CAG.

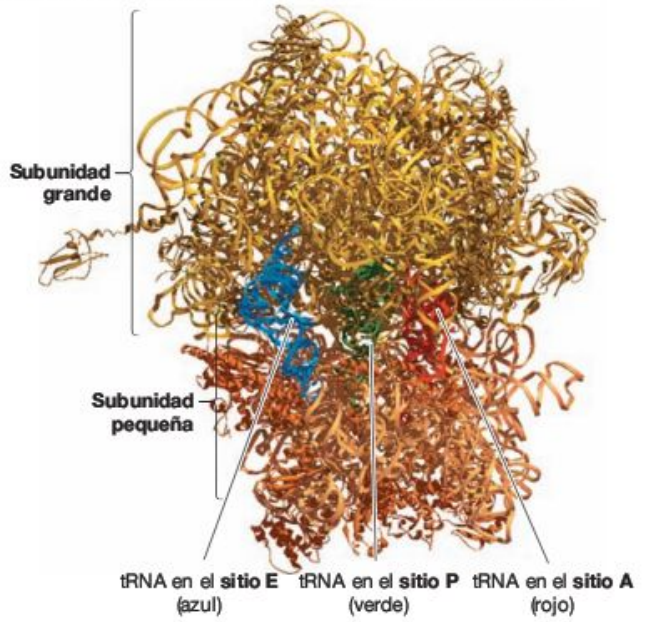
Crick propuso que en el interior del ribosoma, los tRNA con apareamiento de bases no estándar en la tercera posición del codón podían incluso unirse con éxito a un anticodón. Si es así, permitiría una flexibilidad limitada, o «tambaleo», en el apareamiento de bases. De acuerdo con la hipótesis del tambaleo, una pareja de bases no estándar en la tercera posición de un codón como G-U es aceptable siempre que no cambie el aminoácido para el que codifica el codón. En este sentido, el tambaleo en la tercera posición de un codón permite que solo unos 40 tRNA se unan a los 61 codones totales del mRNA.

16.5 Ribosomas y mecanismos de traducción

La síntesis de proteínas se produce cuando la secuencia de bases en el mensaje del RNA es traducida a una secuencia de aminoácidos de un polipéptido. La conversión comienza cuando el anticodón de un tRNA que lleva un aminoácido se une a un codón del mRNA. La conversión se completa cuando entre ese aminoácido y la cadena polipeptídica creciente se forma un enlace peptídico.

Ambos eventos suceden en el interior del ribosoma. Los biólogos saben desde la década de 1930 que los ribosomas contienen una cantidad considerable de proteínas junto con mucho **RNA ribosomal (rRNA).** Cuando estuvieron disponibles centrifugadoras de alta velocidad, los investigadores descubrieron que los ribosomas también podían separarse en dos subunidades principales, llamadas subunidad grande y subunidad pequeña. Cada subunidad consiste en un complejo de moléculas de RNA y proteínas. Por ejemplo, la subunidad grande en *E. coli* contiene dos moléculas de rRNA diferentes y 34 proteínas. Trabajos más recientes han mostrado que la subunidad pequeña mantiene el mRNA en su lugar durante la traducción y que la formación del enlace peptídico tiene lugar en la subunidad grande.

(a) Modelo en bucle del ribosoma durante la traducción.



(b) Diagrama del ribosoma durante la traducción.

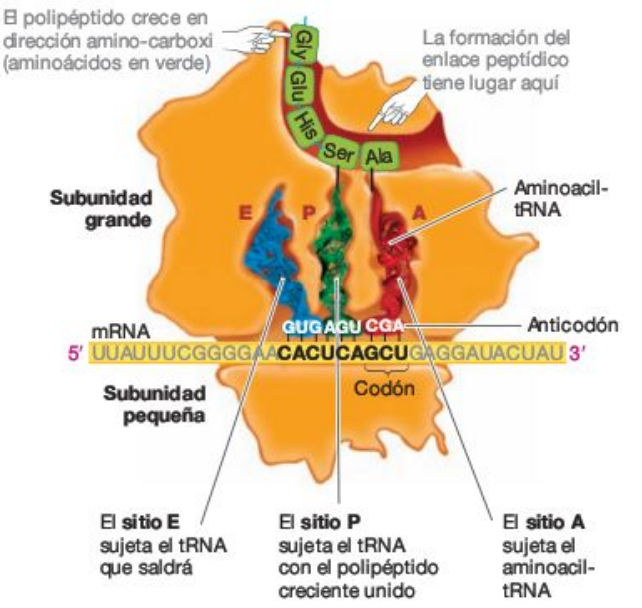


FIGURA 16.15 Estructura del ribosoma. **(a)** Durante la traducción, tres tRNA se alinean uno al lado del otro dentro del ribosoma. **(b)** Diferentes eventos tienen lugar en cada uno de los tres sitios en el interior del ribosoma donde se encuentran los tRNA.

EJERCICIO Rodea y nombra el centro activo del ribosoma en el apartado (b).

El diagrama en forma de lazo tridimensional del ribosoma en la **Figura 16.15a** muestra cómo se mantienen unidas todas las moléculas necesarias para la traducción. Date cuenta de que durante la síntesis proteica, tres tRNA diferentes se alinean dentro del ribosoma. Los tres se encuentran unidos a su codón correspondiente del mRNA en la base de la estructura. El tRNA que está a la derecha en la figura, y es de color rojo, lleva un aminoácido. Esta posición del tRNA en el ribosoma se llama sitio A («A» por aceptor de aminoacil). El tRNA que está en el medio (verde) sujeta la cadena polipeptídica creciente y ocupa el sitio P, por peptidil, dentro del ribosoma. (Piensa «P» por la formación del enlace peptídico.) El tRNA a mano izquierda (azul) no tiene ningún aminoácido más unido y está próximo a dejar el ribosoma. Ocupa el sitio E del ribosoma, por *exit* (salida). La Figura **16.15b** resume lo que le ocurre a cada tRNA en el interior del ribosoma. Dado que todos los tRNA tienen estructuras secundarias y terciarias similares, todos ellos se ajustan igualmente bien a los sitios A, P y E.

El ribosoma es una máquina molecular que sintetiza proteínas mediante una secuencia de tres pasos:

1. Un aminoacil-tRNA se difunde hacia el interior del sitio A; su anticodón se une a un codón en el mRNA.
2. Un enlace peptídico se forma entre el aminoácido sujeto por el aminoacil-tRNA en el sitio A y el polipéptido creciente, que es mantenido por un tRNA en el sitio P.
3. El ribosoma se mueve hacia delante, y los tres tRNA se mueven una posición por detrás en la línea. El tRNA en el sitio E sale; el tRNA en el sitio P se mueve al sitio E; y el tRNA en el sitio A cambia al sitio P.

La proteína que se está sintetizando crece en un aminoácido cada vez que se repite esta secuencia de tres pasos. El proceso ocurre hasta 20 veces por segundo en ribosomas bacterianos y cerca de dos veces por segundo en ribosomas eucariotas. La síntesis proteica comienza en el extremo amino (N-terminal) de un polipéptido y avanza hacia el extremo carboxilo (C-terminal; véase el Capítulo 3).

Sin embargo, esta introducción de cómo los tRNA, mRNA y ribosomas interactúan durante la síntesis proteica deja diversas preguntas clave sin contestar. ¿Cómo consiguen unirse los mRNA y los ribosomas para comenzar el proceso? Una vez que la síntesis proteica sigue su curso, ¿cómo se cataliza la formación de enlaces peptídicos en el interior del ribosoma? ¿Y cómo concluye la síntesis proteica cuando el ribosoma alcanza el final del mensaje? Consideraremos cada cuestión por orden.

Iniciación

Para traducir un mRNA, un ribosoma debe comenzar en un punto específico del mensaje, traducir el mRNA hasta llegar al mensaje del codón de terminación, y entonces detenerse. Los biólogos llaman a estas tres fases de la síntesis proteica **iniciación, elongación** y **terminación,** respectivamente. Una pista para comprender la iniciación es recordar, del Capítulo 15, que un codón de iniciación (normalmente AUG) se encuentra cerca del extremo 5′ de todos los mRNA y que codifica para el aminoácido metionina. La presencia de este codón de iniciación es un aspecto de la iniciación común a bacterias y eucariotas.

La **Figura 16.16** muestra cómo tiene lugar la traducción en bacterias. El proceso comienza cuando una región de rRNA en la subunidad pequeña del ribosoma se une a su secuencia complementaria en el mRNA. Este segmento de mRNA recibe el nombre de **lugar de unión al ribosoma** o **secuencia Shine-Dalgarno,** por los biólogos que la descubrieron. El sitio está aproximadamente seis nucleótidos río arriba del codón de iniciación AUG. Consiste en todas o parte de las bases 5′-AGGAGGU-3′. La secuencia complementaria en el

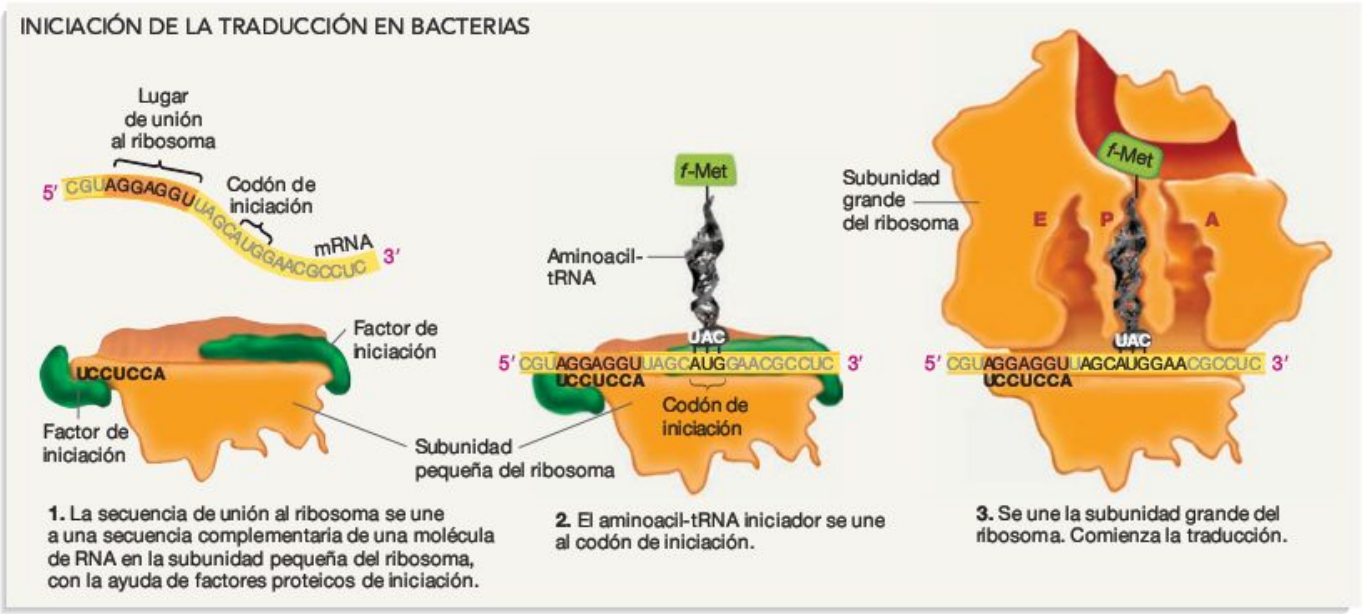


FIGURA 16.16 La fase de iniciación de la traducción en bacterias.

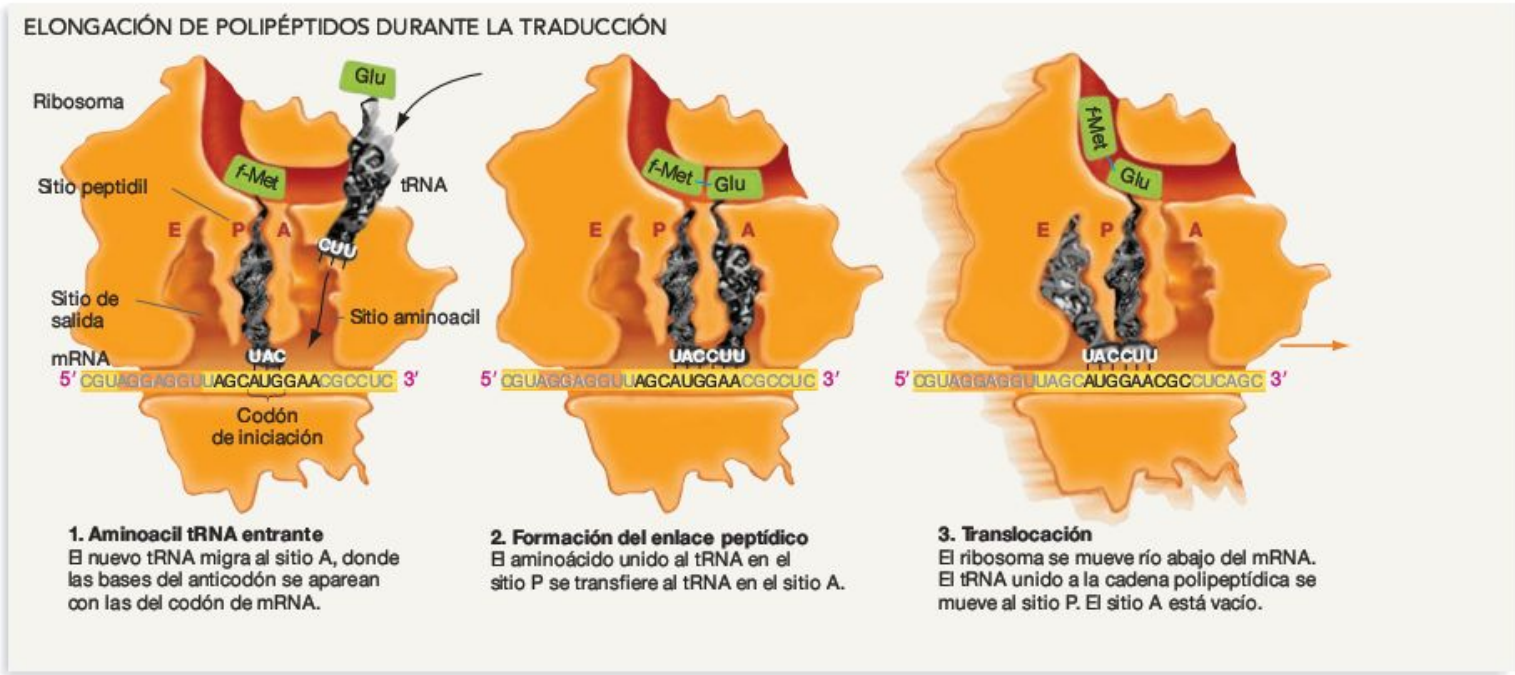


FIGURA 16.17 Fase de elongación de la traducción.

rRNA de la subunidad pequeña se lee 3′-UCCUCCA-5′. La interacción entre la subunidad pequeña y el mensaje es mediada por proteínas llamadas **factores de iniciación** (Figura 16.16, paso 1). En eucariotas, los factores de iniciación se unen a la caperuza 5′ en los mRNA y la guían al ribosoma.

Una vez que la secuencia Shine-Dalgarno se ha unido a la subunidad ribosómica pequeña, un aminoacil-tRNA cargando con una forma modificada de metionina llamada *N*-formilmetionina (*f*-met) se une al codón de iniciación AUG (Figura 16.16, paso 2). En eucariotas, el aminoácido inicial es metionina normal. La iniciación se completa cuando la subunidad grande se une al complejo (Figura 16.16, paso 3). Cuando el ribosoma se encuentra completamente unido, el tRNA que carga *f*-met ocupa el sitio P.

En resumen, en bacterias la iniciación es un proceso de tres pasos: (1) el mRNA se une a la subunidad pequeña del ribosoma, (2) el aminoacil-tRNA iniciador que carga *f*-met se une al codón de iniciación, y (3) la subunidad grande del ribosoma completa el complejo.

Elongación

Al comienzo de la elongación, los sitios E y A del ribosoma están vacíos de RNA. Como resultado, un codón del mRNA se encuentra expuesto en la base del sitio A. Como ilustra el paso 1 de la **Figura 16.17** la elongación continúa cuando un aminoacil-tRNA se une al codón en el sitio A mediante apareamiento de bases entre anticodón y codón.

Cuando un tRNA ocupa ambos, el sitio P y el sitio A, los aminoácidos que portan se colocan en el centro activo del ribosoma. Aquí es donde tiene lugar la formación del enlace peptídico (la esencia de la síntesis proteica). La formación del enlace peptídico se considera una de las reacciones más importantes que tienen lugar en las células, debido a que la producción de proteínas es uno de los procesos más fundamentales de la célula. La cuestión es, ¿cómo tiene lugar?

¿El ribosoma es una enzima o una ribozima? Dado que los ribosomas contienen tanto proteínas como RNA, los investigadores discutieron durante décadas si el centro activo consistía en proteínas o en RNA. El debate no se resolvió hasta el año 2000, cuando los científicos completaron los modelos tridimensionales, suficientemente detallados para ver la estructura del centro activo. Estos modelos confirmaron que el centro activo consistía en su totalidad en RNA ribosomal. Basándose en estos resultados, los biólogos se han convencido ahora de que la síntesis proteica está catalizada por RNA. El ribosoma es una **ribozima,** no una enzima.

La observación de que la síntesis proteica está catalizada por RNA es importante, debido a que apoya la hipótesis del mundo de RNA introducida en el Capítulo 4. Recuerda que la propuesta de esta hipótesis afirma que la vida comenzó con moléculas de RNA y que la presencia de DNA y proteínas en las células evolucionó más tarde. Si la hipótesis del mundo de RNA es correcta, entonces es lógico observar que la producción de proteínas está catalizada por RNA.

Bajando por el mRNA ¿Qué ocurre después de que se forme un enlace peptídico? El paso 2 de la Figura 16.17 muestra que cuando la formación del enlace peptídico se completa, la cadena polipeptídica se transfiere del tRNA en el sitio P al aminoácido sujeto por el tRNA en el sitio A. El paso 3 muestra el proceso llamado **translocación,** que ocurre cuando el ribosoma se mueve a través del mRNA en direc-

4. Aminoacil-tRNA entrante
El nuevo tRNA migra al sitio A, donde su anticodón se aparea con el codón del mRNA.

5. Formación del enlace peptídico
La cadena polipeptídica unida al tRNA en el sitio P se transfiere al aminoacil-tRNA en el sitio A.

6. Translocación
El ribosoma se mueve río abajo del mRNA. El tRNA unido a la cadena polipeptídica se mueve al sitio P. El tRNA vacío migra del sitio P al sitio E, donde el tRNA es expulsado. El sitio A se vacía otra vez.

ción 5′ → 3′. La translocación hace distintas cosas: mueve el tRNA vacío al sitio E; mueve el tRNA que contiene el polipéptido creciente en el sitio P; y abre el sitio A y expone un nuevo codón del mRNA. Si el sitio E está ocupado cuando ocurre la translocación, el tRNA colocado ahí es expulsado al citosol.

Los tres pasos en la elongación: (1) llegada de un aminoacil-tRNA, (2) formación de un enlace peptídico, y (3) translocación, se repiten a lo largo del mRNA. Mediante la adición de moléculas específicas a sistemas de traducción *in vitro*, los investigadores han confirmado que cada ciclo de elongación depende del aporte de energía de varias moléculas de GTP, así como de la ayuda de proteínas llamadas **factores de elongación.** Además, recientes modelos ribosomales tridimensionales en varias etapas de la secuencia de traducción muestran que la máquina como un todo es altamente dinámica durante el proceso. El ribosoma cambia constantemente su forma en el ir y venir de los tRNA y cuando la catálisis y la translocación tienen lugar. Su estructura cambia junto con sus múltiples funciones: coordinar las interacciones entre tRNA y mRNA, y catalizar la formación del enlace peptídico.

La microscopía electrónica ha confirmado también que una vez la elongación sigue su camino, ribosomas adicionales se unen al lugar de inicio en el mismo mensaje e inician la traducción. Conforme continúa este proceso, series de ribosomas llamadas **polirribosomas** se unen a lo largo del mRNA. Cada ribosoma sintetiza una copia de la proteína (**Figura 16.18**). Aunque puede llevar un minuto o más para un solo ribosoma producir un polipéptido grande, la presencia de polirribosomas puede acelerar el paso global de la producción proteica. Los polirribosomas se observan rutinariamente tanto en bacterias como en eucariotas.

Terminación

¿Cómo finaliza la síntesis proteica? Para responder a esta cuestión, recuerda del Capítulo 15 que el código genético incluye tres codones de terminación: UAA, UAG y UGA. En la mayoría de células, ningún aminoacil-tRNA tiene un anticodón que se una a estas secuencias. Cuando la translocación abre el sitio A y expone uno de los codones de terminación,

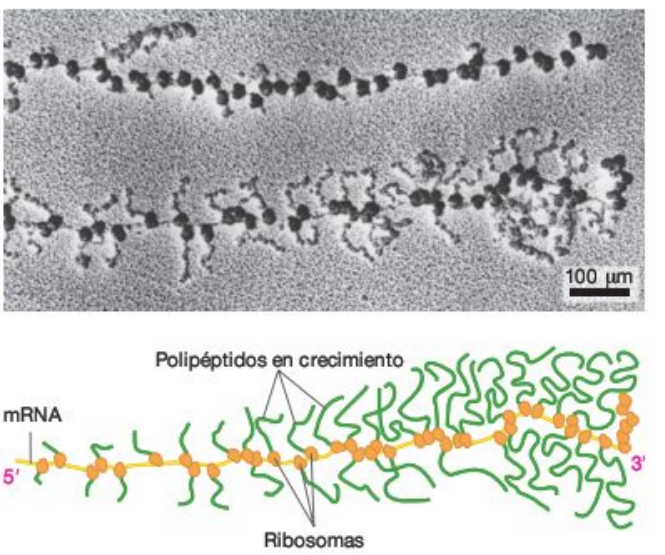


FIGURA 16.18 Polirribosomas. Tanto en bacterias como en eucariotas, muchos ribosomas sintetizan proteínas del mismo mRNA al mismo tiempo. Las estructuras resultantes son llamadas polirribosomas.

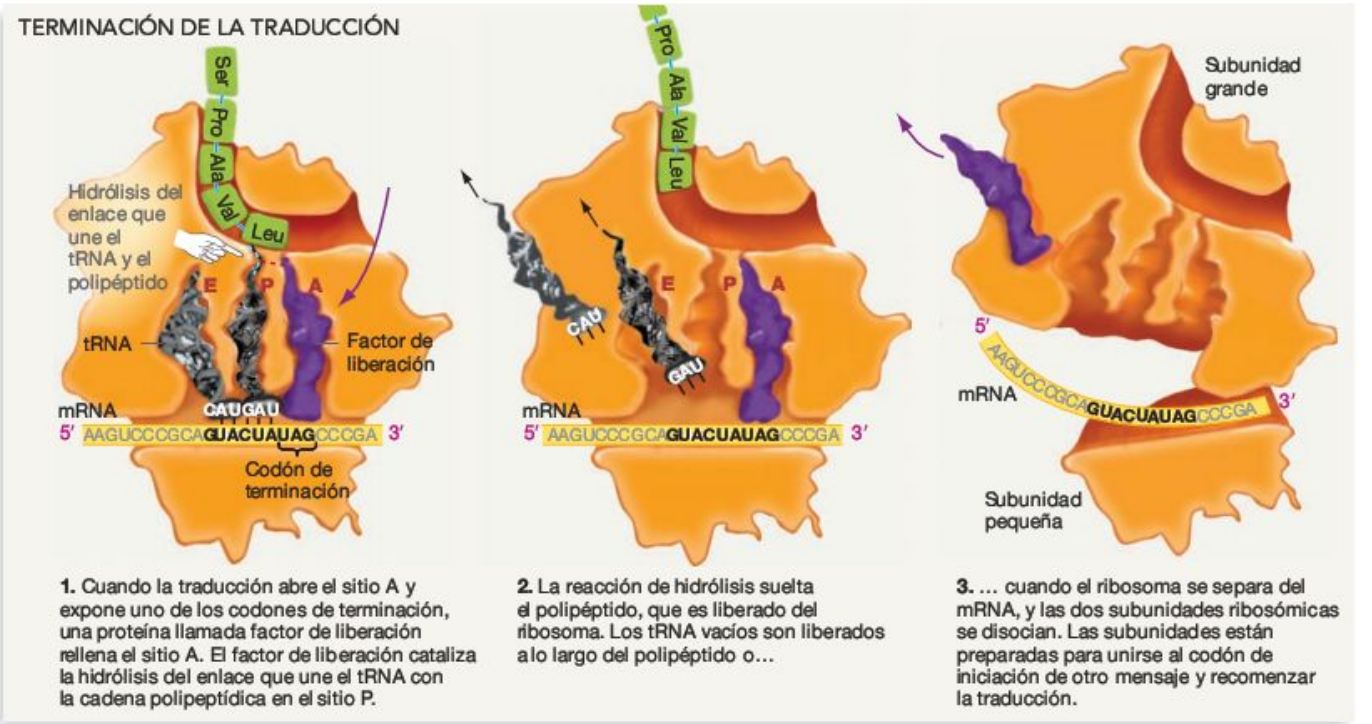


FIGURA 16.19 Fase de terminación de la traducción.

una proteína llamada **factor de liberación** rellena el sitio A (**Figura 16.19**). Los factores de liberación son proteínas que se ajustan íntimamente al sitio A; debido a su tamaño, a su forma y a su carga eléctrica son como tRNA. Sin embargo, los factores de liberación no portan ningún aminoácido. Cuando un factor de liberación ocupa el sitio A, el centro activo cataliza la hidrólisis del enlace que mantiene unidos el tRNA del sitio P con la cadena polipeptídica. Esta reacción libera el polipéptido. El polipéptido recién sintetizado es liberado del ribosoma, el ribosoma se separa del mRNA, y las dos subunidades ribosomales se disocian. Las subunidades están listas para unirse al codón de iniciación de otro mensaje y comenzar la traducción de nuevo.

Modificaciones postraduccionales Las proteínas no se han formado ni funcionan totalmente cuando tiene lugar la traducción. De capítulos previos, debería estar claro que la mayoría de las proteínas atraviesan una larga serie de pasos de procesamiento, llamados en conjunto modificaciones postraduccionales, antes de estar listas para trabajar en la célula:

- Recuerda del Capítulo 3 que la función de una proteína depende de su forma y que la forma de una proteína depende de cómo se pliega. El plegamiento comienza realmente durante la elongación, mucho antes de que tenga lugar la terminación y de que los ribosomas se separen. Aunque ocurra espontáneamente, en el sentido de que no se requiere aporte energético, el plegamiento es frecuentemente acelerado por proteínas llamadas **chaperonas moleculares.** Datos recientes han mostrado que en algunas bacterias, las proteínas chaperonas realmente se unen al ribosoma cerca del «túnel» donde el polipéptido creciente emerge del ribosoma. Este resultado sugiere que el plegamiento ocurre conforme el polipéptido está saliendo del ribosoma.
- El Capítulo 7 señalaba que muchas proteínas eucariotas son ampliamente modificadas después de ser sintetizadas. Por ejemplo, pequeños grupos químicos pueden añadirse a las proteínas en las organelas llamadas retículo endoplasmático rugoso y aparato de Golgi. Algunas proteínas reciben una señal de acortamiento que sirve de dirección y asegura que la molécula será llevada a la localización correcta en la célula. Ciertas proteínas también son aumentadas con grupos de azúcares o lípidos que son críticos para su normal funcionamiento.
- Muchas proteínas son modificadas por enzimas que añaden o quitan un grupo fosfato. La fosforilación (adición de fosfatos) y la desfosforilación (eliminación de fosfatos) de proteínas fueron introducidas en el Capítulo 9. Recuerda que debido a que un grupo fosfato tiene dos cargas negativas, la adición o eliminación de un grupo fosfato puede causar grandes cambios en la forma y reactividad química de las proteínas. Estos cambios tienen efectos dramáticos en la actividad de las proteínas (a menudo llevándolas de un estado inactivo a un estado activo o viceversa).

El mensaje general es que la producción de una proteína completamente funcional no solo depende de la traducción en el ribosoma sino también de una amplia variedad de otras moléculas y sucesos que tienen lugar en la célula.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La traducción comienza cuando (1) el lugar de unión del ribosoma en un mRNA se une a una secuencia del rRNA en la subunidad pequeña del ribosoma, (2) el aminoacil-tRNA iniciador se une al codón de iniciación en el mRNA, y (3) la subunidad grande del ribosoma se une a la subunidad pequeña para completar el ribosoma.
- La elongación en la traducción tiene lugar cuando (1) un aminoacil-tRNA apropiado entra en el sitio A, (2) un enlace peptídico se forma entre el aminoácido portado por el tRNA en el sitio A y el polipéptido portado por el tRNA en el sitio P, y (3) el ribosoma migra un codón río abajo del mRNA.
- La traducción acaba cuando el ribosoma alcanza el codón de parada.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama de un ribosoma durante la iniciación, elongación y terminación de la traducción.
2) Marcar cada estructura principal en los diagramas (subunidades ribosomales grande y pequeña, sitios de unión al ribosoma y factores de iniciación, mRNA, sitios E/P/A del ribosoma, polipéptido en crecimiento, factor de liberación).
3) Describir la función de cada estructura esencial.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com
Translation; Protein Synthesis

16.6 ¿Cuál es la base molecular de la mutación?

Este capítulo se ha centrado en cómo la información en el DNA se transcribe a RNA y después es traducida en una proteína funcional. Ahora la cuestión es, ¿qué ocurre si la información en el DNA cambia? ¿Cuáles son las consecuencias para la célula?

Una **mutación** es cualquier cambio permanente en el DNA de un organismo. Es una modificación en el archivo de la información de la célula, un cambio en su genotipo. La maquinaria molecular presentada en este capítulo transcribe y traduce fielmente las mutaciones en las secuencias de DNA. El resultado es la producción de nuevos tipos de proteínas. En este sentido, las mutaciones pueden llevar a cambios en las proteínas y en el RNA que afecten al fenotipo del organismo.

Mutación puntual

La **Figura 16.20** muestra cómo tiene lugar un tipo común de mutación. Si la DNA polimerasa inserta por error la base equivocada al sintetizar una nueva cadena de DNA, y si la actividad de correción de errores de la DNA polimerasa y el sistema de reparación de apareamientos falla en la corrección de la base mal apareada, antes de que tenga lugar otra ronda de replicación del DNA, ocurrirá un cambio en la secuencia de bases en el DNA. Un solo cambio como este en una base es llamado **mutación puntual.**

¿Qué ocurre cuando una mutación puntual se transcribe y se traduce? Para contestar esta cuestión, considera la primera mutación puntual descrita. Esta mutación ocurre en el gen humano para la proteína hemoglobina. La hemoglobina es abundante en los glóbulos rojos, y lleva oxígeno a los tejidos. Debes recordar del Capítulo 3 que cada proteína de la hemoglobina está compuesta por cuatro polipéptidos (dos copias de dos polipéptidos diferentes.) En seres humanos adultos, la α-globina y β-globina son los dos polipéptidos diferentes.

La **Figura 16.21a** muestra una pequeña sección de la secuencia de DNA de un gen normal para β-globina junto con la misma secuencia de un alelo mutante encontrado en individuos que sufren anemia falciforme. Date cuenta de que la forma mutante de β-globina tiene una timina en lugar de una adenina en la segunda posición del sexto codón especificado por este gen. Una mirada atrás al código genético en el Capítulo 15 confirma por qué esta mutación puntual es significativa: durante la síntesis proteica, el codón mutante especifica para valina en vez de ácido glutámico en la cadena de aminoácidos de la β-globina. Mutaciones puntuales que causan cambios en la secuencia de aminoácidos de proteínas se llaman **mutaciones de sentido erróneo** o **mutaciones de sustitución.**

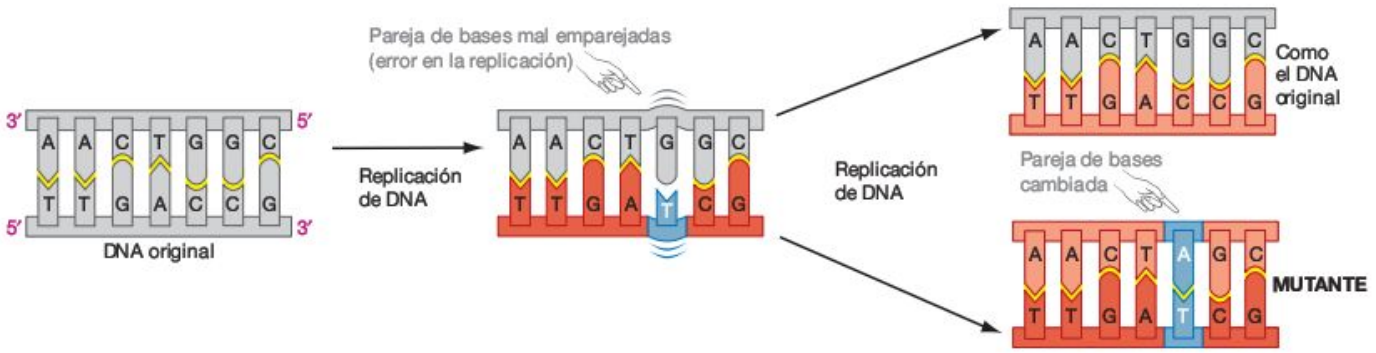


FIGURA 16.20 Errores sin reparar en la síntesis de DNA llevan a mutaciones puntuales.

PREGUNTA ¿Por qué es lógico que el tipo de mutación aquí ilustrado se llame mutación puntual?

En el caso de la hemoglobina, el único cambio en la estructura primaria de la β-globina hace que la proteína cristalice cuando los niveles de oxígeno en sangre son bajos. Cuando la hemoglobina cristaliza, hace que los glóbulos rojos adopten forma de hoz (**Figura 16.21b**).

Las células que han perdido la forma quedan atascadas en los vasos sanguíneos, así que las células próximas quedan sin oxígeno. El resultado es un intenso dolor. Las células alargadas y encorvadas también tienen una vida media mucho más corta en el cuerpo que los glóbulos rojos normales, lo que reduce el número global de glóbulos rojos y produce anemia en las personas.

Las mutaciones de sentido erróneo son a menudo **deletéreas,** es decir, reducen la eficacia de un individuo (la habilidad para sobrevivir y reproducirse). Sin embargo, las mutaciones de sentido erróneo también pueden ser beneficiosas. Por ejemplo, la anemia falciforme se desarrolla solo en personas homocigotas para el alelo falciforme. Pero las personas que son heterocigotas para el alelo falciforme tienen una ventaja en su eficacia en regiones del mundo donde es común una grave enfermedad: la malaria. El efecto ventajoso es posible porque el parásito que causa la malaria infecta los glóbulos rojos. Si un individuo tiene un alelo normal para la hemoglobina y un alelo falciforme, los glóbulos rojos infectados con el parásito tienden a enfermar mientras que los otros funcionan normalmente. Las células falciformes son destruidas rápidamente por el cuerpo, eliminando las células parasitadas dentro de los eritrocitos. Como resultado, los individuos que tienen una copia del gen mutado tienen cargas parasitarias menores y tienden a ser mucho más sanos que los individuos que tienen dos copias normales del gen. Aunque tener dos copias del alelo defectuoso es perjudicial en todos los ambientes porque produce anemia falciforme, tener una copia del alelo falciforme es ventajoso en áreas del mundo propensas a la malaria.

En lugar de tener un efecto negativo o positivo en el organismo, muchas mutaciones puntuales no tienen virtualmente ningún efecto. Para comprender por qué, supón que, en el sitio siguiente al gen de la hemoglobina de la Figura 16.21 (la tercera posición en el mismo sexto codón), una timina hubiera sido sustituida por una citosina. Esta mutación puntual no tendría ninguna consecuencia. ¿Por qué? Tanto el GAA como el GAG determinan para ácido glutámico. En este caso, la secuencia de aminoácidos del producto génico no cambia ni siquiera aunque la secuencia de DNA haya sido alterada a causa de la mutación. Este tipo de alteración de la secuencia básica recibe el nombre de **mutación silenciosa.** Se dice que las mutaciones silenciosas son **neutras** en su efecto sobre la eficacia de un individuo. Es posible que las mutaciones puntuales sean silenciosas y neutras con respecto a la eficacia debido a la redundancia en el código genético.

El mensaje que hay que sacar de este análisis sobre la hemoglobina, la anemia falciforme y la malaria es simple: las mutaciones puntuales pueden ser deletéreas, beneficiosas o neutrales. Estudios recientes han mostrado que la gran mayoría de las mutaciones puntuales son neutras o ligeramente deletéreas con respecto a la eficacia. La **Tabla Resumen 16.3** resume los tipos de mutaciones puntuales que se han documentado y repasa las consecuencias para la secuencia de aminoácidos de las proteínas.

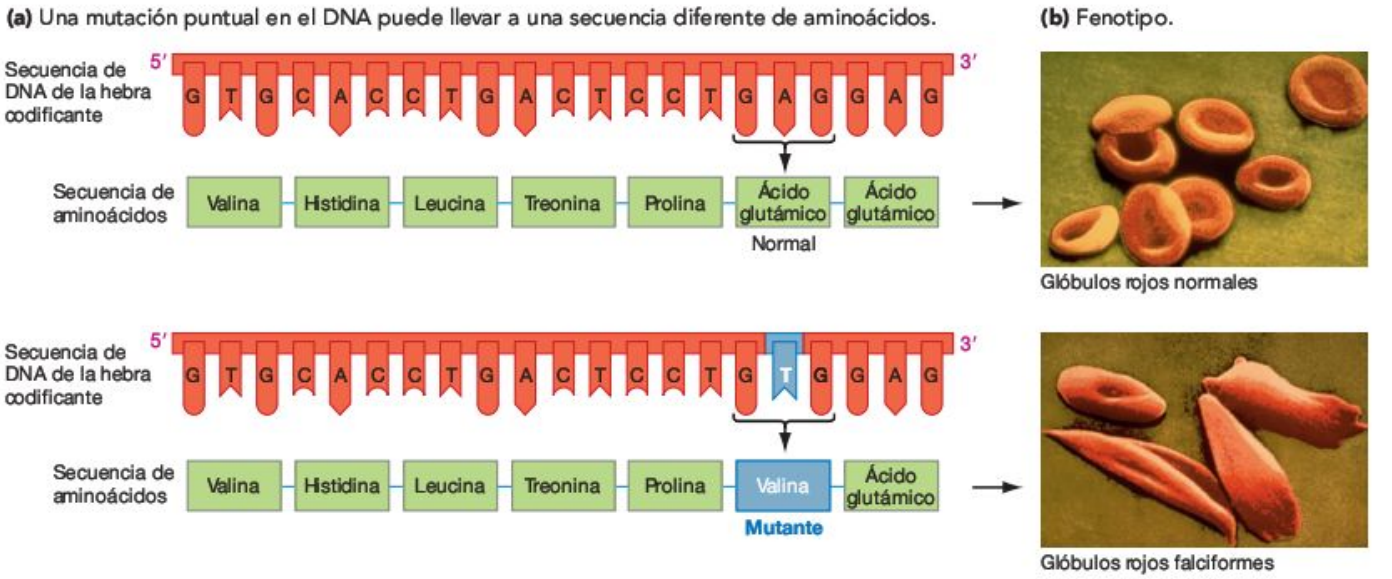


FIGURA 16.21 Anemia falciforme provocada por una mutación puntual en el gen para la hemoglobina. (a) Estos genes normales y mutantes que codifican para la hemoglobina difieren en un solo nucleótido. Las secuencias mostradas son solo una pequeña porción del gen. **(b)** La mutación en el apartado (a) cambia la secuencia primaria del producto génico. El cambio en la secuencia de aminoácidos hace que las moléculas de hemoglobina cristalicen cuando los niveles de oxígeno en la sangre son bajos. Como resultado, los glóbulos rojos se deforman y quedan atascados en los pequeños vasos sanguíneos.

EJERCICIO En el apartado (a), añade la secuencia de bases de la cadena no codificante y marca los extremos 5′ y 3′. Escribe la secuencia de bases del mRNA transcrita de la cadena no codificante y marca sus extremos 5′ y 3′.

TABLA RESUMEN **16.3** **Tipos conocidos de mutaciones puntuales**

Nombre	Definición	Ejemplo	Consecuencia
	Secuencia original de DNA (codificante)	TAT TGG CTA GTA CAT Tyr Trp Leu Val His — Polipéptido original	
Silenciosa	Cambio en un nucleótido que no modifica el aminoácido especificado por un codón	TAC TGG CTA GTA CAT Tyr Trp Leu Val His	Cambio en el genotipo pero no en el fenotipo
Sentido erróneo (sustitución)	Cambio en un nucleótido que cambia el aminoácido especificado por un codón	TAT TGT CTA GTA CAT Tyr Cys Leu Val His	Cambio en la estructura primaria de la proteína
Sin sentido	Cambio en un nucleótido que produce un codón de parada temprano	TAT TGA CTA GTA CAT Tyr STOP	Terminación prematura (el polipéptido se trunca)
Desfase del marco de lectura	Adición o deleción de un nucleótido	TAT TCG GCT AGT ACA T Tyr Ser Ala Ser Thr	Se modifica el marco de lectura (véase el Capítulo 15): sentido erróneo masivo

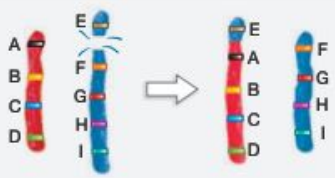
Mutaciones a nivel cromosómico

Junto con la documentación de varios tipos de mutaciones puntuales, los biólogos estudiaron mutaciones que involucraban cambios a más grandes escalas en la composición de los cromosomas. El Capítulo 12 introdujo la **poliploidía,** que es un cambio en el número de cada tipo de cromosoma presente, y la **aneuploidía,** que implica la adición o deleción de un cromosoma. La poliploidía, la aneuplodía y otros cambios en el número cromosómico resultan de errores al azar en la separación de los cromosomas durante la meiosis o la mitosis. En este sentido son similares a los errores al azar que realiza la DNA polimerasa, dando lugar a mutaciones puntules.

Pero además de los cambios en el número cromosómico global, la composición de cromosomas individuales puede cambiar de forma importante. Por ejemplo, segmentos cromosómicos se pueden separar cuando tienen lugar roturas accidentales en los cromosomas. Los segmentos pueden darse la vuelta y volver a unirse, fenómeno conocido como **inversión** cromosómica; o bien unirse a un cromosoma diferente, causando una **translocación** cromosómica (**Tabla Resumen 16.4**). Estas mutaciones afectan al reordenamiento de genes en los cromosomas. Son importantes debido a que influyen en la frecuencia del sobrecruzamiento entre cromosomas así como en que ciertos genes sean activados o desactivados.

En resumen, mutaciones puntuales o mutaciones a nivel cromosómico son cambios al azar en el DNA que producen nuevos genes, nuevos alelos y nuevos rasgos. En los individuos, las mutaciones pueden causar enfermedad o muerte o conducir a un aumento en la eficacia. A nivel poblacional, las mutaciones aportan la variación hereditaria analizada por Mendel y Morgan y que hace posible la evolución.

TABLA RESUMEN **16.4** **Algunos tipos de mutaciones a nivel cromosómico**

Nombre	Definición	Ejemplo	Consecuencia
Inversión cromosómica	Un segmento cromosómico se da la vuelta y se vuelve a unir en el mismo cromosoma		Cambia el orden de genes a lo largo del cromosoma. La frecuencia de sobrecruzamiento se reduce (cuando los homólogos se unen, los segmentos invertidos no pueden sobrecruzarse con los segmentos no invertidos)
Translocación cromosómica	Un segmento cromosómico se libera y se vuelve a unir a un cromosoma diferente		Conlleva una deleción o adición de segmentos cromosómicos. En muchos casos, cambia la expresión de genes en los segmentos translocados

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las instrucciones para crear y dirigir una célula se encuentran archivadas en el DNA, transcrito a RNA mensajero y seguidamente traducido a proteínas.

Cuando la RNA polimerasa se une al DNA con la ayuda de otras proteínas, cataliza la producción de una molécula de RNA cuya secuencia es complementaria a la secuencia de bases de la hebra no codificante de DNA.

La RNA polimerasa comienza la transcripción uniéndose a las secuencias promotoras en el DNA. En bacterias, esta unión ocurre en conjunto con una proteína reguladora llamada sigma. Sigma reconoce secuencias particulares en los promotores que se encuentran centradas 10 bases y 35 bases río arriba del comienzo del mensaje genético real. Estos sitios de unión aseguran que la hebra correcta de DNA sea transcrita en la dirección adecuada. Los promotores eucariotas son más complejos y variables que los promotores bacterianos, e interaccionan con muchos más factores de transcripción.

Deberías ser capaz de predecir las consecuencias de una mutación que cambia la secuencia de nucleótidos en un promotor.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Transcription

Algunos segmentos de un RNA están codificados por regiones génicas llamadas exones, mientras que otros se encuentran codificados por regiones génicas denominadas intrones. Durante el procesamiento del RNA, los intrones son eliminados y los extremos del RNA reciben la caperuza y la cola.

Regiones de RNA no codificante llamadas intrones son sacadas por complejas máquinas moleculares llamadas espliceosomas, se añade una «caperuza» al extremo 5′, y una cola poli(A) al extremo 3′. La caperuza 5′ y la cola poli(A) sirven como señales de reconocimiento para la maquinaria de traducción y protegen el mensaje de la degradación por ribonucleasas.

Deberías ser capaz de dibujar la estructura primaria de un mRNA y de un mRNA maduro de un eucariota y contrastar las dos moléculas con un mRNA bacteriano.

En el interior de los ribosomas, los mRNA se traducen a proteínas mediante moléculas intermediarias llamadas RNA transferentes. Los RNA transferentes llevan un aminoácido y poseen un anticodón de tres bases que se une a un codón de mRNA, que también contiene tres bases. A continuación, el aminoácido que lleva el RNA transferente se añade a la proteína en crecimiento mediante la formación de un enlace peptídico.

Experimentos con aminoácidos marcados radiactivamente confirmaron que los ribosomas son el lugar de síntesis de proteínas y que los RNA transferentes (tRNA) sirven como puente químico entre el mensaje del RNA y el producto polipeptídico. Los tRNA tienen una estructura terciaria en forma de L. Un lado de la L contiene el anticodón, que forma pares de bases con el codón del mRNA, mientras que el otro lado de la L sostiene el aminoácido apropiado para ese codón. Dado que en la tercera posición de la pareja codón-anticodón está permitida la imprecisión del apareamiento (o «tambaleo»), solamente se requieren unos 40 tRNA diferentes para traducir los 61 codones que codifican para los aminoácidos.

En el interior del ribosoma, la síntesis de proteínas implica tres pasos: (1) un aminoacil-tRNA entrante ocupa el sitio A; (2) el polipéptido creciente se transfiere de un peptidil tRNA en el sitio P del ribosoma al aminoácido unido al tRNA en el sitio A, y se forma un enlace peptídico; y (3) el ribosoma se transloca al codón siguiente en el mRNA, acompañado por la expulsión del tRNA vacío del sitio E. La formación del enlace peptídico es catalizada por una ribozima (RNA), no por una enzima (proteína). Mientras la traducción está en proceso, las proteínas se pliegan en su conformación en tres dimensiones (estructura terciaria), algunas veces con la ayuda de las proteínas chaperonas. Algunas proteínas son destinadas a localizaciones específicas en la célula debido a la presencia de secuencias señal, mientras que otras quedan inactivas hasta que son modificadas por fosforilación o se separan ciertos aminoácidos.

Deberías ser capaz de crear un mapa conceptual (véase **BioHabilidades 6**) que describa los pasos de la traducción, comenzando con la adición de aminoácidos a los tRNA, y que incluya los pasos principales en la iniciación, elongación y terminación.

MB **Web Animation** *BioFlix* en www.masteringbio.com

Translation; Protein Synthesis

Las mutaciones son cambios al azar en el DNA que pueden producir cambios en el fenotipo o no.

Dependiendo de la localización y tipo de alteración en el DNA y su impacto en el RNA resultante o producto proteico, una mutación puede ser beneficiosa, deletérea o neutral respecto al rendimiento. Las mutaciones producen proteínas y RNA nuevos. Son la fuente de variación hereditaria que hace posible la evolución.

Deberías ser capaz de explicar por qué la mutación es aleatoria. Tu respuesta debería estar basada en los mecanismos moleculares responsables de las mutaciones puntuales y cromosómicas.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿De dónde toma su nombre el sitio A del ribosoma?
   a. Es donde los aminoácidos se unen a los tRNA, produciendo aminoacil-tRNA.
   b. Es donde el grupo amino está disponible en el polipéptido creciente para la formación del enlace peptídico.
   c. Es el sitio ocupado por el aminoacil-tRNA entrante.
   d. Está rodeado por α-hélices de proteínas ribosómicas.

2. ¿De dónde recibe su nombre el sitio P del ribosoma?
   a. Es donde reside el promotor.
   b. Está formado por proteínas.
   c. Es donde residen los peptidil-tRNA.
   d. Es donde una cadena polipeptídica creciente se fosforila.

3. ¿Qué es una chaperona molecular?
   a. Una proteína que reconoce al promotor y guía la unión de la RNA polimerasa.
   b. Una proteína que activa o desactiva otra proteína añadiendo o eliminando un grupo fosfato.
   c. Una proteína componente de la subunidad ribosomal grande y que ayuda con la formación del enlace peptídico.
   d. Una proteína que ayuda a las proteínas traducidas recientemente a plegarse en su propia configuración tridimensional.
4. Los tres tipos de RNA polimerasa encontrados en células eucariotas transcriben tipos diferentes de genes. ¿Cuáles transcribe la RNA polimerasa II?
   a. rRNA.
   b. tRNA.
   c. mRNA.
   d. Espliceosomas.
5. ¿Qué es un anticodón?
   a. La parte de un mRNA que señaliza la terminación de la traducción.
   b. La parte de un mRNA que señaliza el comienzo de la traducción.
   c. La parte de un tRNA que se une a un codón en el mRNA.
   d. La parte de un tRNA que acepta un aminoácido, mediante una reacción catalizada por la tRNA sintetasa.
6. ¿Qué ocurre durante la inversión cromosómica?
   a. Piezas de cromosomas diferentes se rompen e intercambian posiciones.
   b. Los homólogos permanecen juntos durante la división celular, de forma que una célula hija tiene un cromosoma menos.
   c. El número de cromosomas se dobla.
   d. Un segmento de un cromosoma se rompe, cambia su orientación y se vuelve a unir.

Respuestas: 1. c; 2. c; 3. d; 4. c; 5. c; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

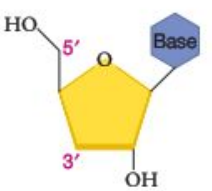
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica la relación entre las secuencias promotoras eucariotas, factores de transcripción basales y la RNA polimerasa. Explica la relación entre secuencias promotoras bacterianas, sigma y RNA polimerasa.
2. De acuerdo a las reglas del tambaleo, el aminoácido correcto puede ser añadido a una cadena polipeptídica creciente incluso si la tercera base en un codón de un mRNA no se aparea correctamente con la base correspondiente del anticodón en el tRNA. ¿Cómo se relacionan las normas del tambaleo con la redundancia del código genético?
3. ¿Por qué tiene lugar el empalme en el mRNA eucariota? ¿Dónde ocurre y cómo están involucrados los snRNP?
4. Explica la secuencia de sucesos que tienen lugar durante la traducción, cómo una proteína se alarga a partir un aminoácido. En cada paso, especifica lo que está ocurriendo en el sitio A, sitio P y sitio E del ribosoma.
5. ¿Qué evidencia apoya la hipótesis de que la formación de un enlace peptídico es catalizada por una ribozima?
6. Explica por qué todas las mutaciones puntuales cambian el genotipo pero por qué solo algunas mutaciones puntuales cambian el fenotipo.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. La caperuza 5' y la cola poli(A) en mRNA eucariotas protegen el mensaje de la degradación por ribonucleasas. Pero, ¿por qué existen ribonucleasas? ¿Para qué sirve una enzima que destruye los mensajes? Contesta esta cuestión usando el ejemplo de un mRNA para una hormona que causa un aumento en la tasa cardiaca.
2. El nucleótido mostrado abajo se llama cordicepina.



Si la cordicepina trifosfato de la figura, que tiene tres grupos fosfato unidos a un grupo hidroxil-5', se añade a una reacción de transcripción no celular, el nucleótido es añadido a la cadena RNA creciente. Esta observación confirma que la síntesis ocurre en dirección 5' → 3'. Realiza un dibujo, similar a la Figura 16.1, que muestre por qué la cordicepina trifosfato no puede añadirse al extremo 5' de un RNA.

3. Ciertos segmentos de los rRNA en la subunidad grande del ribosoma son muy similares en todos los organismos. Para dar sentido a este resultado, Carl Woese sugiere que las secuencias conservadas tienen un rol funcional importante. Su lógica es que estas secuencias conservadas son tan importantes para la función celular que algunos cambios en la secuencia causan la muerte. ¿Qué regiones específicas del ribosoma esperarías que fueran idénticas o casi idénticas en todos los organismos, y qué esperarías que fuera más variable? Razona la respuesta.
4. Modelos estructurales recientes muestran que la α-amanitina inhibe la traducción mediante la unión a un sitio en el interior de la RNA pol II, pero no al propio centro activo. Basándote en el modelo de la RNA pol II bacteriana de la Figura 16.2, predice dónde se une la α-amanitina y por qué inhibe la transcripción.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

17 Control de la expresión génica en bacterias

CONCEPTOS CLAVE

- La expresión génica puede ser controlada a tres niveles: transcripción, traducción o postraducción (activación proteica).
- Los cambios en la expresión génica permiten a las células bacterianas responder a los cambios que se producen en el medio.
- El control transcripcional puede ser negativo o positivo. El control negativo se da cuando una proteína reguladora impide la transcripción. El control positivo ocurre cuando una proteína reguladora incrementa la tasa de transcripción.
- Muchas proteínas reguladoras se unen a sitios específicos del DNA. Dado que cada tipo de proteína reguladora tiene una secuencia de aminoácidos distinta, cada tipo se une a diferentes secuencias del DNA.

Las partículas rojas que se observan en esta microfotografía son células humanas del intestino; las estructuras que se ven amarillas son bacterias. En el intestino, los nutrientes disponibles para las bacterias están cambiando constantemente. En este capítulo se analizará cómo ayudan los cambios en la expresión génica a las bacterias para responder a los cambios del medio.

Imagínate que estás esperando ansiosamente oír el comienzo de una maravillosa melodía sinfónica tocada por una orquesta de reconocido prestigio. El público comienza a aplaudir cuando el director de orquesta sale para colocarse en el escenario, después se hace un silencio absoluto al situarse éste en su tribuna de director. Toma la batuta y cada músico coge su instrumento. A medida que baja la batuta, cada instrumento empieza a resonar con un tono diferente y a un volumen ensordecedor; cada uno de ellos empieza a tocar una canción completamente distinta En lugar de música, lo que hay es un caos. El director de orquesta no puede soportar por mucho más tiempo esta cacofonía.

Una cacofonía como esta tendría lugar en una célula bacteriana si todos sus genes estuvieran «actuando» a volumen total durante todo el tiempo. Las células de *Escherichia coli* que habitan ahora mismo en tu intestino tienen más de 4.300 genes. Si todos estos genes se expresaran a la tasa más rápida posible durante todo el tiempo, las células de *E. coli* colapsarían, del mismo modo que ocurría en la orquesta sinfónica. Pero esto no ocurre así. Las células son extremadamente selectivas a la hora de expresar genes, así como en la cantidad y en el momento de hacerlo. En este capítulo se aborda cómo controlan las células bacterianas la actividad de sus genes. Se habla de **expresión génica** cuando una proteína u otro producto génico se sintetiza y activa en la célula.

Entender cómo regulan las bacterias la expresión génica es un tema fundamental en Biología por dos razones. La primera es debido a que las bacterias son los organismos más abundantes en la Tierra, y habitan en cualquier ambiente. En muchos casos, las bacterias son capaces de crecer y reproducirse dado que responden con gran rapidez a cambios bruscos de temperatura, pH, luz, competidores y nutrientes. Los cambios en la expresión génica les proporcionan la habilidad de hacer frente a estos cambios en el medio. Segundo, las preguntas acerca de la expresión génica en bacterias tienen un enorme significado en la práctica. Por ejemplo, los biólogos están tratando de en-

tender qué genes se expresan cuando una bacteria productora de una enfermedad se reproduce y comienza la infección. El objetivo de este estudio es desarrollar medicamentos que alteren la expresión génica de los principales genes implicados en dicha infección. Asimismo, las bacterias también se utilizan comercialmente para crear productos como insulina u hormonas de crecimiento. El uso eficiente de estas células depende en gran medida de un sólido conocimiento acerca de los procesos de regulación de la traducción y la transcripción.

La meta de este capítulo es introducir los conceptos clave en la regulación de la expresión génica. Comenzaremos, por tanto, viendo algunos de los desafíos ambientales a los que se enfrentan las bacterias, y analizaremos de qué modo reaccionan.

17.1 La regulación génica y el flujo de información

Es posible encontrar bacterias en casi cualquier hábitat de la Tierra, desde lugares con primaveras calurosas hasta en picos nevados, así como en océanos o en grietas a miles de metros en el subsuelo. Los millones de especies de bacterias que existen hoy en día han evolucionado de muchas maneras diferentes y todas ellas para resolver el problema principal para vivir: obtener la materia y la energía que se requiere para el crecimiento y la reproducción. Aunque algunas bacterias se han especializado y solo emplean un tipo de alimento, la mayoría de ellas son capaces de hacerlo eligiendo entre diferentes fuentes de carbono y energía, dependiendo de los nutrientes disponibles en el medio en cada momento. La pregunta fundamental en este capítulo es: *¿cómo* ocurre este hecho? Cada tipo de nutriente requiere una proteína cuya membrana de transporte es diferente para llevar la molécula de nutriente al interior de la célula, así como también requieren diferentes enzimas para procesarlo. ¿Cómo se las ingenia una bacteria para empezar transcribiendo unos genes y terminar la transcripción de otros, de modo que suponga una ventaja al permitirles utilizar diferentes alimentos? Generalizando más la pregunta, ¿cómo puede una bacteria regular la expresión de sus genes, de manera que las células solo fabriquen los productos que necesitan?

Como caso de estudio, este capítulo se centra en las estrategias observadas en *E. coli*. Estas células pueden emplear un amplio rango de hidratos de carbono para suplir el carbono y la energía que necesitan. Por ejemplo, *E. coli* es muy abundante en tu tracto intestinal y extrae los hidratos de carbono de lo que has ingerido a través de la comida. Pero lo cierto es que tu dieta alimenticia cambia y, por tanto, también la disponibilidad de azúcares en tu intestino. El control exhaustivo en la expresión génica por parte de *E. coli* le da la habilidad de poder responder a los cambios que se producen en su medio y utilizar los diferentes azúcares disponibles en cada momento.

Para poder darse cuenta de por qué es tan importante el control sobre la expresión génica en estas células, es importante entender que las bacterias podrían empaquetarse en unos 2,5 cm de espesor a lo largo de las paredes de tu intestino. Los organismos representan a una gran cantidad de especies diferentes que están compitiendo por espacio y nutrientes. Para que una célula pueda sobrevivir y reproducirse en su ambiente, debe ser capaz de usar eficientemente sus recursos, en particular aquellos que le proporcionan carbono y energía. Así, por ejemplo, utilizar elementos que contienen energía y compuestos de carbono para sintetizar proteínas que no son necesarias reduciría la habilidad de las células para producir las proteínas que realmente *sí* necesitan, así como también afectaría a que compitiesen satisfactoriamente por recursos y reducirían su descendencia.

Basándose en este razonamiento, los biólogos llegan a la conclusión de que la transcripción y la traducción de determinados genes en bacterias vienen desencadenadas por señales específicas que provienen del medio, como pueda ser la presencia de determinados azúcares. Por ejemplo, ¿recuerdas si bebiste leche en tu última comida, o comiste patatas fritas o quizá una barrita de caramelo? Bien, pues cada tipo de comida contiene diferentes azúcares. Cada tipo de azúcar induce una respuesta a través de las células de *E. coli* en tu intestino. Así como un director de orquesta tiene que organizar a sus músicos, las células necesitan regular qué proteínas pueden producir en cada momento.

Mecanismos de regulación: descripción

La expresión génica puede ser controlada en cualquier paso comprendido entre la síntesis de RNA y la activación del producto génico final. Tres pasos se suceden en el discurrir de la información desde el DNA hasta las proteínas, como se representa a continuación:

DNA $\rightarrow\!\!\!\!\times\!\!\rightarrow$ mRNA $\rightarrow$ proteína $\rightarrow$ proteína activada

La flecha que va desde el DNA hasta el RNA representa la transcripción, proceso en el que tiene lugar la producción de RNA mensajero (mRNA). La flecha que va desde el RNA a la proteína representa la traducción, en la cual los ribosomas leen la información existente en el mRNA y la utilizan para sintetizar una proteína. La siguiente es la que va desde la proteína a la proteína activada, y representa las modificaciones postraduccionales (aquí se incluyen el plegado, la adición de hidratos de carbono o grupos de lípidos, o quizá la fosforilación).

¿Cómo puede una célula bacteriana evitar la producción de determinadas proteínas que no son necesarias en un momento dado, y de este modo usar sus recursos eficientemente? Si se echa un vistazo al flujo de la información que va desde el DNA hasta la proteína, hay tres posibles mecanismos:

1. La célula podría evitar la producción de mRNA para determinadas enzimas. Si no hay mRNA, entonces los ribosomas no pueden dar lugar a productos génicos. Por ejemplo, varias proteínas reguladoras influyen en la habilidad del RNA polimerasa para unirse a un promotor e iniciar la transcripción. Los genes que son controlados de este modo se dice que funcionan bajo **control transcripcional.**

   DNA $\rightarrow\!\!\!\!\times\!\!\rightarrow$ mRNA $\rightarrow$ proteína $\rightarrow$ proteína activada

2. Si se ha transcrito el mRNA de una enzima, la célula tiene un modo para evitar que el mRNA sea traducido en la proteína. Los mecanismos que alteran, o bien el tiempo de supervivencia de un mRNA antes de ser degradado por las ribonucleasas que afectan al inicio de la tradución, o bien a factores de elongación o a otras proteínas durante el proceso de traducción, son formas de **control de traducción:**

   DNA $\rightarrow$ mRNA $\rightarrow\!\!\!\!\times\!\!\rightarrow$ proteína $\rightarrow$ proteína activada

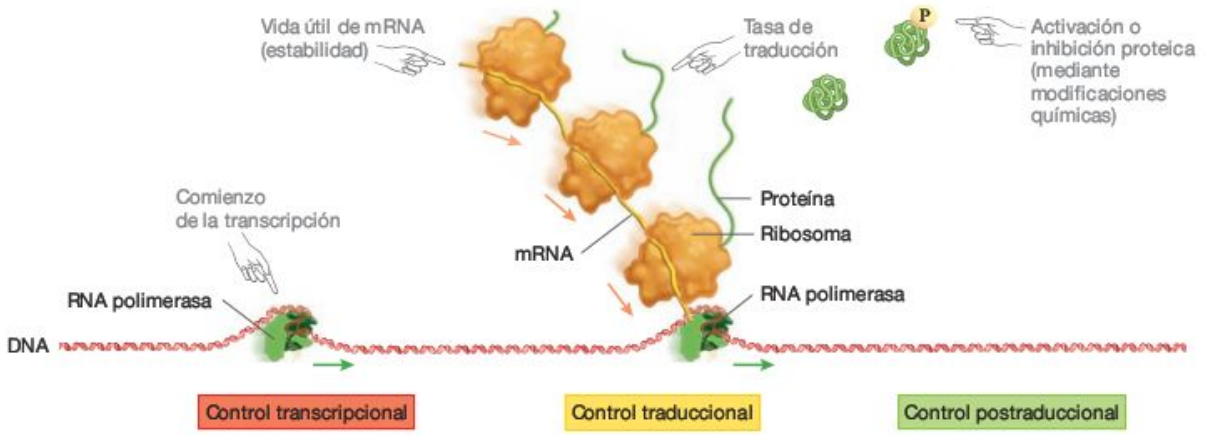


FIGURA 17.1 La expresión génica puede ser regulada en tres niveles. Aunque este capítulo se centra en conocer cómo afectan las moléculas reguladoras a la habilidad de la RNA polimerasa para iniciar la transcripción, los controles traduccionales y postraduccionales también tienen lugar en las bacterias.

EJERCICIO Especifica qué modo de regulación es el más lento en cuanto a la respuesta, y cuál es el más rápido. Señala cuál es el más eficiente y cuál el menos eficiente en el empleo de los recursos.

3. En el Capítulo 16 se apuntó el hecho de que algunas proteínas son fabricadas en una forma inactiva y después tienen que ser activadas a través de una modificación química como puede ser la adición de un grupo de fosfato. Este tipo de regulación se conoce como **control postraduccional:**

DNA → mRNA → proteína ⇸ proteína activada

¿Cuál de estas tres formas de control es la que se da en bacterias? La respuesta inmediata a esta pregunta es que «todos los casos expuestos son posibles». Como muestra la **Figura 17.1,** son muchos los factores que afectan a la cantidad de proteína activa que produce un gen determinado. El control transcripcional es particularmente importante en lo que se refiere a eficiencia, ya que es el momento del proceso en el que el ahorro de energía para la célula es mayor, puesto que detiene el proceso en uno de los puntos iniciales. El control de traducción es ventajoso porque permite a la célula efectuar rápidos cambios en su serie de proteínas. Por otro lado, el control postraduccional también es significativo y proporciona, además, la respuesta más rápida de los tres mecanismos. Entre los mecanismos de regulación génica vistos, hay una «lucha» entre la velocidad de respuesta y conservación de ATP, aminoácidos y otros recursos. Así, el control en traducción es lento pero eficiente en el uso de sus recursos. El control postraduccional es muy rápido, pero energéticamente resulta caro.

Aunque este capítulo se centra casi exclusivamente en los mecanismos de control transcripcional en bacterias, es importante tener presente que ambos, el control traduccional y el control postraduccional, tienen lugar en estos organismos. Así como también es importante tener en cuenta que algunos genes, como aquellos que codifican las enzimas que se requieren para la glucólisis, son transcritos siempre, o **constitutivamente.** Sin embargo, la expresión de otros genes se regula, es decir, que han de ser inducidos o reprimidos. Finalmente, es importante darse cuenta de que la expresión génica no es una proposición de todo o nada. Los genes no están «apagados» o «encendidos», de hecho, el nivel de expresión es altamente variable. La variación en la expresión génica permite a las células responder a los cambios en su medio. ¿Qué factores son los que determinan la cantidad de gen que ha de ser expresado en un determinado momento?

El metabolismo de la lactosa: un sistema modelo

Como se ha venido mostrando desde el Capítulo 13 hasta el Capítulo 16, muchos de los avances fundamentales en genética se han alcanzado a través del análisis de varios sistemas modelo. El estudio de la herencia de la forma de las semillas de guisantes reveló los patrones fundamentales de la transmisión génica. Explorar la transcripción en virus y en *E. coli* guió el camino para descubrir la RNA polimerasa, los factores de transcripción como las proteínas sigma, y los promotores. En los estudios sobre regulación génica, el modelo clave de estudio fue el metabolismo de la lactosa en *E. coli.*

Jacques Monod, François Jacob y otros colegas presentaron el metabolismo de la lactosa en *E. coli* como sistema modelo durante las décadas de 1950 y 1960. Aunque sus trabajos se basaron en una única especie bacteriana, sus resultados tuvieron un profundo efecto para extrapolarlos a la regulación génica en otros organismos. Algunos de los detalles que resultaron de sus trabajos fueron específicos para los genes responsables del metabolismo de la lactosa de *E. coli*, pero muchos otros de los hallazgos de Monod y Jacob resultaron universales.

Escherichia coli puede utilizar una amplia variedad de azúcares para producir ATP, bien sea por glucólisis o bien por fermentación. Estos azúcares también sirven como materia prima en la síntesis de aminoácidos, vitaminas y otros compuestos complejos. *E. coli* prefiere la glucosa como fuente de carbono; no obstante, es la fuente de energía y carbono que los organismos utilizan más eficientemente. Esta observación es lógica, ya que la glucólisis empieza con glucosa y es el camino principal para la producción de ATP. La lactosa, el azúcar que se obtiene de la leche, también es utilizado por *E. coli*, pero solo cuando se le agotan los suministros de glucosa. Recuerda del Capítulo 5 que la lactosa es un disacárido compuesto por una molécula de glucosa y otra de galactosa.

Para usar la lactosa, *E. coli* primero debe transportar el azúcar al interior de la célula. Una vez que la lactosa está dentro de la célula, la enzima β-galactosidasa cataliza la reacción que rompe el azúcar en glucosa y galactosa. La glucosa liberada en esta reacción se emplea directamente vía glucólisis; otras enzimas convierten la galactosa en un intermediario de la vía glucolítica. A principios de la década de 1950, los biólogos descubrieron que *E. coli* producía altos niveles de β-galactosidasa solo cuando la lactosa estaba presente en el medio. Si no había lactosa, se sintetizaban pequeñas cantidades de β-galactosidasa. Dado que parece que la lactosa induce la producción de la enzima que actúa sobre la lactosa, los investigadores propusieron que la lactosa regula por sí misma el gen que produce β-galactosidasa. Más formalmente, quedaría la siguiente hipótesis: la lactosa actúa como una inductora de sí misma. Un **inductor** es una molécula que estimula la expresión de un determinado gen o genes.

A finales de 1950 Jacques Monod investigó cómo afectaba la presencia de glucosa a la regulación del gen de β-galactosidasa. Se preguntaba si produciría *E. coli* niveles altos de β-galactosidasa cuando ambas, lactosa y glucosa, estuvieran presentes en el entorno. En la **Figura 17.2** se muestra el resumen del experimento, y la respuesta a esta pregunta es no. La β-galactosidasa se produce solo cuando hay lactosa en el medio y la glucosa está ausente. Monod se asoció con François Jacob para investigar exactamente cómo la lactosa y la glucosa regulaban los genes responsables del metabolismo de la lactosa. Los estudios realizados para conocer cómo eran regulados estos genes abrieron una puerta en el conocimiento del control de estos genes en el resto de organismos. Las investigaciones de este modelo continúan en la actualidad, 50 años después de sus inicios.

17.2 Identificación de los genes implicados en el metabolismo de la lactosa

Para entender cómo controla *E. coli* la producción de β-galactosidasa y cómo la membrana de la proteína de transporte introduce la lactosa en la célula, Monod y Jacob tuvieron primero que encontrar los genes que codificaban esas proteínas. Para hacer esto, emplearon la misma técnica utilizada en los estudios pioneros de replicación de DNA, transcripción y traducción repasados ya anteriormente en los primeros capítulos: aislaron y analizaron individuos mutantes. En este caso, su éxito fue encontrar células de *E. coli* que *no* eran capaces de metabolizar lactosa. Luego las células que no pueden usar lactosa deben carecer, o bien de β-galactosidasa, o bien de la proteína transportadora de lactosa.

El segundo paso del proceso consistió en encontrar células mutantes con respecto a un rasgo particular. El primer paso del investigador era generar un gran número de individuos con mutaciones en localizaciones al azar en sus genomas. Para producir células mutantes, Monod y otros investigadores expusieron a las poblaciones de *E. coli* a rayos X, a rayos ultravioletas y/o a sustancias químicas que dañaban el DNA e incrementaban así la tasa de mutaciones. El segundo paso fue analizar las mutaciones para encontrar individuos con defectos en el proceso o el camino bioquímico en cuestión (en este caso concreto, defectos en el metabolismo de la lactosa). Una técnica que permitió a los investigadores identificar individuos con algún tipo de mutación es el llamado **análisis genético.**

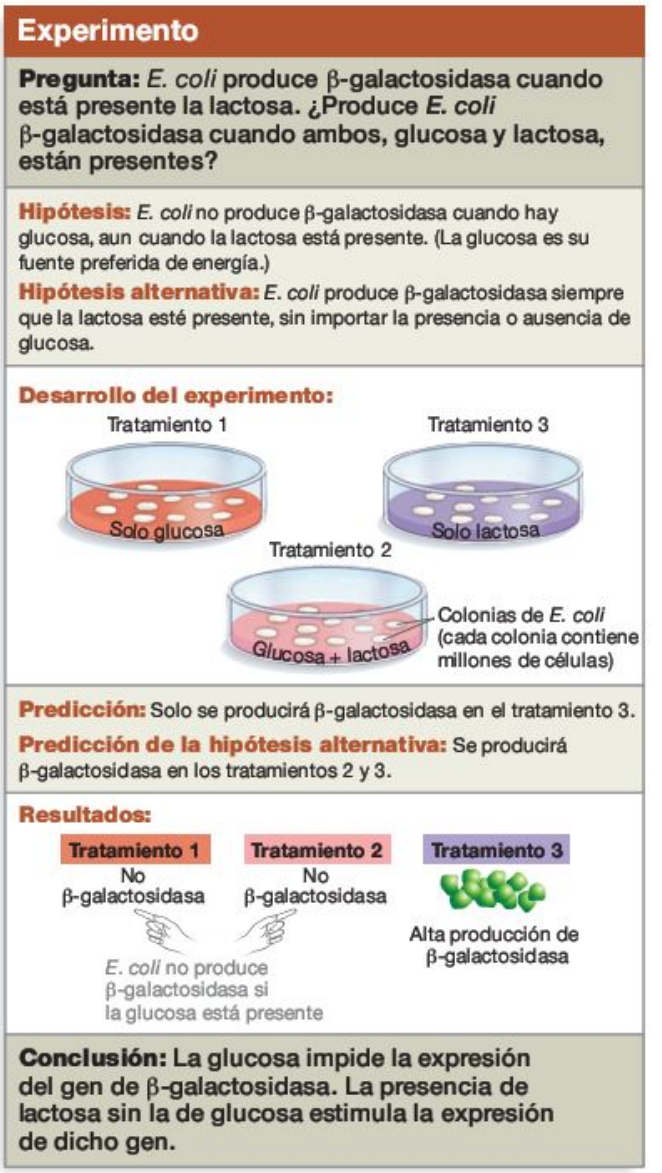


FIGURA 17.2 La glucosa afecta a la regulación del gen de *β*-galactosidasa.

Monod y sus colegas de investigación estuvieron buscando células que no podían crecer en un medio en el que solo hubiese lactosa como fuente de energía. Las células normales crecían bien en este ambiente. ¿Cómo podían los investigadores seleccionar células basándose en la *ausencia* de crecimiento?

¿Cómo se encontraron los genes?

Las técnicas clave para encontrar mutantes con defectos en el metabolismo de la lactosa fueron el empleo de la réplica en placas y el crecimiento en placas indicadoras. La **réplica de placas** comienza con la propagación de bacterias mutagénicas en una placa que contiene una gelatina de agar, la cual tiene solo glucosa (**Figura 17.3**). A esta placa se la conoce con el

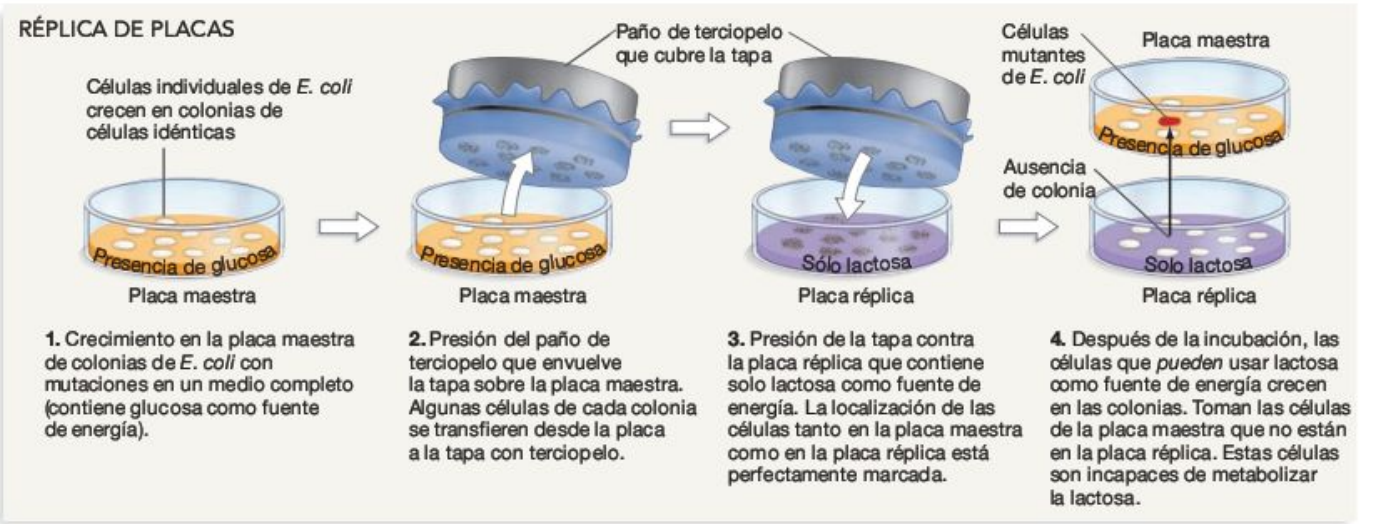


FIGURA 17.3 La réplica de placas es una técnica para identificar células con mutaciones. En este caso es utilizada para aislar células mutantes de *E. coli* con deficiencias en el metabolismo de la lactosa. Hay dos puntos importantes: (1) La localización de las colonias tanto en la placa maestra como en la placa réplica debe realizarse con mucha precisión; y (2) el medio de las dos placas debe diferir por un solo componente

PREGUNTA ¿Cómo alterarías este protocolo para aislar células mutantes con una deficiencia en las enzimas requerida para la síntesis del triptófano?

nombre de placa maestra. Es importante que las células mutantes que queremos identificar sean capaces de crecer en esta placa maestra. De este modo, si las bacterias son capaces de crecer, cada célula producirá una colonia. (Una colonia de bacterias consiste en un gran número de células idénticas que son descendientes de una misma célula). Después, se presiona sobre la placa maestra con un tapón cubierto con un paño de terciopelo esterilizado. Debido al contacto que se produce, se transfieren al terciopelo células de cada una de las colonias de la placa maestra. Después, se toma el paño de terciopelo y se presiona sobre otra placa que contiene un medio diferente al anterior, difiriendo de Este en un único componente. Por ejemplo, en la Figura 17.3, en el paso 3, el segundo medio solo tiene lactosa como fuente de carbono y energía. Las células transferidas desde el terciopelo hasta la superficie de la placa producen una copia exacta de las colonias producidas en la placa maestra, que se la conoce con el nombre de placa réplica. Una vez que las células han crecido, un investigador puede comparar las colonias que crecieron en el medio de la placa réplica con las que lo hicieron en la placa maestra. En este caso, las colonias que crecieron en la placa maestra pero que no se encuentran en la placa réplica representan a los mutantes con metabolismo de la lactosa deficiente. Los investigadores construyeron una colección de mutantes de lactosa tomando estas colonias de células de la placa maestra.

Asimismo, Monod utilizó una estrategia alternativa a ésta, basada en **placas indicadoras,** donde los mutantes con metabolismo deficiente se observan directamente. En este caso, Monod añadió un componente que actuaba directamente sobre la β-galactosidasa. El componente se comportaba como una molécula indicadora de la presencia de funcionamiento de β-galactosidasa, puesto que una de las moléculas producidas por la reacción era amarilla. De modo que las colonias que permanecían blancas eran incapaces de procesar la molécula indicadora, significando ello que tenían un defecto en la enzima de β-galactosidasa o en su producción.

Diferentes clases de mutaciones en el metabolismo de la lactosa

El mutante inicial analizado dio lugar a los tres tipos de mutantes que se recogen en la **Tabla 17.1.** En una primera clase, las células mutantes son incapaces de partir la molécula indicadora aunque la lactosa esté presente en el interior de las cé-

TABLA **17.1 Tipos de mutaciones en el metabolismo de la lactosa de *E. coli***

Fenotipo de la mutación	Interpretación	Genotipo inferido
Las células no pueden escindir la molécula indicadora aun cuando hay lactosa que funciona como inductora.	No β-galactosidasa; el gen para β-galactosidasa es defectuoso. Este gen recibe el nombre de *lacZ*.	*lacZ*$^-$
Las células no pueden acumular lactosa dentro de la célula.	No se requiere membrana proteica (galactósido permeasa) para importar lactosa; el gen para galactósido permeasa es defectuoso; recibe el nombre de *lacY*.	*lacY*$^-$
El indicador molecular está partido aun cuando la lactosa está ausente (no inductora).	Expresión constitutiva de *lacZ* y *lacY;* el gen para la proteína reguladora que detiene la actividad de *lacZ* y *lacY* es defectuoso (no necesita ser inducido por la lactosa). Recibe el nombre de *lacI*.	*lacI*$^-$

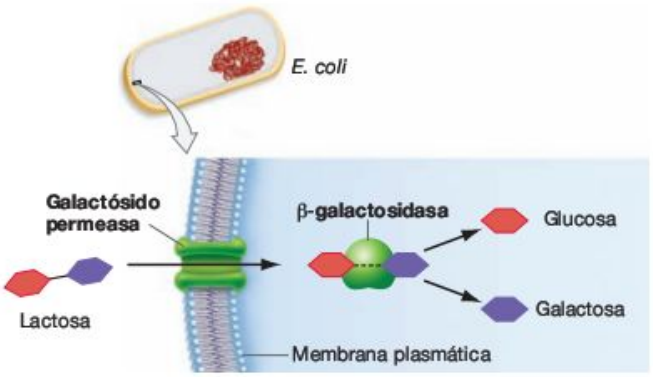


FIGURA 17.4 Dos proteínas son fundamentales para las células de *E. coli* en el empleo de la lactosa. En el empleo de la lactosa por parte de las células de *E.coli*, la proteína de membrana galactósido permeasa debe estar presente para permitir la entrada de azúcar en la célula. Por tanto, la enzima β-galactosidasa debe estar presente para romper la lactosa en las subunidades de glucosa y galactosa.

lulas para inducir la producción de la proteína β-galactosidasa. Los investigadores concluyeron que estas mutaciones deben carecer de la versión funcional de la proteína β-galactosidasa (significando esto que el gen que codifica la β-galactosidasa es defectuoso). A este gen se le conoce como *lacZ*, y a la mutación alelo como *lacZ*⁻.

En la segunda clase de mutantes, las células fallaron a la hora de acumular lactosa en su interior. En células normales, la concentración de lactosa es alrededor de 100 veces la que hay en el medio que las rodea, pero en las células mutantes esta concentración era más baja. Jacob y Monod supusieron que las células mutantes tenían copias anómalas de las proteínas de membrana, que eran las responsables de transportar la lactosa al interior de la célula, y fue identificada y denominada galactosidasa permeasa; el gen que la codifica fue llamado *lacY*. En la **Figura 17.4** se resumen las funciones de la β-galactosidasa y la galactosidasa permeasa.

La tercera y más sorprendente clase de células mutantes no regulaba de forma normal la expresión de β-galactosidasa y galactosidasa permeasa. Por ejemplo, cuando estas células mutantes crecían solo con lactosa y se les añadía la molécula indicadora, se volvían de color amarillo al igual que lo hacen las células normales. Pero si se las ponía a crecer en un medio donde había glucosa y no lactosa, también cambiaban a color amarillo después de añadirles la molécula indicadora. En contraposición, las células normales se mantenían de color blanco cuando crecían con glucosa y se les añadía la molécula indicadora. Las células normales no producen β-galactosidasa cuando está presente la glucosa.

Las células que son anormales porque producen productos continuamente se denominan mutantes **constitutivas.** A diferencia de las normales, sus productos son siempre parte de la constitución de la célula. El gen que mutó para producir constitutivamente β-galactosidasa fue llamado *lacI*. El uso de «I» fue apropiado porque estos mutantes no necesitaban un inductor para expresar β-galactosidasa o galactosidasa permeasa. Es importante incidir en el hecho de que en células normales la expresión de estos genes es inducida por la presencia de lactosa. Pero en células con una forma mutante de *lacI* (mutante *lacI*⁻), la expresión génica ocurre con o sin lactosa. Esto significa que las mutaciones *lacI*⁻ tienen un defecto en la regulación génica y el gen está «activo» cuando no debería estarlo.

Al basarse en estas observaciones, es lógico inferir que los productos normales del gen *lacI* impiden la transcripción de *lacZ* y *lacI* cuando la lactosa está ausente. Debido a que la lactosa actúa como un inductor para la producción de β-galactosidasa, es razonable esperar que el gen *lacI* o el producto génico interactúe con la lactosa de alguna manera. (Trabajos posteriores mostraron que el inductor es realmente un derivado de la lactosa, denominado *alolactosa*. Por motivos de precisión histórica y simplicidad, la discusión refiere a la lactosa como inductora de sí misma.)

Varios genes están implicados en el metabolismo de la lactosa

Jacob y Monod habían identificado con éxito tres genes implicados en el metabolismo de la lactosa: *lacZ*, *lacY* y *lacI*. Habían llegado a la conclusión de que *lacZ e laY* codificaban proteínas implicadas en el metabolismo de la lactosa, mientras que *lacI* era responsable de algunas funciones reguladoras. Cuando la lactosa está ausente, el gen *lacI* u otros productos génicos detienen la expresión de *lacZ* y *lacY*. Pero cuando la lactosa está presente, ocurre lo contrario (se induce la transcripción de *lacZ* y *lacY*). Si entiendes qué genes están implicados en el metabolismo de la lactosa, entonces deberías ser capaz de describir la función específica que tienen *lacZ* y *lacY*. Además, deberías ser capaz de describir el efecto del producto del gen *lacI* cuando la lactosa está presente *versus* ausente, así como explicar por qué son lógicos estos efectos.

Cuando Jacob y Monod continuaron con estos experimentos mapeando la localización física de estos tres genes en el cromosoma circular de *E. coli*, encontraron que estos tres genes estaban muy cerca (**Figura 17.5**). Esto supuso un resul-

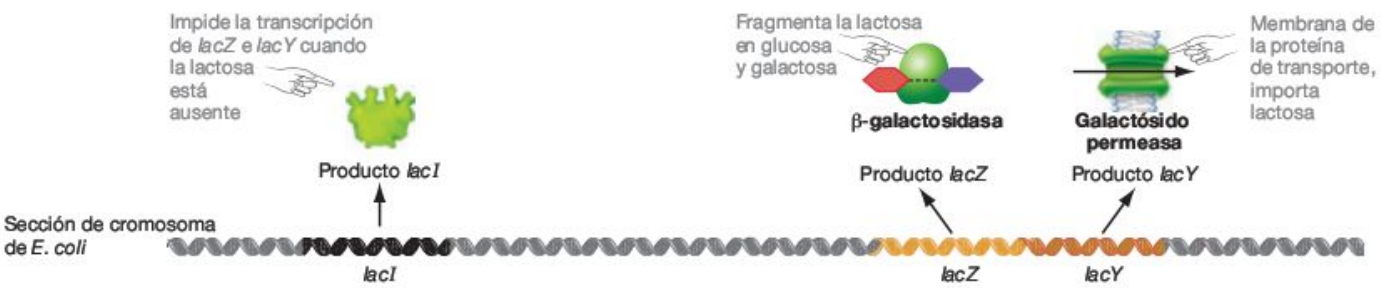


FIGURA 17.5 Los genes *lac* están muy cerca físicamente.

tado crucial, ya que ello sugería que ambos, *lacZ* y *lacY*, podían ser controlados por *lacI*. ¿Podría un gen regulador «trabajar» más que un gen codificante de proteínas? Si esto fuera así, ¿cómo trabaja realmente *lacI*?, y ¿por qué la lactosa y la glucosa tienen efectos opuestos?

17.3 Mecanismos del control negativo: descubrimiento del represor

En principio, hay dos modos de regular la transcripción : vía control negativo o vía control positivo. El control negativo ocurre cuando una proteína reguladora se une al DNA y detiene la transcripción (**Figura 17.6a**); el control positivo, también llamado **inducción,** ocurre cuando una proteína reguladora se une al DNA y desencadena la transcripción (**Figura 17.6b**). Así, por ejemplo, cuando un coche está aparcado y parado, el control negativo ocurriría cuando el freno de mano está echado; y el control positivo cuando se pisa el acelerador. Se descubrió que los genes *lacZ* y *lacY* en *E. coli* son controlados tanto por el freno de mano como por el acelerador. Estos genes están regulados tanto por el control negativo como por el control positivo.

La hipótesis de que *lacZ* y *lacY* pueden estar bajo el control negativo se debe a Leo Szilard, de finales de 1950. Szilard sugirió a Monod que el gen *lacI* codificaba un producto que reprimía la transcripción de los genes *lacZ* y *lacY*. Recuerda

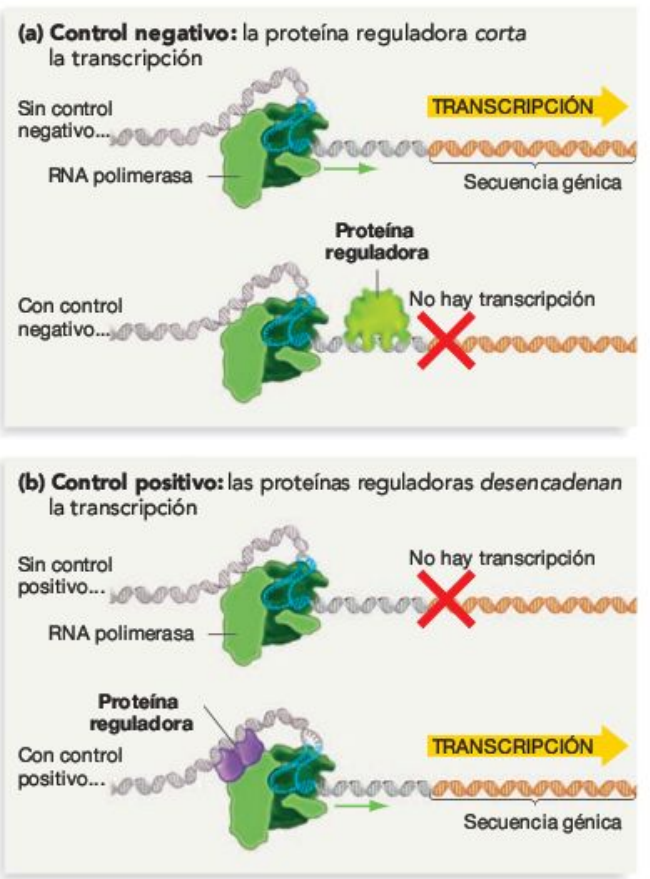


FIGURA 17.6 Los genes son regulados por medio del control negativo, o por control positivo, o ambos.

de la Sección 17.2 que en la mutación $lacI^-$, la producción de β-galactosidasa y galactosidasa permeasa era constitutiva, aun cuando la lactosa no estaba disponible. Szilard propuso que la regulación fallaba porque la proteína $lacI^+$ (la cual normalmente evita la síntesis de la enzima) estaba inactiva. Dicho de otra manera, el gen *lacI* produce un inhibidor que ejerce control negativo sobre los genes *lacZ* y *lacY*. Este inhibidor de la transcripción fue llamado **represor** y se pensó que se unía directamente al DNA o al promotor de los genes *lacZ* y *lacY* (**Figura 17.7a**).

Para explicar cómo desencadenaba la presencia de lactosa la transcripción en células normales, Szilard y Monod propusieron que la lactosa intervenía con el represor haciendo que éste se liberase de su sitio de unión (**Figura 17.7b**). La idea fue que la lactosa inducía la transcripción al eliminar el control negativo. El represor sería el freno de mano; y la lactosa liberaría el freno de mano. Como muestra la **Figura 17.7c**, fue lógico observar que la transcripción constitutiva ocurre en las mutaciones de $lacI^-$ porque el represor funcional está ausente (el freno de mano del coche está averiado).

Para comprobar la hipótesis, Jacob y Monod y colaboradores crearon células de *E. coli* que tenían copias funcionales de los genes para la β-galactosidasa y la galactosidasa permeasa, pero carecían del gen funcional para el represor. Como se esperaba, estas células no dejaron de producir β-galactosidasa. Pero cuando estas células recibieron una copia funcional del gen del represor, entonces la producción de β-galactosidasa se redujo y después cesó. Este resultado apoya la hipótesis de que el represor codifica una proteína que detiene la transcripción (de hecho, es el «freno de mano» de la transcripción). Pero si un inductor, como es la lactosa, se añadiera a las células experimentales, la actividad de la β-galactosidasa continuaría. Este resultado apoya la hipótesis de que la lactosa elimina al represor (ésta libera el freno de mano). El gen *lacI* codifica una proteína represora que ejerce control negativo sobre *lacZ* y *lacY*. La lactosa actúa como un inductor eliminando al represor y terminando con el control negativo.

El operón *lac*

Jacob y Monod resumieron los resultados de sus experimentos con un exhaustivo modelo del control negativo que se publicó en 1961. En esencia, sus datos experimentales confirmaron la hipótesis ilustrada en la Figura 17.7. Una de sus principales conclusiones fue que los genes para la β-galactosidasa y la galactosidasa permeasa son controlados a la vez. Para referirse a esta conclusión, acuñaron el término **operón** para el conjunto de genes de bacterias reguladas en coordinación que son transcritas juntas en un mRNA. Lógicamente, al grupo de genes implicados en el metabolismo de la lactosa se le denominó «operón *lac*». Más tarde, se encontró un gen llamado *lacA* que aparecía fuertemente ligado a *lacY e lacZ* y parte del mismo operón. El gen *lacA* codifica la enzima transacetilasa. La función de la enzima es protectora. Cataliza las reacciones que permiten que ciertos tipos de azúcares puedan ser exportados desde la célula cuando éstos son muy abundantes.

Tres son las hipótesis centrales del modelo de regulación del operón *lac* de Jacob-Monod:

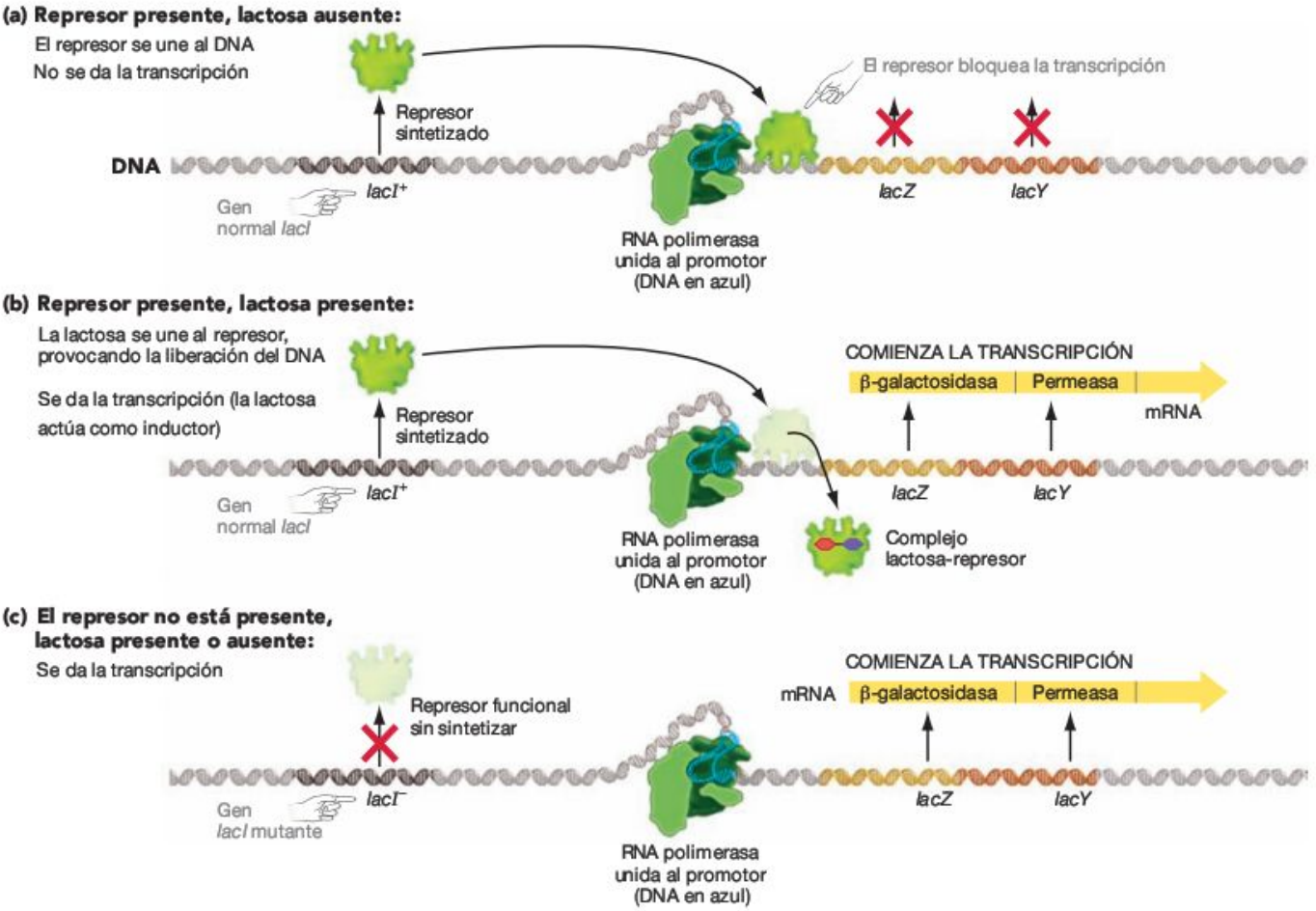


FIGURA 17.7 La hipótesis del control negativo. La hipótesis del control negativo mantiene que **(a)** la transcripción de los genes implicados en el uso de la lactosa normalmente está bloqueada por una molécula represora que se une al DNA o cerca de los promotores de *lacZ* y *lacY;* **(b)** la lactosa induce la transcripción de *lacZ* y *lacY* a través de la interacción con el represor, y **(c)** cuando un represor funcional está ausente, entonces tiene lugar la transcripción.

1. Los genes *lacZ*, *lacY* y *lacA* son adyacentes y se transcriben en un mRNA iniciado desde un promotor individual del operón *lac*. Como resultado, la expresión de los tres genes está coordinada.
2. El represor es una proteína codificada por *lacI* que se une al DNA y evita la transcripción de *lacZ*, *lacY* y *lacA*. Jacob y Monod propusieron que *lacI* se expresa constitutivamente y que el represor se une a una sección de DNA en el operón *lac* llamada **operador.**
3. El inductor (la lactosa) interacciona directamente con el represor uniéndose a él. Como resultado, el represor cambia de forma de manera que provoca su separación de la hebra de DNA. Recuerda del Capítulo 3 que esta forma de control sobre la función de la proteína se conoce como **regulación alostérica**. Cuando ocurre la regulación alostérica, una pequeña molécula se une directamente a la proteína provocando su cambio de forma y actividad. Cuando el inductor se une al represor, el control negativo termina y puede llevarse a cabo la transcripción (**Figura 17.8**).

Después de la publicación de su modelo de control negativo, Jacob y Monod confirmaron la existencia del operador al encontrar mutantes de *E. coli* que tenían formas normales del represor pero que todavía expresaban *lacZ* constitutivamente. En estas nuevas células mutantes, la proteína represora era incapaz de funcionar porque la secuencia nucleótida del operador estaba alterada. En 1967 Walter Gilbert y Benno

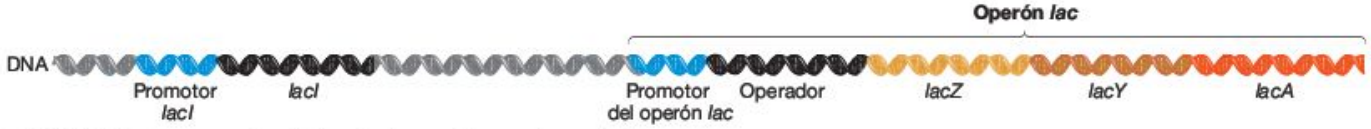


FIGURA 17.8 Componentes del control negativo en el operón *lac*.

EJERCICIO Utilizando trocitos de caramelo o de papel de colores, añade la RNA polimerasa a la figura. Después añade la proteína represora y finalmente la lactosa. En cada paso, explica lo que ocurre después de que se haya añadido la molécula.

Müller-Hill fueron capaces de etiquetar las copias de la proteína represora con un átomo radiactivo. Sus experimentos mostraron que el represor se unía físicamente a secuencias de DNA del operador. Este resultado confirmó que el operador no es una proteína o un producto de RNA, sino que es una parte de la secuencia de DNA del operón *lac*. El **Cuadro 17.1** explica cómo determinaron los investigadores la secuencia exacta de DNA del operador.

¿Por qué ha sido tan importante el modelo del operón *lac*?

La regulación del operón *lac* proporcionó una inmensidad de modelos importantes en Genética. Siguiendo los trabajos realizados, se observa que numerosos genes de bacterias y operones están bajo el control negativo a través de proteínas represoras. Mucho más importante es que el modelo del operón *lac* introdujo la idea de que la expresión génica está regulada por contacto físico entre regiones específicas de las proteínas reguladoras y sitios reguladores específicos localizados en el DNA. La publicación del modelo del operón *lac* fue un importantísimo hito en la historia de la Biología. Su impacto en el conocimiento de la regulación génica es difícil de estimar.

Además de confirmar la existencia del control negativo, de las proteínas reguladoras y los sitios reguladores en el DNA, trabajar en el estudio del operón *lac* ofreció un importante ejemplo del control postraduccional en la expresión génica. La clave fue que la proteína represora está siempre presente, ya que esta es transcrita y traducida constitutivamente a bajos niveles. Así, cuando se requiere un cambio rápido en la actividad del operón *lac*, no ocurre mediante un cambio en la transcripción o la traducción del represor, sino que lo que se altera es la actividad de las proteínas represoras existentes. En la mayoría de los casos, la actividad de las proteínas reguladoras clave es controlada por las modificaciones postraduccionales.

Un nuevo giro en el control negativo: comparación entre los operones *trp* y *lac*

El éxito del modelo del operón *lac* inspiró el trabajo para conocer cómo se regulan otras variedades de genes y operones en *E. coli*. El trabajo en el operón *trp* (pronunciado «trip») terminó por ser particularmente informativo, puesto que permitió extrapolar y profundizar en el concepto del control negativo.

Tanto el operón *trp* como el operón *lac* producen un **mRNA policistrónico,** es decir, un mensaje que contiene más información que una proteína codificadora de un segmento. En la mayoría de los casos, los mRNA policistrónicos codifican productos con una finalidad común. Los productos *lacZ* y *lacY* son necesarios para el metabolismo de la lactosa, y los cinco genes que contiene el operón *trp* de *E. coli* codifican las enzimas que se requieren para los diferentes pasos en la síntesis del aminoácido triptófano. Los biólogos interpretaron la estructura policistrónica de diferentes genes de bacterias como una adaptación que incrementaba la eficiencia en la expresión génica. Por medio de la unión a un promotor, las proteínas reguladoras podían controlar la expresión de varios genes necesarios para un mismo proceso. Los mRNA policistrónicos son comunes en bacterias, pero raros o inexistentes en la mayoría de los eucariotas.

Como ocurre con el operón *lac*, el operón *trp* actúa bajo control negativo. No obstante, en vez de codificar enzimas para realizar el catabolismo, es decir, que descomponen los compuestos (véase el Capítulo 9), el operón *trp* codifica enzimas para realizar el anabolismo, es decir, estas enzimas sintetizan un producto. En este caso, la selección natural debería favorecer a las células en las que la expresión génica comienza cuando una molécula está ausente y la célula la necesita, y donde la transcripción es reducida cuando una molécula está presente, que es lo contrario de lo que sucede en el operón *lac*. ¿Cómo actúa el control negativo en un caso como este?

Trabajos recientes acerca del operón *trp* establecieron que tiene una secuencia operadora que superpone al promotor y a una proteína represora que se une al operador para impedir la transcripción, como ocurre en el operón *lac*. Los experimentos también mostraron que el triptófano y la lactosa se unen al represor para regular la transcripción. Pero como se muestra en la **Figura 17.9a,** el represor *trp* se une al operador del DNA y ejerce el control negativo solo cuando éste forma un complejo con el triptófano. Cuando el triptófano está ausente, el represor no se une al operador, y el operón se expresa constitutivamente (**Figura 17.9b**). Esto es exactamente lo contrario de lo que le ocurre al represor *lac* en presencia de lactosa (**Figura 17.10**). Y esto tiene perfecto sentido para el operón *trp:* las células bacterianas serán más eficientes y tendrán más actividad si el operón se transcribe cuando los niveles de triptófano son bajos, pero pararán cuando el triptófano es abundante.

Después de considerar cómo son regulados los operones *lac* y *trp* en *E. coli*, debemos considerar con más respeto a las formas simples de vida. Las bacterias son pequeñas e unicelulares, pero realizan funciones muy complejas, controladas a niveles muy estrictos. Esto lleva a pensar que hasta las células más pequeñas son auténticas máquinas de precisión.

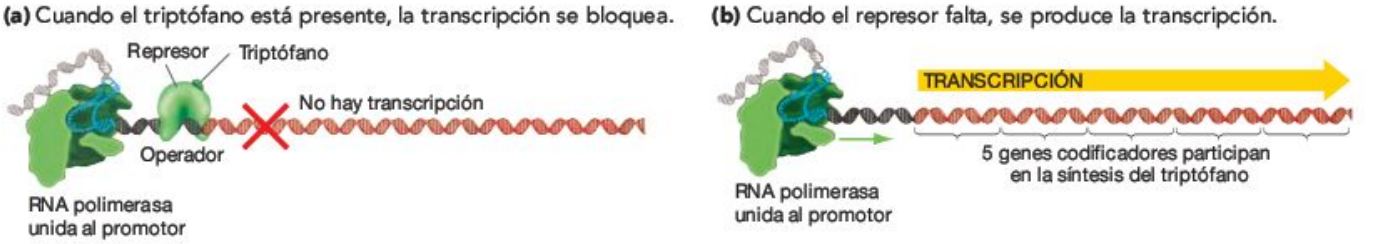


FIGURA 17.9 El operón *trp* se halla bajo el control negativo. **(a)** Cuando el triptófano está presente se une a la proteína represora. El complejo compuesto por triptófano y represor se une al operador y detiene la transcripción, lo cual frena la síntesis de triptófano. **(b)** El operón *trp* contiene cinco genes codificadores.

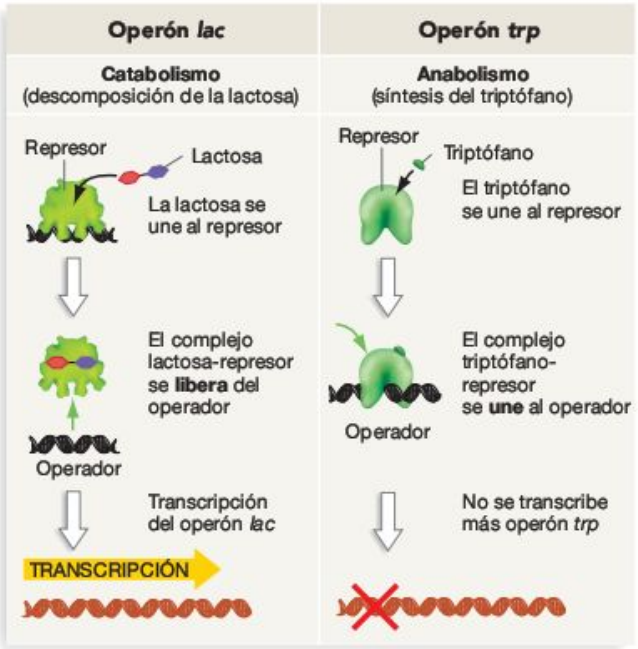


FIGURA 17.10 Comparación y contraste del control negativo de los operones *lac* y *trp*. A diferencia de lo que ocurre en el operón *lac*, el control negativo del *trp* se da cuando el triptófano está ausente.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El control negativo se da cuando algo tiene que ser retirado para que ocurra la transcripción.
- El represor del operón *lac* ejerce control negativo sobre tres proteínas codificadoras de genes por medio de su unión al sitio del operador en el DNA, cerca del promotor.
- Para que ocurra la transcripción en el operón *lac*, una molécula inductora (derivada de la lactosa) se debe unir al represor, provocando su liberación del operador.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar si es lógico observar que una molécula derivada de la lactosa induzca la transcripción del operón *lac*.
2) Dibujar un esquema del operón *lac*, mostrando las posiciones relativas del operador, el promotor y las tres proteínas codificadoras de genes.
3) Mostrar lo que ocurre en el operón en presencia de lactosa y en ausencia de la misma.

CUADRO 17.1 La huella del DNA

La **huella del DNA** se utiliza para caracterizar secuencias de DNA que están unidas por proteínas reguladoras (**Figura 17.11**). Los investigadores comienzan a realizar estudios de huellas del DNA obteniendo regiones de interés en el DNA (por ejemplo, el operón *lac* de *E. coli*). Después permiten que se unan copias de la proteína reguladora a la secuencia de DNA analizada, y añaden una nucleasa (enzima que rompe el DNA en localizaciones al azar) para cortar el DNA. Los segmentos de DNA que están unidos por la proteína reguladora están protegidos de la enzima y no son cortados. Los segmentos de DNA que no están unidos a la proteína reguladora no están protegidos, lo que significa que pueden ser cortados.

Por medio del análisis de los segmentos de DNA protegidos que no pueden ser cortados, los investigadores pueden determinar la secuencia exacta de nucleótidos del sitio regulador.

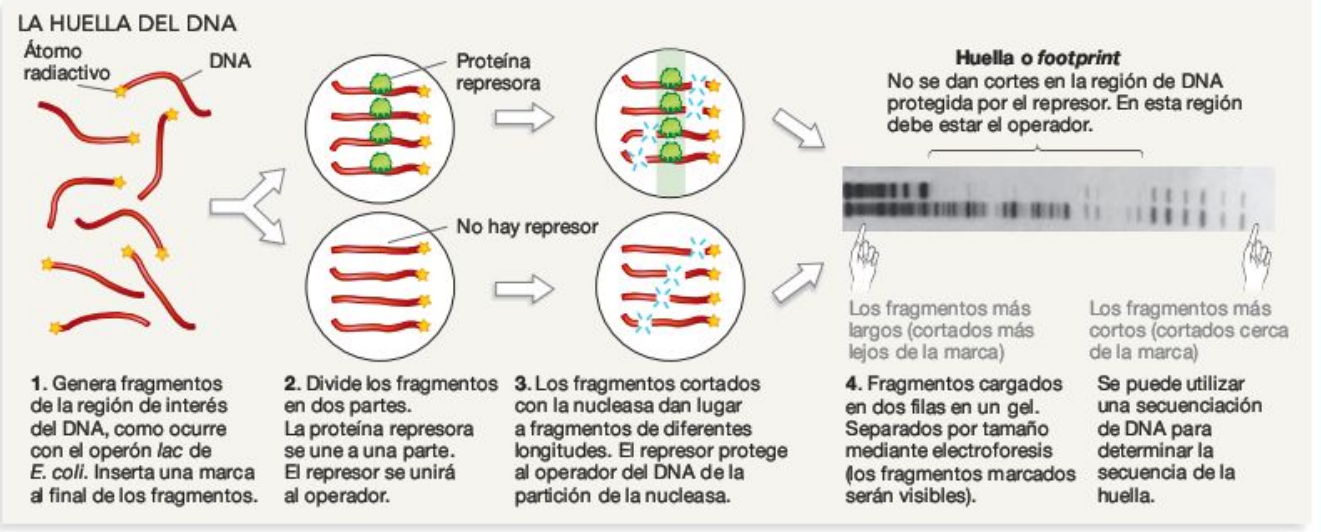


FIGURA 17.11 La huella del DNA permite a los investigadores identificar los sitios en los que se unen las proteínas.

17.4 Mecanismos de control positivo: la represión catabólica

El modelo del control negativo en el operón *lac*, resumido en la Figura 17.7, es muy preciso a la hora de explicar los resultados experimentales. Pero no es completo. Después de estudiar el modelo, te podrías preguntar lo siguiente: ¿pero dónde se guarda la glucosa?

La transcripción del operón *lac* se reduce drásticamente cuando la glucosa está presente en el medio, aun cuando la lactosa está disponible para inducir la expresión de β-galactosidasa. Sabiendo que la glucosa es la fuente preferida de *E. coli* como fuente de carbono, esta observación tiene lógica. La glucosa se produce cuando la β-galactosidasa descompone a la lactosa. Cuando la glucosa está presente ya no es necesario para la célula descomponer la lactosa y producir todavía más glucosa.

Los biólogos llaman a este proceso **represión catabólica,** término apropiado puesto que la hidrólisis de lactosa en sus subunidades de glucosa y galactosa es un ejemplo de catabolismo (**Figura 17.12a**). Comúnmente, los operones que codifican enzimas catabólicas son inhibidos cuando abundan los productos resultado de la reacción (catabolitos). La represión catabólica es una forma de inhibición del producto final. En el caso del operón *lac*, la glucosa es el catabolito. Cuando la glucosa es abundante en la célula, disminuye la transcripción del operón *lac* por medio de la represión catabólica (**Figura 17.12b**).

¿Cómo evita la glucosa la expresión del operón *lac*? Comenzó a vislumbrarse una respuesta cuando los investigadores descubrieron un segundo elemento de mayor control en el operón *lac* (ejemplo de control positivo). Esta regulación consiste en una secuencia de DNA conocida como **sitio de unión CAP**, el cual está localizado justo por encima del promotor *lac* y de una proteína reguladora llamada **proteína activadora de catabolitos (CAP),** la cual se une a esta secuencia de DNA.

La proteína CAP se une al sitio de unión CAP y desencadena la transcripción del operón *lac*. Para entenderlo, hay que observar que no todos los promotores se crean del mismo modo. Hay promotores fuertes que permiten el inicio de una transcripción eficiente por medio de una RNA polimerasa, y otros menos robustos realizan el comienzo de la transcripción de un modo menos eficiente. El promotor *lac* es débil. Pero cuando la proteína reguladora CAP está unida al sitio del CAP justo por encima del promotor *lac*, la proteína interacciona con RNA polimerasa de modo que permite comenzar la transcripción de modo más frecuente. El CAP se une de forma muy resistente al promotor *lac*. En este caso, el CAP ejerce un control positivo sobre el operón *lac* y si está activo, la transcripción aumenta. Si el inductor quita el freno de mano, el CAP puede acelerar.

Además, los investigadores descubrieron que el CAP, como la proteína represora, está regulado alostéricamente. El CAP cambia de forma cuando la molécula reguladora **AMP cíclica (cAMP)** se une a él. Solo entonces, el CAP puede unirse al DNA (**Figura 17.13a**). El mismo tipo de regulación alostérica ocurre con el represor y la lactosa cuando está bajo el control negativo, excepto cuando el represor se una al DNA solo en *ausencia* del inductor. Durante el control positivo, el complejo formado por CAP-cAMP se une al sitio de unión CAP. Mientras el represor no esté unido al operador, el complejo incrementa su eficiencia en la transcripción. Si el cAMP no se une al CAP, entonces el CAP tiene una conformación que no le permite unirse al sitio CAP (**Figura 17.13b**). La cAMP sería la luz verde que le dice al CAP que pise el acelerador.

¿Cómo influye la glucosa en la formación del complejo CAP-cAMP?

¿Dónde encajaría la tan nombrada molécula de glucosa en el esquema? El papel de la glucosa en el control positivo del operón *lac* es indirecto. Es decir, está mediado por la influencia que la glucosa tiene sobre la concentración de cAMP. Los niveles de glucosa fuera de la célula y los niveles de cAMP dentro de la célula son inversamente proporcionales. Cuando las concentraciones extracelulares de glucosa son altas, las concentraciones de cAMP intracelulares son bajas; cuando son bajas, entonces las concentraciones intracelulares de cAMP son altas.

Esta relación es guiada por la enzima **adenilil ciclasa,** que produce cAMP a partir de ATP (**Figura 17.14a**). Su actividad es inhibida por la glucosa extracelular. Para ver las conse-

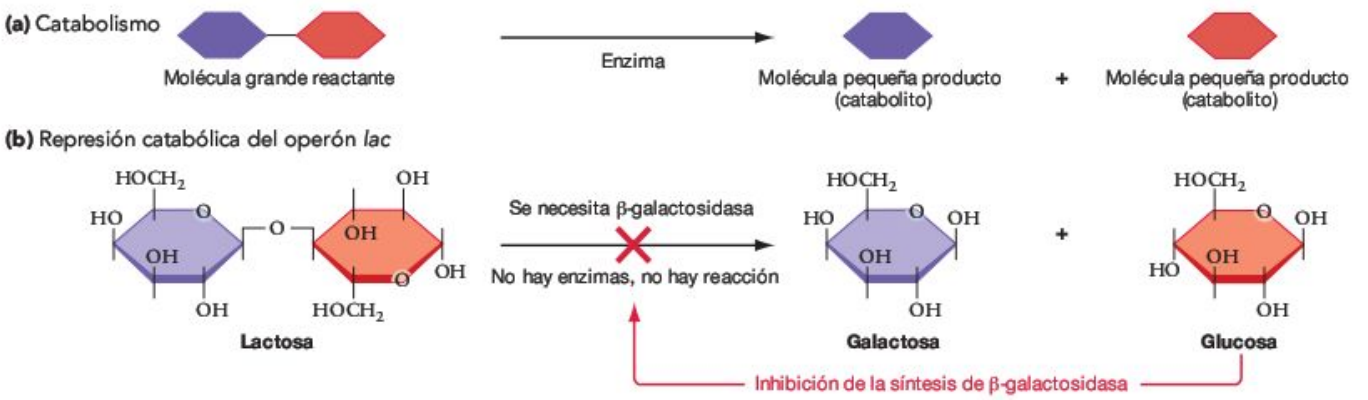


FIGURA 17.12 La represión catabólica es un mecanismo de regulación génica. (a) Ejemplo generalizado de catabolismo. **(b)** La represión catabólica ocurre cuando una de las pequeñas moléculas producto reprime la producción de la enzima responsable de la reacción. En el caso del metabolismo de la lactosa, la producción de β-galactosidasa se inhibe cuando está presente la glucosa.

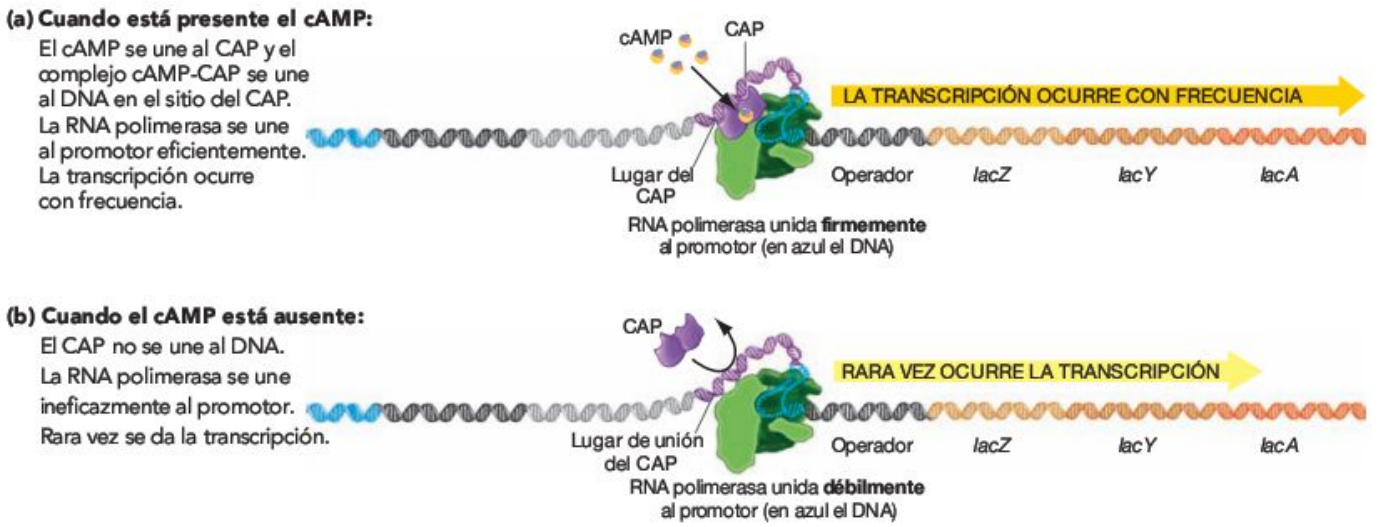


FIGURA 17.13 Control positivo sobre el operón *lac*. **(a)** Cuando los niveles de glucosa en las células de *E.coli* son bajos, se produce cAMP. El cAMP interacciona con el CAP, de modo que se incrementa la transcripción del operón *lac*. **(b)** Cuando la glucosa es abundante, es raro encontrar cAMP en la célula y, por tanto, no se produce control positivo.

cuencias, imagínate una situación en la que la glucosa es abundante fuera de la célula (**Figura 17.14b**) en cuyo caso la actividad de adenilil ciclasa y los niveles de cAMP dentro de la célula son bajos. EL CAP no forma parte del complejo CAP-cAMP, luego no tiene la conformación que le permite unirse al sitio CAP y estimular así al operón *lac* en la transcripción. De forma inversa, cuando la concentración extracelular de glucosa es baja, hay un incremento del nivel intracelular de cAMP y el complejo formado por CAP-cAMP se une al sitio CAP, permitiendo a la RNA polimerasa iniciar la transcripción eficientemente. Mientras el represor no esté unido al operador, la transcripción del operador *lac* se inicia con más frecuencia y la lactosa puede ser utilizada como fuente de energía.

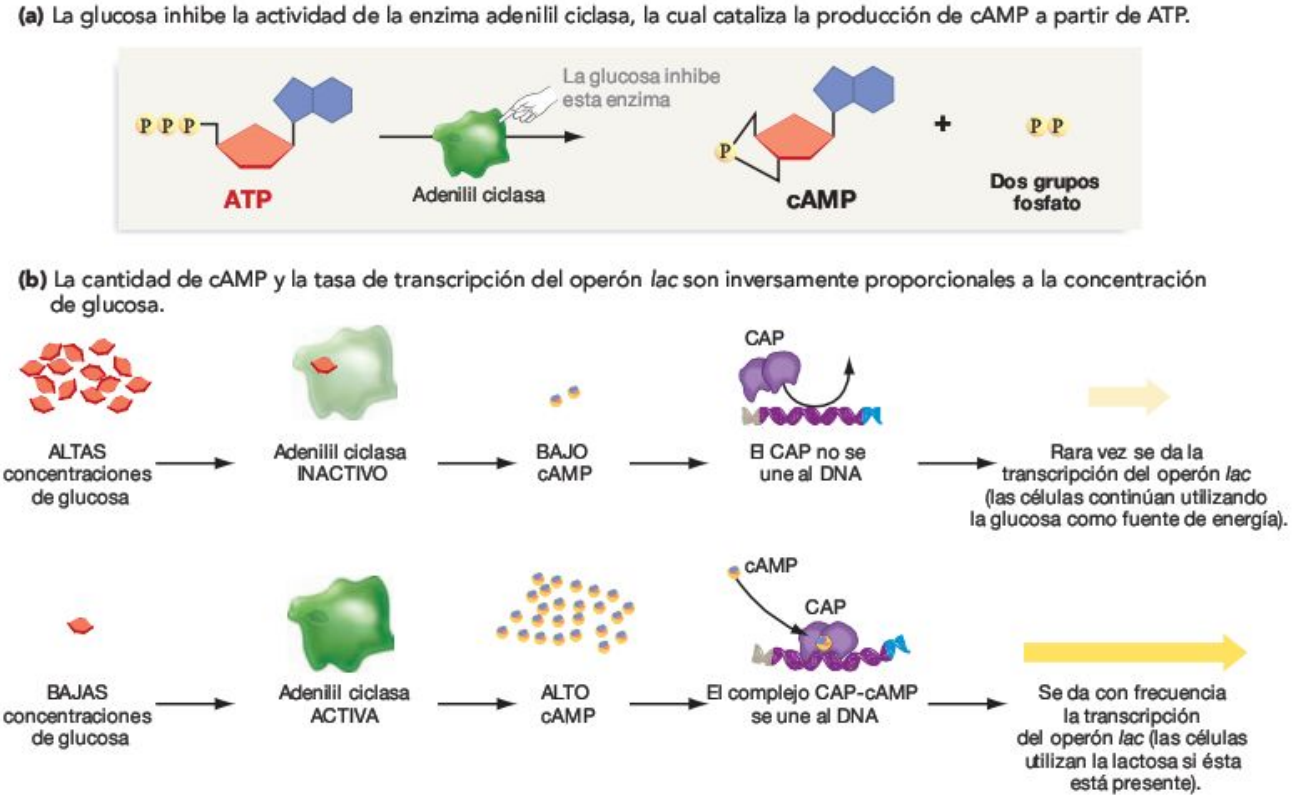


FIGURA 17.14 La AMP cíclica (cAMP) se sintetiza cuando los niveles de glucosa son bajos.

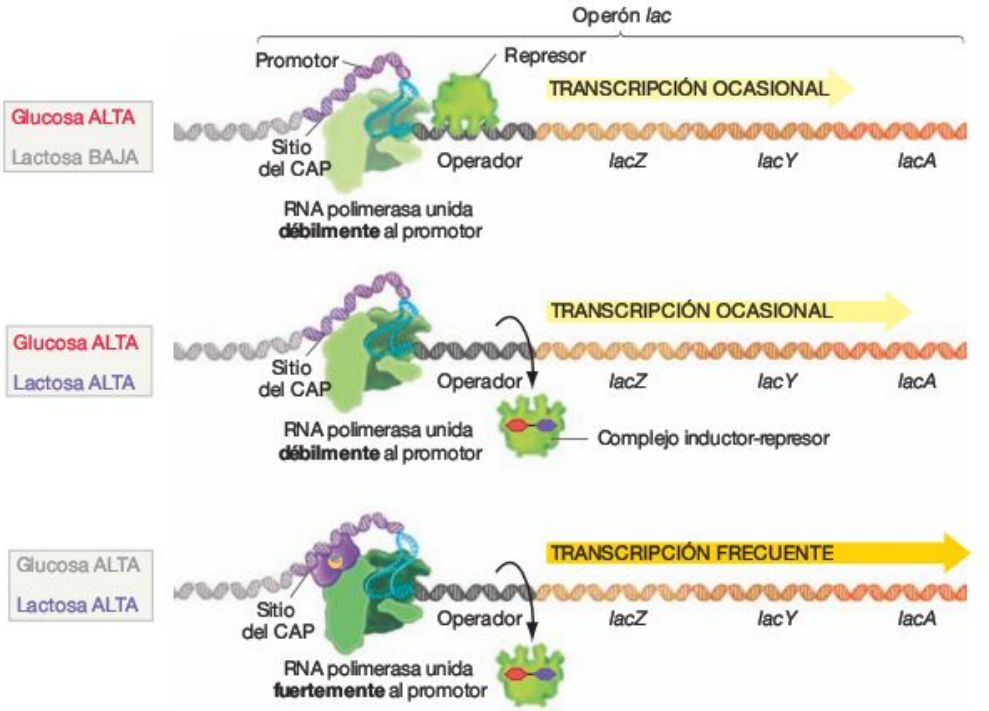


FIGURA 17.15 Visión general del empleo de la lactosa.

El sistema CAP-cAMP influye sobre muchos genes cuando va unido al operón *lac*. Los sitios CAP se encuentran adyacentes a los promotores a través de varios operadores requeridos para el metabolismo de azúcares diferentes a la glucosa. Cuando los niveles de glucosa caen y las concentraciones de cAMP aumentan, el efecto sobre la regulación génica es similar al sonido de un timbre. En respuesta a este timbre, los genes que codifican las enzimas requeridas para el uso de lactosa, maltosa, glicerol y otras fuentes de alimentación se pueden activar, pero solo si el componente de un operón particular que actúa está disponible para la célula. Por el contrario, los niveles de cAMP son bajos cuando los abastecimientos de glucosa son los adecuados. En este caso, los genes para estas enzimas se expresan solo a niveles bajos, aunque esté presente el metabolito apropiado.

La **Figura 17.15** resume cómo se combinan el control positivo y el negativo para regular al operón *lac*. En la **Figura 17.16** se puede observar un resumen similar pero en forma de diagrama de flujo. El mensaje de estas figuras es que las interacciones entre elementos reguladores provocan un control muy preciso sobre la expresión génica. Puesto que los elementos del control positivo y negativo están superpuestos, *E. coli* activa todos sus genes para el metabolismo de la lactosa solo cuando la lactosa está disponible y cuando la glucosa escasea o está ausente. El control sobre la expresión génica incrementa la habilidad de estas células para competir, crecer y reproducirse.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The *lac* Operon

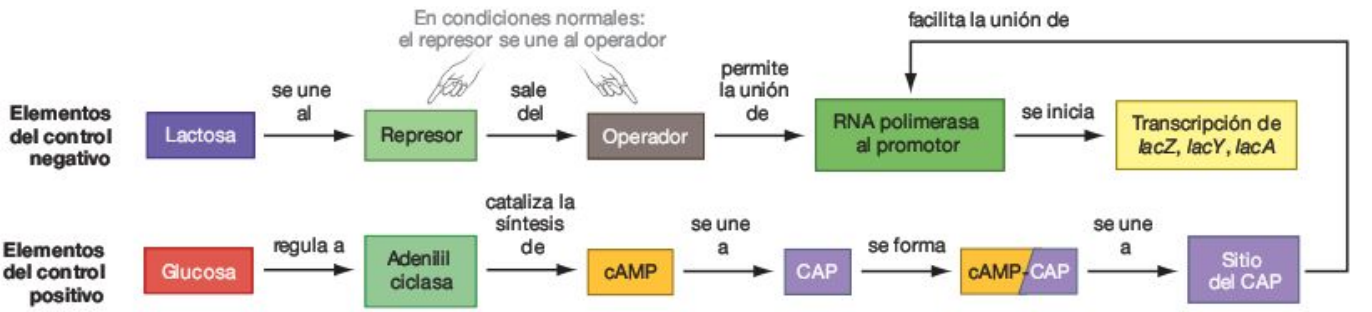


FIGURA 17.16 Control positivo y negativo en las interacciones del operón *lac*: diagrama de flujo.

EJERCICIO Realiza el diagrama de flujo anterior como un mapa conceptual **(BioHabilidades 6)**, añade las notas necesarias para indicar qué ocurre cuando la concentración de glucosa y lactosa contiene: (1) nivel alto de glucosa/nivel bajo de lactosa, (2) nivel de glucosa bajo/nivel de lactosa alto, (3) niveles de lactosa y glucosa altos, y (4) niveles de glucosa y lactosa bajos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El control positivo ocurre cuando algo se añade para que la transcripción ocurra.
- El CAP ejerce control positivo sobre el operón *lac* por medio de la unión al sitio CAP y además incrementa la tasa de transcripción.
- El CAP solo se une cuando se produce el complejo de unión con cAMP, una molécula que envía señales indicando que los niveles de glucosa son bajos.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un diagrama de cómo es el operón cuando los niveles de cAMP son bajos y cuando los niveles de cAMP son altos.
2) Explicar cómo trabajan conjuntamente el control positivo y el negativo a la vez para controlar el operón *lac* en presencia o ausencia de glucosa y lactosa.

17.5 El operador y el represor: una introducción a la unión de proteínas al DNA

La visión global que los biólogos obtuvieron del estudio del operón *lac* demostró su relevancia en otros genes y especies. Por ejemplo, la transcripción de genes de bacterias y eucariotas puede ser constitutiva o controlada. Cuando ocurre la regulación, es negativa, positiva o basada en una combinación de factores negativos o positivos. El control negativo se basa en proteínas represoras, como el producto *lacI*, mientras el control positivo depende de la transcripción de proteínas activadoras, como es el CAP. Tanto en bacterias como en eucariotas, como ocurre en el operón *lac*, es habitual para los genes ser regulados por una combinación de varios sistemas de control. La represión catabólica es muy común.

En la actualidad, los biólogos interesados en la regulación génica están tratando de entender cómo la unión de DNA-proteínas, como ocurre con el CAP y el represor, puede controlar la transcripción. ¿Cómo interaccionan estas proteínas con el DNA? Desean saber cómo pequeñas moléculas reguladoras como el cAMP y la lactosa inducen cambios en la conformación de la gran unión de DNA-proteínas. Una vez más, los investigadores utilizan el operón *lac* como sistema modelo que muestra una visión aplicable a todas las células.

Antes de ofrecer una visión detallada del represor y el operador, demos un paso atrás y pensemos en lo que se requiere en la unión de DNA-proteínas para controlar la transcripción. Primero, la proteína debe unirse a una secuencia específica de DNA asociada a un gen específico u operón. La primera tarea del investigador es identificar de qué secuencia se trata. Segundo, la estructura de la proteína debe permitirle unirse al DNA, interaccionar con una molécula reguladora como son el cAMP o la lactosa, y afectar al RNA polimerasa. ¿Qué rasgo estructural hace posible cada una de esas funciones y propiedades? Resulta que la secuencia de DNA del operador del operón *lac* y la estructura de la proteína represora tienen rasgos comunes a otros elementos reguladores en bacterias y eucariotas.

¿Cómo se encontró al operador?

Para entender cómo controla el represor *lac* la transcripción, un primer paso lógico es identificar la secuencia de DNA que es el objetivo del operador. Mapeando individuos mutantes con defectos en el operador, los investigadores fueron capaces de confirmar que el blanco estaba justamente por debajo del promotor. Pero, ¿cuál es en realidad la secuencia del DNA?

Los experimentos en búsqueda de la huella con el represor *lac* originaron dos nuevos descubrimientos. Primero, el operón *lac* contiene tres sitios a los que se puede unir la proteína represora. A estos sitios se les conoce con el nombre de O_1, O_2 y O_3 (**Figura 17.17a**). Cuando la proteína represora está unida al DNA, simultáneamente la proteína se une a O_1 y a uno de los otros dos operadores. Este hallazgo requiere hacer una modificación en el modelo de Jacob-Monod, que proponía la existencia de un único operador. Segundo, los tres operadores tienen una secuencia de DNA similar con una característica particular: tienen simetría axial. Para entender lo que es una simetría axial en el DNA, observa la secuencia de O_1 que se muestra en la **Figura 17.17b.** Fíjate en que si la secuencia fuera rotada 180°, cambiaría muy poco. Este tipo de simetría se denomina **doble simetría rotacional** o **simetría dyad.** Sigamos con el trabajo en el que se observó que las secuencias de los nucleótidos reconocidas por varios sitios de unión del DNA-proteínas tenían doble simetría rotacional.

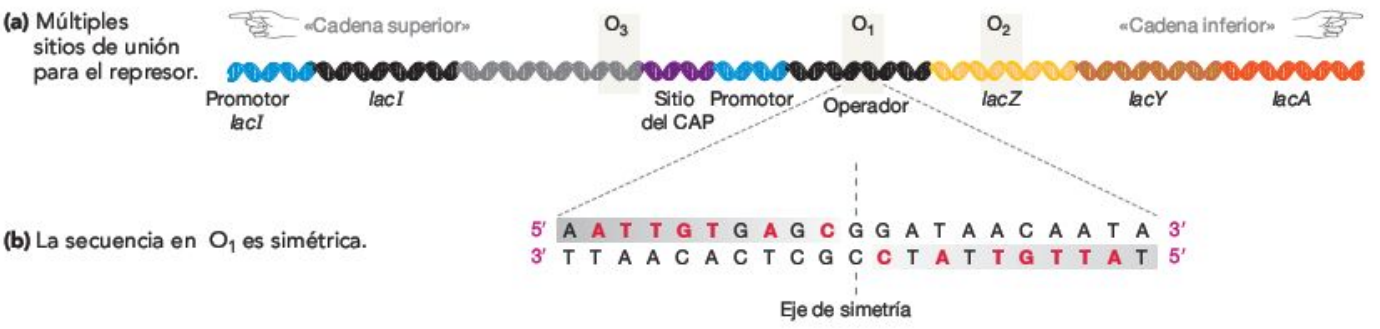


FIGURA 17.17 Secuencias del operador. (a) El operador *lac* contiene tres secuencias de operadores, llamadas O_1, O_2 y O_3, donde el represor se puede unir. Un represor se puede unir simultáneamente a O_1, O_2 u O_3. **(b)** Muchas de las secuencias objetivo para la unión de DNA-proteínas son simétricas. En este ejemplo, todas excepto tres bases son idénticas en los dos lados del plano de simetría.

Ahora que ya se ha examinado y estudiado con atención el operador, es necesario considerar al represor. ¿Cómo reconoce la unión DNA-proteína las secuencias específicas a lo largo de la doble hélice? En particular, ¿por qué es tan importante la simetría rotacional doble?

¿Cómo se une el represor al operador?

Como ocurre en otras proteínas, el represor del operón *lac* se parece bastante a una herramienta de mano en un aspecto importante: en ambas, tanto en la herramienta de mano como en la proteína represora, se pueden diferenciar distintas regiones o partes. Pensemos en un destornillador, compuesto por un mango, un eje y la punta de la herramienta. Cada una de estas partes tiene una determinada forma y función. De igual modo ocurre en las proteínas, que tienen diferentes partes o regiones, llamadas **dominios,** con una estructura de 3 dimensiones y con funciones. Se pueden encontrar destornilladores de diferentes tamaños y formas, pero sin embargo, todos tienen mango, eje y punta de la herramienta; lo mismo ocurre en las proteínas, se observan los mismos dominios, que pueden ser de diferentes tipos y tamaños. Un dominio que se observa en muchas proteínas diferentes es el denominado **motivo.** En cada destornillador se encuentra el dominio del mango, el dominio del eje y el dominio de la punta. Cuando se habla de grupo, los destornilladores se caracterizan por el motivo mango, el motivo eje y el motivo punta. Los motivos de los mangos y los ejes se pueden encontrar en otras herramientas de mano como son los martillos y las llaves inglesas pero, sin embargo, el motivo de la punta es único para los destornilladores. A día de hoy, se han descrito cientos de diferentes motivos en las proteínas.

Cuando los investigadores analizaron las proteínas represoras de diferentes bacterias, descubrieron que muchas de las bacterias contenían el dominio que se ilustra en la **Figura 17.18a**. Esta estructura es el **motivo hélice-giro-hélice.** Como su nombre indica, consiste en dos α-hélices conectadas por una corta cadena de aminoácidos que forman un giro. Si colocas tu dedo pulgar y tu dedo índice separados, de esta manera aparecería la forma motivo hélice-giro-hélice. En la década de 1980 se construyeron modelos físicos que sugerían que la región hélice-giro-hélice era la sección del represor que se unía al DNA. Esta hipótesis se mantuvo más adelante, por medio de estudios estructurales basados en rayos X y cristalografía (véase **BioHabilidades 8).**

Para observar cómo trabaja un motivo hélice-giro-hélice, recuerda del Capítulo 4 que el exterior de la doble hélice del DNA tiene un surco mayor y un surco menor. Una proteína que tiene un dominio hélice-giro-hélice puede unirse al DNA, porque una de las hélices interacciona con el azúcar-fosfato del esqueleto de la cadena de DNA, mientras que la otra hélice se une al par de bases en el surco mayor (**Figura 17.18b**). El dedo índice en el motivo hélice-giro-hélice se acomodaría en el surco mayor; mientras el dedo pulgar se engancharía alrededor del esqueleto azúcar-fosfato. Las interacciones entre los aminoácidos en las α-hélices y las bases en el interior del surco mayor permiten al dedo índice y al pulgar unirse al DNA. Si entiendes este concepto, deberías poder predecir qué ocurriría en la interacción ilustrada en la Figura 17.18b si se cambiase el aminoácido en el dedo índice o las bases en el surco mayor.

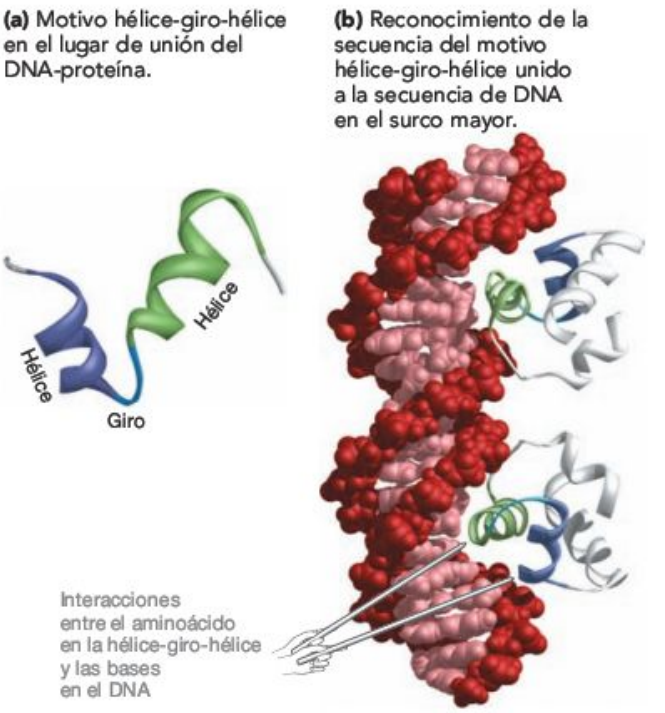


FIGURA 17.18 Motivo hélice-giro-hélice en el lugar de unión del DNA-proteínas.

PREGUNTA La parte de un motivo de hélice-giro-hélice que interacciona directamente con el DNA se llama secuencia de reconocimiento. ¿Por qué?

Observa que el DNA no tiene que llegar a ser una cadena simple para el dominio hélice-giro-hélice del represor para unirse al operador. Esta observación se mantiene para casi todas las proteínas que reconocen secuencias específicas de la cadena doble de DNA.

La sección del motivo hélice-giro-hélice que se une por dentro del surco mayor se denomina secuencia de reconocimiento. La secuencia del aminoácido de esta sección es crucial, ya que secuencias específicas de aminoácidos se unen a secuencias específicas de DNA. Cada tipo de proteína reguladora con un motivo hélice-giro-hélice tiene una única secuencia de aminoácidos en su secuencia de reconocimiento. Como resultado, cada unas de estas proteínas reguladoras se une a una única secuencia reguladora en el DNA. En muchos casos, el control preciso sobre la expresión génica se basa en las interacciones químicas entre la secuencia de aminoácido en una secuencia de reconocimiento y la de DNA en el surco mayor de un sitio regulador.

Los biólogos utilizaron técnicas de cristalografía mediante el empleo de rayos X para documentar cómo el represor *lac* se unía al DNA del operador. Considera la estructura del represor solo, como se muestra en la **Figura 17.19a.** Observa que la proteína consiste en cuatro cadenas de polipéptidos idénticas, y esos cuatro dominios hélice-giro-hélice se proyectan desde el cuerpo principal de la molécula. Cuando los investigadores analizaron la estructura del represor mientras éste estaba unido a la secuencia del operador, pudieron confirmar que cada uno de estos motivos hélice-giro-hélice se unía al DNA

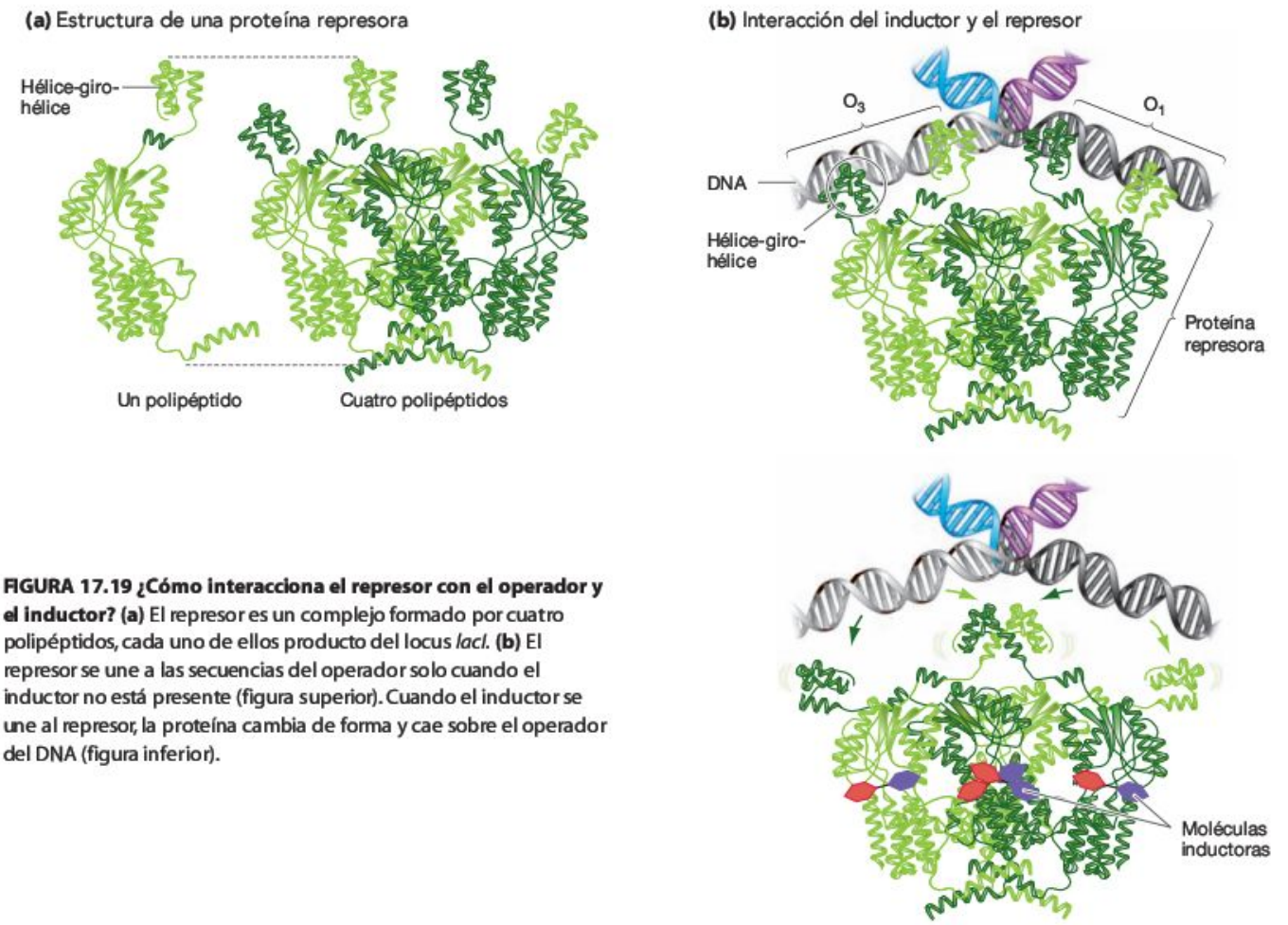


FIGURA 17.19 ¿Cómo interacciona el represor con el operador y el inductor? **(a)** El represor es un complejo formado por cuatro polipéptidos, cada uno de ellos producto del locus *lacI*. **(b)** El represor se une a las secuencias del operador solo cuando el inductor no está presente (figura superior). Cuando el inductor se une al represor, la proteína cambia de forma y cae sobre el operador del DNA (figura inferior).

operador dentro del surco mayor. Pero cuando se unían al represor moléculas de lactosa, los motivos hélice-giro-hélice se movían de un modo que interrumpían su interacción con el operador (**Figura 17.19b**). Como resultado, el represor se liberaba de su sitio. El freno de mano está quitado, y la transcripción puede comenzar.

¿Qué será lo siguiente?

Ahora que los biólogos entienden la base física del control negativo y la inducción, ¿qué nos depara el futuro? Una línea prometedora de investigación está dirigida a conocer cómo está coordinada la actividad de muchos genes y operones. Por ejemplo, supón que una célula de *E. coli* en tu intestino está necesitada de alimento. ¿Ajustará la actividad de cientos o quizá miles de sus genes con el fin de sobrevivir? Si eso es así, ¿cómo se coordinan los cambios en la expresión génica a través del genoma? Debido a que los biólogos tienen sólidos conocimientos sobre la regulación de los genes individuales y operones, el reto actual es explorar cómo son controlados múltiples genes y operones para incrementar la actividad de las células bacterianas. Responder a estas cuestiones puede ser importante para entender cómo ciertas bacterias son capaces de mantener infecciones que afectan a la salud humana, y cómo algunas especies de bacterias son capaces de dextosificar contaminantes utilizando a éstas como alimento.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La expresión génica puede ser controlada a tres niveles: transcripción, traducción o postraducción (activación proteica).

Entre estos tres niveles de regulación génica hay una compensación entre la velocidad de respuesta a los cambios en las condiciones y el uso eficiente de los recursos. En el control postraduccional, por ejemplo, el cambio en la expresión génica es extremadamente rápido, pero demanda considerables inversiones de recursos para producir la proteína en cuestión.

Deberías ser capaz de predecir si los tres niveles de control y la misma compensación entre la velocidad frente al coste de inversión ocurre también en células eucariotas.

Los cambios en la expresión génica permiten a las células bacterianas responder a los cambios ambientales.

La transcripción en bacterias es constitutiva o inducida. La expresión constitutiva ocurre en genes cuyos productos se requieren todo el tiempo, como son los genes que codifican enzimas glucolíticas. En cualquier caso, la expresión de la mayoría de los genes es inducida por señales del medio, por lo que los productos génicos se producen según la demanda existente.

La regulación precisa sobre la expresión génica es importante en células bacterianas. Por ejemplo, algunas especies eligen entre diferentes fuentes de alimentos para poder aprovecharse de los nutrientes que en ese momento están disponibles en el medio. El uso eficiente de los nutrientes es beneficioso, ya que normalmente las células compiten por el acceso a las fuentes de recursos. Por ejemplo, en un conjunto de bacterias *E. coli* en el intestino, los cambios en la expresión génica permiten a las células utilizar lactosa como fuente de alimento cuando la glucosa no está disponible.

Deberías ser capaz de discernir si los cambios en el medio en el interior de una célula eucariota (como la disponibilidad de una gota de oxígeno o glucosa) desencadenaría cambios en la expresión génica de sus células.

El control transcripcional puede ser negativo o positivo. El control negativo ocurre cuando una proteína reguladora evita la transcripción. El control positivo se produce cuando una proteína reguladora incrementa la tasa de transcripción.

La proteína codificadora de genes implicada en el metabolismo de la lactosa está bajo la actividad tanto del control positivo como del control negativo. El control negativo ocurre porque una proteína represora es transcrita a bajos niveles. El represor se une a una secuencia de DNA (el operador) cercana al promotor de la proteína codificadora de genes. Pero cuando está presente la lactosa, se une al represor e induce un cambio de forma que provoca que el represor se libere del operador. Aunque la glucosa también esté escaseando, no comienza una rápida transcripción del operón *lac*. Cuando la glucosa escasea, los niveles de cAMP aumentan en la célula, cAMP se une a la proteína reguladora CAP, y el complejo formado por CAP-cAMP se une a una secuencia de control cerca del promotor *lac*. La unión CAP-cAMP incrementa la transcripción y ejerce control positivo, ya que facilita la unión por una RNA polimerasa.

Deberías ser capaz de extrapolar las analogías de este capítulo para el control positivo y negativo identificando (1) cómo el operador, el represor y el inductor son análogos al freno de mano de un coche; y (2) cómo el CAP, el cAMP y el sitio de unión CAP son análogos al acelerador.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The *lac* Operon

Muchas proteínas reguladoras se unen a sitios específicos del DNA. Dado que cada tipo de proteína reguladora tiene una secuencia de aminoácido diferente, se une a secuencias de DNA distintas.

Las proteínas reguladoras implicadas en el control negativo y positivo con frecuencia son reguladas alostéricamente, queriendo decir esto que tienen la habilidad de elegir entre dos conformaciones diferentes en respuesta a la unión a una pequeña molécula, normalmente un nutriente o un producto afectado por la regulación de un gen. El cambio en la conformación o la forma influye en la habilidad de la proteína para unirse al DNA.

Deberías ser capaz de hacer un esquema en el que se muestre cómo interacciona el CAP con el sitio de unión CAP en presencia o ausencia de cAMP, y explicar por qué una mutación que cambió la secuencia del lugar de unión puede incrementar o disminuir la capacidad del CAP para unirse.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. *E. coli* expresa genes para enzimas glucolíticas constitutivamente. ¿Por qué?
   a. Su expresión es controlada a tres niveles: transcripción, traducción y postraducción.
   b. Las células siempre necesitan suministros de ATP, luego la glucólisis ocurre constantemente.
   c. La transcripción solo se activa como respuesta a señales que indican que los suministros de ATP son bajos.
   d. No necesitan ser expresados cuando está ocurriendo la fermentación en vez de la respiración celular.

2. ¿Por qué los genes implicados en el metabolismo de la lactosa son considerados como un operón?
   a. Ocupan un lugar adyacente en el cromosoma de *E. coli*.
   b. Tienen una función similar.
   c. Son requeridos todos ellos en el funcionamiento normal de la célula.
   d. Están bajo el control del mismo promotor.

3. En el operón *lac*, ¿qué molécula reguladora ejerce control negativo inhibiendo la transcripción?
   a. La lactosa (la inductora).
   b. La proteína represora.
   c. La proteína activadora de catabolito (CAP).
   d. El cAMP.

4. En el operón *lac*, ¿qué molécula reguladora controla el cAMP en el nivel postraduccional?
   a. La lactosa (la inductora).
   b. La proteína represora.
   c. La proteína activadora de catabolito (CAP).
   d. El cAMP.

5. ¿Qué es la represión catabólica?
   a. Un mecanismo que detiene la síntesis de enzimas responsables de las reacciones catabólicas cuando el producto está presente.
   b. Un mecanismo que detiene la síntesis de enzimas responsables para reacciones catabólicas cuando el producto está ausente.
   c. Una represión que ocurre cuando se dan cambios alostéricos en una proteína reguladora.
   d. Una represión que ocurre debido a los cambios alostéricos en una secuencia de DNA.

6. ¿Qué es un motivo hélice-giro-hélice?
   a. Un dominio de una proteína implicado en el plegamiento para dar una conformación activa.
   b. Un dominio de la proteína implicado en la inducción.
   c. Un dominio de la proteína implicado en la unión de DNA.
   d. Un dominio de la proteína implicado en la catálisis.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. b; 4. c; 5. a; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica la diferencia entre el control positivo y el negativo en la transcripción. ¿Por qué es ventajoso para el operón *lac* en *E. coli* estar bajo el control de ambos, el positivo y el negativo? ¿Qué ocurriría si solo se diese el control negativo? ¿Qué ocurriría si solo se diese el control positivo?
2. En *E. coli*, niveles crecientes de cAMP pueden ser considerados como una señal de hambruna. Explícalo.
3. Explica el papel del control postraduccional en el operón *lac*.
4. El CAP es también conocido como proteína receptora de cAMP. ¿Por qué?
5. Explica cómo el represor *lac* se une al DNA. Después explica la relación entre la doble simetría rotacional del operador y las cuatro partes de la estructura de la proteína represora.
6. La galactosa liberada cuando la β-galactosidasa escinde a la lactosa entra en la vía glucolítica de *E. coli* una vez que una serie de enzimas catalizadoras de reacciones ha convertido a la galactosa en glucosa-6-fosfato. ¿Por qué es la glucosa el azúcar preferido por *E. coli* en vez de la lactosa?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Estás interesado en utilizar una bacteria que metabolice el sobrante en una vieja planta química y que lo convierta en componentes inofensivos. Encuentras una bacteria capaz de tolerar niveles altos de un componente tóxico como es el tolueno y el benceno, y sospechas a esta tolerancia responde a la habilidad de la célula para descomponer los compuestos en elementos menos tóxicos. Si esto es cierto, esta resistencia al tolueno y el benceno será importante para limpiar sitios tóxicos. ¿Qué harías para comprobar si estas bacterias tienen unas enzimas que les permiten metabolizar el tolueno?
2. Asumiendo que la bacteria que has examinado en el ejercicio anterior sí tiene un camino enzimático para romper el tolueno, ¿serías capaz de predecir si los genes implicados son expresados constitutivamente, bajo control positivo, o bajo control negativo? ¿Por qué? ¿Qué experimentos te conducirían a comprobar tu hipótesis?
3. Las mutaciones del gen *lacI* producen β-galactosidasa constitutivamente porque no hay represores presentes para unirse al operador. Otros represores mutantes, denominados mutantes $LacI^S$ también han sido aislados. Estas proteínas represoras continúan uniéndose al operador aun cuando está presente el inductor. ¿Cómo afecta esta mutación a la función del operón *lac*? En concreto, ¿qué harían los mutantes $LacI^S$ en un medio que solo tiene lactosa como único azúcar?
4. El X-gal es una molécula incolora, parecida a la lactosa, que puede fragmentarse en dos por medio de la β-galactosidasa. Uno de estos productos moleculares es azul. La siguiente fotografía es una imagen de colonias de *E. coli* creciendo en un medio que contiene lactosa.

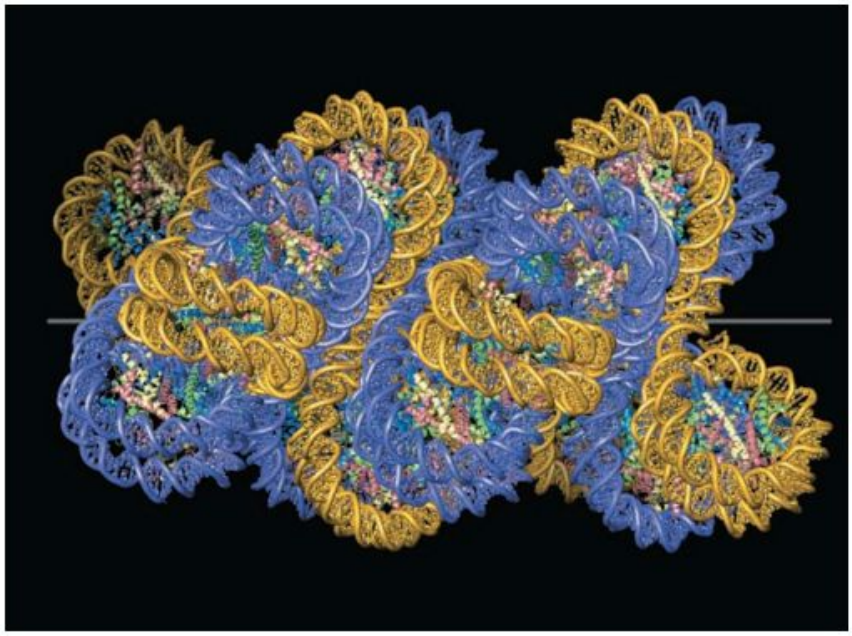
Dibuja una línea para diferenciar tres colonias cuyas células tengan copias funcionales de β-galactosidasa. Identifica tres colonias cuyas células tengan mutaciones en el locus *lacZ* o en uno de sus genes implicados en la regulación de *lacZ*. Supón que puedes analizar la secuencia genética de la β-galactosidasa de cada una de las colonias mutantes. ¿Cómo te ayudarían estos datos a distinguir qué células son mutantes estructurales y cuáles mutantes reguladoras?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

18 Control de la expresión génica en eucariotas

CONCEPTOS CLAVE

- Los cambios en la expresión génica permiten a las células eucariotas responder a variaciones del medio y hacer que se desarrollen distintas células.
- En eucariotas, el DNA está empaquetado junto con proteínas en unas estructuras complejas que deben abrirse antes de que se pueda producir la transcripción.
- En eucariotas, la transcripción solo puede empezar cuando promotores específicos se unen al promotor y a secuencias reguladoras que pueden estar cerca o lejos del promotor.
- El ayuste alternativo permite que un único gen codifique distintos productos.
- Una vez que un mRNA está en el citoplasma, la expresión génica se controla mediante moléculas que regulan (1) la vida útil de los mRNA, (2) la eficiencia de la traducción, y (3) la activación o inactivación de las proteínas producto.
- Puede desarrollarse un cáncer cuando las mutaciones inutilizan genes que regulan los genes de control del ciclo celular.



Este modelo muestra cómo es el DNA de eucariotas en estado condensado. El DNA debe desenrollarse para que pueda llevarse a cabo la transcripción.

En bacterias, la regulación precisa de los genes es esencial para que las células respondan a los cambios en el ambiente, como señalaba el Capítulo 17. En *Escherichia coli*, los genes necesarios para importar y descomponer la lactosa se expresan rápidamente solo cuando las células tienen que depender de la lactosa como fuente de energía, cuando no hay glucosa y sí hay lactosa.

Los eucariotas unicelulares se enfrentan a problemas parecidos. Consideremos la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, muy usada en la producción de vino, cerveza y pan. En la naturaleza, las células viven en las pieles de las uvas y otras frutas, donde suelen darse grandes variaciones de temperatura y humedad. Además, los azúcares disponibles para las células cambian radicalmente de tipo y concentración a medida que la fruta en la que viven madura, se cae y se pudre. Para que las levaduras crezcan y se reproduzcan eficazmente, la expresión génica tiene que cambiar en respuesta a esos cambios ambientales. Además, la descendencia de una célula que vive en una uva puede ser lanzada a un huerto cercano y fijar su residencia en una manzana. En las células de levadura que viven en uvas se expresan genes distintos de los expresados en las que viven en manzanas.

Las células que componen los eucariotas multicelulares se enfrentan a retos aún mayores. Considera que tu cuerpo fue una vez una sola célula (un óvulo fecundado). Ahora tienes billones de células, cada una con una función y estructura especializada. Tienes células del músculo cardiaco, células pulmonares, nerviosas, cutáneas y muchas más. Incluso aunque estas células parezcan y se comporten de modo muy distinto, todas contienen los mismos genes. Tus células óseas son distintas de las células san-

guíneas no porque contengan genes diferentes, sino porque expresan genes distintos. Tus células óseas tienen los genes de las células sanguíneas, simplemente no los transcriben.

¿Cómo es posible que las células de tu cuerpo expresen conjuntos únicos de genes? La respuesta es que las células responden a cambios ambientales, igual que hacen las bacterias y los eucariotas unicelulares. Pero en vez de responder a la presencia de moléculas en el ambiente externo, como la glucosa o la lactosa, las células de una eucarionta multicelular responden a la presencia de señales de otras células, de un ambiente interno. Cuando un ser humano o un roble se desarrollan, las células situadas en distintas partes del organismo están expuestas a diferentes señales. La **expresión diferencial de genes** es la responsable de crear distintos tipos de células, disponerlas en tejidos, y coordinar su actividad para formar la sociedad multicelular a la que llamamos individuo.

¿Cómo sucede todo esto? La Unidad 4 explora la naturaleza de las señales que activan la formación de células de músculo, hueso, hojas y flores en los organismos multicelulares. Aquí tenemos que centrarnos en lo que sucede cuando una célula eucariota recibe una señal. Empecemos repasando los distintos modos en que se puede controlar la expresión génica y después profundizaremos con más detalle en los puntos clave de la regulación génica. El capítulo concluye exponiendo cómo los defectos del control de la expresión génica pueden contribuir a causar cáncer.

18.1 Mecanismos de regulación génica: repaso general

Al igual que las bacterias, los eucariotas pueden controlar la expresión génica a nivel de la transcripción, traducción y postraducción (activación o inactivación de proteínas). Pero como muestra la **Figura 18.1,** hay dos niveles adicionales de control en eucariotas a medida que la información fluye del DNA a las proteínas. En el primer nivel participa el complejo DNA-proteínas en la parte superior de la figura. En eucariotas, el DNA está empaquetado con proteínas formando un complejo DNA-proteínas llamado ***cromatina.*** Los genes eucarióticos tienen promotores, igual que los bacterianos. Antes de que pueda empezar la transcripción en eucariotas, el DNA cercano al promotor debe ser liberado de las estrechas interacciones que mantiene con las proteínas de modo que la RNA polimerasa pueda contactar con el promotor. Para entenderlo, los biólogos dicen que antes de la transcripción debe ocurrir el **remodelado de cromatina.**

El segundo nivel de regulación exclusivo de eucariotas implica el **procesamiento del RNA:** pasos necesarios para producir un mRNA maduro y procesado a partir de un **RNA transcrito primario,** resultado preliminar de la transcripción. Recuerda del Capítulo 16 que los intrones deben eliminarse de los transcritos primarios. En algunos casos, se dan alteraciones cuidadosamente orquestadas en el patrón de corte y empalme. Cuando cambian los ayustes de un RNA transcrito primario concreto, surge un mensaje distinto. El mensaje alterado, a su vez, conduce a la fabricación de un producto diferente.

Los seis puntos posibles de control mostrados en la Figura 18.1 se emplean en determinados momentos en una célula eucariota prototípica. Este capítulo explora los seis: remodelado de cromatina, iniciación de la transcripción, procesamiento del RNA, estabilidad del mRNA, traducción y modificación postraducción de las proteínas.

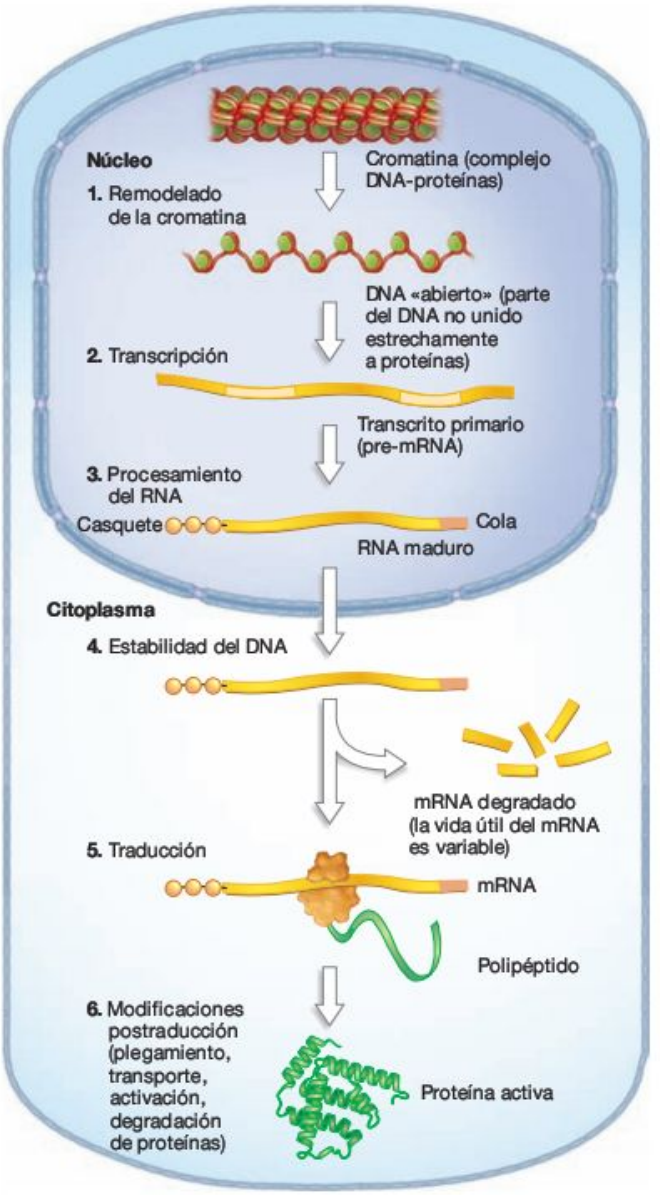


FIGURA 18.1 En eucariotas, la expresión génica puede controlarse en muchos pasos distintos. Durante la síntesis de proteínas en eucariotas ocurren muchos pasos. Cada paso es una oportunidad para regular la expresión génica.

EJERCICIO Sitúa y marca una línea horizontal de modo que los mecanismos de control transcripcional queden por encima de la línea y los mecanismos de control postranscripcional queden por debajo.

Para apreciar la amplitud y complejidad de la regulación génica en eucariotas, sigamos los acontecimientos que tienen lugar cuando una célula embrionaria responde a una señal de desarrollo. Imagina que llega una molécula que determina la producción de una proteína específica del músculo. ¿Qué sucede entonces?

18.2 DNA eucariota y regulación de la expresión génica

Si la llegada de una molécula señal del exterior de la célula va a resultar en la transcripción de un gen determinado, la cromatina alrededor del gen diana debe remodelarse drásticamente. Para apreciar por qué, considera que una célula típica de tu organismo contiene unos 6.000 millones de pares de bases de DNA. En línea, estos pares de nucleótidos formarían una doble hélice de cerca de 2 m de largo. Pero el núcleo que contiene este DNA solo mide unos 5 μm de diámetro, menos que el espesor de esta página. En eucariotas, el DNA está tan densamente empaquetado que la RNA polimerasa no puede acceder a él. Parte de este empaquetamiento se hace por superenrollamiento, lo que significa que la doble hélice de DNA se retuerce sobre sí misma muchas veces, como en los cromosomas bacterianos (véase el Capítulo 7). El DNA superenrollado de las bacterias no necesita muchos cambios para poder transcribirse, no obstante. El DNA eucariótico es diferente: tiene que pasar por una serie de cambios físicos importantes antes de que pueda tener lugar la transcripción. El motivo es que el superenrollamiento solo es una parte del sistema de empaquetado de los eucariotas.

¿Cómo se estructura la cromatina?

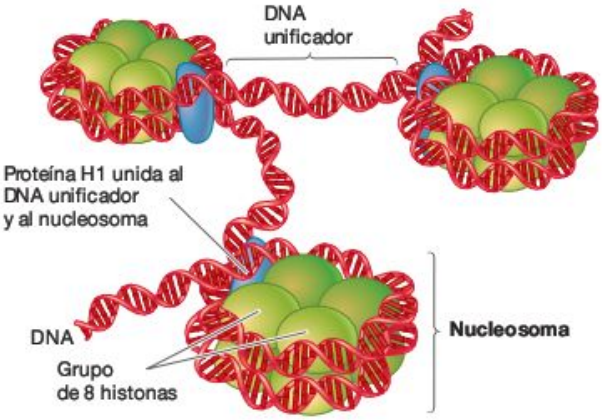
Los primeros datos acerca de la naturaleza física del DNA eucariótico se publicaron al principios del siglo XX, cuando los análisis químicos establecieron que el DNA eucariótico está íntimamente asociado con proteínas. Trabajos posteriores documentaron que las proteínas asociadas al DNA más abundantes pertenecen a un grupo llamado **histonas.** En la década de 1970 las microfotografías electrónicas como la de la **Figura 18.2a** mostraron que el complejo DNA-proteínas, o cromatina, tiene una estructura regular. En algunos preparados para microscopia electrónica, la cromatina realmente se parecía a cuentas en un hilo. Las «cuentas» se llamaron **nucleosomas.** En 1984 se conocieron más detalles, cuando los investigadores determinaron la estructura tridimensional del DNA eucariótico mediante cristalografía por rayos X (una técnica presentada en **BioHabilidades 8**). Los datos de la cristalografía por rayos X indicaron que cada nucleosoma consiste en DNA envuelto casi dos veces alrededor de un núcleo de ocho histonas. Como muestra la **Figura 18.2b,** una histona llamada H1 «sella» el DNA a cada grupo de ocho histonas nucleosómicas. Entre cada pareja de nucleosomas hay un fragmento de DNA «unificador».

La estrecha asociación entre DNA e histonas ocurre en parte porque el DNA tiene carga negativa y las histonas tienen carga positiva. El DNA tiene carga negativa por sus grupos de fosfato; las histonas tienen carga positiva porque contienen muchos residuos de arginina y lisina (véase el Capítulo 3).

Trabajos más recientes han demostrado que hay otra capa de complejidad en el DNA eucariótico. Como indica la **Figura 18.2c,** las histonas H1 interaccionan entre sí y con las histonas de otros nucleosomas para producir una estructura densamente empaquetada. De acuerdo con su anchura, esta estructura se llama fibra de 30 nanómetros (recuerda que un nanómetro es la mil millonésima parte de un metro y se abrevia nm). A menudo, las fibras de 30 nm se empaquetan en estructuras mayores, aunque todavía no está claro cómo son exactamente esas estructuras de orden superior.

(a) Nucleosomas de la cromatina.

(b) Estructura del nucleosoma.



(c) En algunos casos, los nucleosomas pueden agruparse en fibras de 30 nanómetros.

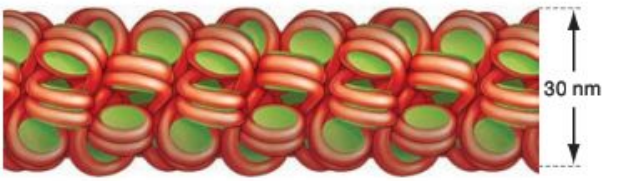


FIGURA 18.2 La cromatina tiene varios niveles de estructura. **(a)** Microfotografía electrónica de la cromatina. **(b)** El nucleosoma es la unidad básica de la estructura de la cromatina. **(c)** Los nucleosomas (mostrados aquí como esferas verdes) se pueden organizar en fibras de 30 nm, con las proteínas H1 formando un núcleo en el centro.

Un cromosoma, entonces, está compuesto por cromatina (o DNA con proteínas) que tiene distintas capas de organización. El DNA está envuelto en nucleosomas; los nucleosomas se empaquetan en fibras de 30 nm, y las fibras de 30 nm se pliegan en estructuras que aún se están estudiando.

La elaborada estructura de la cromatina hace algo más que empaquetar el DNA en el núcleo. La estructura de la cromatina tiene importantes implicaciones para el control de la ex-

presión génica. Para aclarar este punto, consideremos la fibra de 30 nm mostrada en la Figura 18.2c. Si este fragmento de DNA densamente empaquetado contiene un promotor, ¿cómo puede unírsele la RNA polimerasa y empezar la transcripción?

Pruebas de que la estructura de la cromatina está alterada en los genes activos

Una vez establecida la estructura de nucleosomas de la cromatima, los biólogos propusieron que la estrecha interacción física entre el DNA y las histonas debe alterarse para que la RNA polimerasa establezca contacto con el DNA. Concretamente, los biólogos formularon la hipótesis de que un gen no podría transcribirse hasta que la cromatina cercana al promotor fuera remodelada. La idea era que la cromatina debe desempaquetarse y licuarse para que la RNA polimerasa se una al promotor. Si así fuera, entonces el remodelado de cromatina representaría el primer paso en el control de la expresión génica en eucariotas. Dos tipos de estudios han corroborado esta hipótesis.

El primer tipo de pruebas proviene de estudios con la enzima DNasa, que corta el DNA en lugares aleatorios. La DNasa no puede cortar eficazmente el DNA si la molécula está empaquetada densamente con histonas. Como muestra la **Figura 18.3,** la enzima funciona eficazmente solo si el DNA está en la configuración «abierta». Harold Weintraub y Mark Groudine usaron esta observación para verificar la hipótesis de que el DNA de genes transcritos activamente está en una configuración abierta. Realizaron la prueba comparando la estructura de la cromatina en dos genes de células sanguíneas de pollo: los genes de la β-globina y la ovoalbúmina. La β-globina es una proteína que forma parte de la hemoglobina de los glóbulos rojos; la ovoalbúmina es una de las proteínas principales de la clara de huevo. En las células sanguíneas, el gen de la β-globina se transcribe mucho. El gen de la ovoalbúmina, por el contrario, no se transcribe. Tras tratar las células sanguíneas con DNasa y analizar después el estado de los genes de la β-globina y la ovoalbúmina, los investigadores descubrieron que la DNasa cortaba el gen de la β-globina mucho más fácilmente que el de la ovoalbúmina. Interpretaron este hallazgo como prueba de que la cromatina de las células sanguíneas estaba en configuración abierta en el gen de la β-globina pero cerrada en el gen de la ovoalbúmina. Estudios análogos con DNasa y distintos genes y diferentes tipos de células revelaron resultados similares.

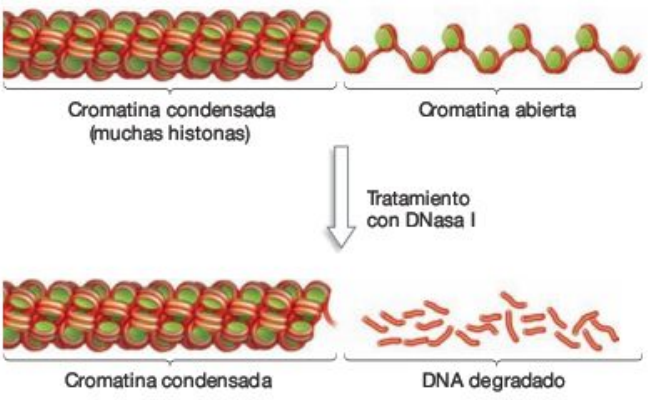


FIGURA 18.3 Pureza de la DNasa en la estructura de la cromatina. La DNasa es una enzima que corta el DNA por lugares aleatorios. No puede cortar la cromatina condensada intacta.

El segundo tipo de pruebas a favor de la hipótesis del remodelado de cromatina proviene de estudios de células mutantes de levadura de la cerveza que no producen el complemento habitual de histonas. Los investigadores descubrieron que muchos genes de la levadura que habitualmente no se transcriben, se transcribían en niveles altos todo el tiempo en esas células mutantes. Para interpretar este descubrimiento, los biólogos propusieron que la ausencia de histonas impedía el ensamblaje de la cromatina normal. Si la ausencia de interacciones normales histonas-DNA promueve la transcripción, la presencia de interacciones normales histonas-DNA debe impedirla.

En conjunto, los datos indican que el estado normal o por defecto de los genes eucarióticos es estar apagados. Esto es un mecanismo nuevo de control negativo, diferente de las proteínas represoras presentadas en el Capítulo 17. Cuando el DNA está empaquetado en una fibra de 30 nm, el freno de mano está echado. Si así fuera, entonces la expresión génica dependería de que la cromatina se abriese en la región del promotor. Debe funcionar algún tipo de control positivo.

¿Cómo se altera la cromatina?

Aunque todavía queda mucho por conocer acerca de cómo se abre la cromatina antes de la transcripción, hace poco los investigadores han logrado importantes avances. Un descubrimiento crucial es que dos tipos principales de proteínas participan en la modificación de la estructura de la cromatina. Un grupo de proteínas crea estructuras llamadas complejos de remodelado de la cromatina, que cambian la forma de la cromatina a través de una serie de reacciones dependientes del ATP. Se desconoce exactamente cómo funcionan esas enzimas dependientes de ATP, no obstante. El segundo tipo principal de proteínas modificadoras de la cromatina funciona añadiendo pequeñas moléculas como grupos acetilo (CH_3COOH) o metilo (CH_3) a las histonas. Estos procesos se llaman **acetilación** y **metilación,** respectivamente.

Las **histonas acetil transferasas (HAT)** son algunas de las enzimas más estudiadas que modifican la cromatina por acetilación o metilación. Las HAT acetilan los residuos de lisina cargados positivamente de las histonas. Cuando una HAT añade un grupo acetilo a histonas seleccionadas, el número de cargas positivas de las histonas se reduce. El resultado es una menor atracción electrostática entre las histonas y el DNA cargado negativamente. La asociación entre nucleosomas y DNA se debilita y la cromatina se hace menos densa.

Como muestra la **Figura 18.4,** la cromatina se «recondensa» por un grupo de enzimas llamadas **histona desacetilasas (HDAC),** que eliminan el grupo acetilo añadido por las HAT. La actividad de estas enzimas revierte los efectos de la acetilación, y la cromatina vuelve a su estado condensado basal. Si las HAT son la llave que abre la puerta a la transcripción, las HDAC son la llave que cierra.

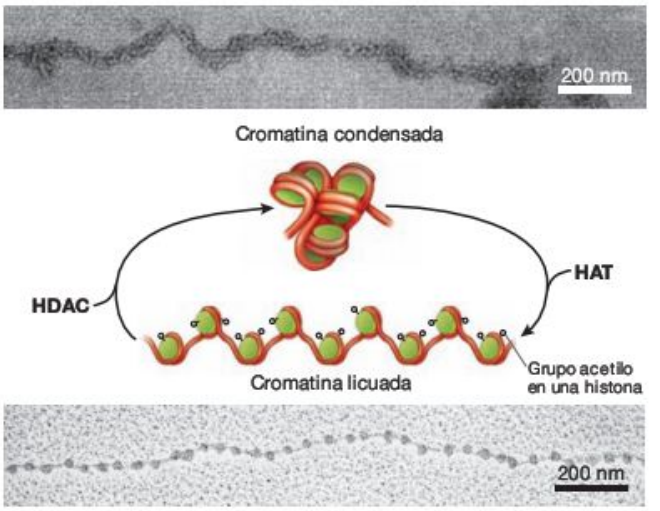


FIGURA 18.4 La condensación y licuación de la cromatina se realiza mediante histonas acetil transferasas e histona desacetilasas. Las histonas acetil transferasas (HAT) hacen que la cromatina se licue, y las histonas desacetilasas (HDAC) hacen que se condense.

PREGUNTA Las HAT y las HDAC, ¿son elementos de control positivo o negativo?

Las modificaciones de la cromatina pueden heredarse

Los trabajos acerca del remodelado de la cromatina tienen un mensaje fundamental: el estado de las histonas que forman complejos con el DNA es crucial para determinar si puede llevarse a cabo la transcripción. La acetilación de histonas se asocia generalmente con un control positivo, es decir, activación de genes. La metilación puede estar relacionada con activación o con inactivación, dependiendo de qué histonas se alteren y dónde se añada el grupo metilo en la proteína. La metilación puede echar el freno de mano o quitarlo, según las condiciones.

El patrón de modificaciones químicas que ocurren en las histonas varía de un tipo celular a otro. Por ejemplo, imagina que analizaras el mismo gen en una célula destinada a convertirse en músculo y en una célula que es un precursor de una parte del cerebro. Probablemente, el gen tendría un patrón de acetilación y metilación completamente distinto en los dos tipos celulares. Igualmente importante, algunas o la mayoría de estas modificaciones químicas se transmiten a las células hijas cuando las células asociadas al músculo y cerebro se dividen. Esta es una observación crucial, porque significa que las células hijas heredan los patrones de expresión génica de las células parentales. Este es un ejemplo de **herencia epigenética,** o patrones de herencia que no se deben a diferencias en las secuencias génicas. Las células musculares son distintas de las células nerviosas en parte porque heredaron distintos tipos de histonas modificadas, no distintos tipos de genes.

Ahora, la pregunta es ¿qué sucede una vez que una sección del DNA está abierta gracias al remodelado de la cromatina y se expone a la RNA polimerasa? En bacterias, la proteína sigma se une a la RNA polimerasa y permite que contacte con el promotor. Entonces empieza la transcripción si cualquiera de los reguladores positivos necesarios, como CAP, están en su sitio y los reguladores negativos, como el represor, están ausentes. ¿Sucede algo parecido en eucariotas?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El DNA de los eucariotas está envuelto alrededor de histonas, formando nucleosomas, que a su vez se enrollan para formar densas estructuras llamadas fibras de 30 nm.
- Antes de que pueda empezar la transcripción, la cromatina (complejo DNA-proteínas) debe desempaquetarse por los complejos de remodelado de cromatina o HAT o metilación, de modo que la RNA polimerasa pueda contactar con el promotor.

Deberías ser capaz de...

1) Dibuja y señala la estructura de un nucleosoma y una fibra de 30 nm.
2) Señala las similitudes y diferencias de la estructura del DNA en bacterias y en eucariotas.
3) Dibuja lo que le sucede a la cromatina cuando se acetilan las histonas.

18.3 Secuencias reguladoras y proteínas reguladoras

El Capítulo 16 presentó el **promotor,** lugar del DNA donde la RNA polimerasa se une para iniciar la transcripción. Según su posición y función, los promotores eucarióticos son similares a los bacterianos. La mayoría de los promotores eucarióticos están situados justo por encima del punto donde la RNA polimerasa empieza la transcripción, y todos tienen un elemento muy conservado análogo a la caja 35 y la caja 10 de los promotores bacterianos. Por ejemplo, muchos genes transcritos por la RNA polimerasa II contienen una secuencia de bases específica, llamada **caja TATA,** donde se une una proteína similar a la sigma y permite que la enzima contacte con el DNA. Recuerda del Capítulo 16 que los promotores bacterianos pueden variar en secuencia y unirse a distintos tipos de proteínas sigma. Los genes eucarióticos también tienen promotores de secuencias variables, pero a todos los promotores eucarióticos se les une la misma proteína: la **proteína de unión a TATA (TBP).**

Si los genes eucarióticos tienen promotores que interaccionan con las mismas proteínas de unión al promotor, ¿cómo se puede controlar la transcripción? La respuesta está en las interacciones entre las secuencias reguladoras distintas del promotor y otras proteínas reguladoras además de la TBP. Las **secuencias reguladoras** son secciones de DNA que participan en el control de la actividad génica, similares al lugar CAP y los operadores descritos en el Capítulo 17. Las proteínas reguladoras eucarióticas, que cambian la actividad génica

cuando se unen a los lugares reguladores, son análogas a la CAP de *E. coli* y la proteína represora analizadas en el Capítulo 17.

Resulta que algunas secuencias reguladoras de los eucariotas son similares a las observadas en bacterias. Otras son completamente diferentes. Vamos a examinarlas con más detalle.

Algunas secuencias reguladoras están cerca del promotor

Las primeras secuencias reguladoras en DNA de eucariotas se descubrieron al final de la década de 1970, cuando Yasuji Oshima y sus colaboradores desarrollaron un sistema modelo para estudiar el control de la expresión génica en eucariotas. Del mismo modo que François Jacob y Jacques Monod se habían centrado en el metabolismo de la lactosa en *E. coli*, el grupo de Oshima se dispuso a conocer cómo las células de la levadura controlan el metabolismo de la galactosa. Cuando no hay galactosa, las levaduras producen cantidades ínfimas de las enzimas necesarias para metabolizarla. Pero cuando hay galactosa, la transcripción de los genes que codifican esas enzimas se multiplica por 1.000.

Oshima y sus colaboradores dedicaron sus primeros trabajos a mutantes que no podían usar galactosa. El primer resultado importante del equipo fue el descubrimiento de células mutantes que no podían producir ninguna de las cinco enzimas necesarias para el metabolismo de la galactosa, aunque este azúcar estuviera presente. Para interpretar este hallazgo, formularon la hipótesis de que las células tenían una mutación *knock-out* (desactivación de un gen y pérdida de una función resultante) que incapacitaba totalmente a una proteína reguladora. Pensaban que esta proteína teórica, al igual que la CAP, ejercía un control positivo sobre cinco genes, los cinco que codifican las enzimas implicadas en el metabolismo de la lactosa. Aunque no estaban en el mismo cromosoma, los cinco genes parecían regularse conjuntamente. El equipo llamó GAL4 a la supuesta proteína reguladora y *GAL4* al gen que la codifica. (En *S. cerevisiae*, los nombres de los genes se escriben en mayúscula y cursiva. Como en otras especies, los nombres de genes están en cursiva pero no así los de proteínas).

Esta hipótesis recibió más apoyos cuando otros investigadores aislaron la proteína reguladora y descubrieron que tiene un dominio de unión al DNA, análogo al motivo hélice-vuelta-hélice presentado en el Capítulo 17. El dominio se une a un fragmento corto de DNA situado justo por encima del promotor de los cinco genes que regula la GAL4. La localización y estructura de esta secuencia reguladora son comparables a las del lugar de unión a CAP del operón *lac* en *E. coli*. Ahora se han descubierto secuencias reguladoras similares en muchos genes y especies eucarióticas. Como esas secuencias están situadas cerca del promotor y se unen a proteínas reguladoras, se llaman **elementos próximos al promotor.**

Como muestra la **Figura 18.5,** los elementos proximales del promotor están justo por encima del promotor y el lugar de comienzo del gen: los exones e intrones que componen el gen real están más abajo. Al contrario que el promotor, los elementos próximos al promotor tienen secuencias que son únicas para genes específicos. De este modo, componen un mecanismo para que las células eucariotas ejerzan un control preciso sobre la transcripción.

FIGURA 18.5 Los elementos próximos al promotor regulan la expresión de algunos genes eucarióticos. Todos los genes eucarióticos tienen promotores, los lugares donde la RNA polimerasa contacta inicialmente con el gen. Los intrones y exones no están dibujados a escala en todo este capítulo. Son habitualmente muy grandes comparados con los promotores y los elementos próximos al promotor (reguladores).

El descubrimiento del control positivo y de los elementos próximos al promotor proporcionó un paralelismo satisfactorio entre la regulación génica de bacterias y la de eucariotas. Sin embargo, el cuadro cambió cuando los investigadores descubrieron una nueva clase de secuencias reguladoras del DNA de eucariotas, secuencias distintas de cualquiera de las bacterianas.

Algunas secuencias reguladoras están lejos del promotor

Susumu Tonegawa y sus colaboradores hicieron un descubrimiento que podría llevarse el título del más sorprendente en la historia de la investigación sobre la expresión génica. El grupo de Tonegawa estaba explorando cómo las células del sistema inmunitario humano regulan los genes implicados en la producción de anticuerpos. Los **anticuerpos** son proteínas que se unen a lugares específicos de otras moléculas. En tu sistema inmunitario, los anticuerpos se unen a virus y bacterias y los marcan para que sean destruidos por otras células. El gen del anticuerpo con el que estaban trabajando los investigadores está dividido en muchos intrones y exones. Los intrones son secuencias de DNA eliminadas del mRNA transcrito primario; los exones son regiones de genes eucarióticos incluidas en el RNA maduro una vez se completa el ayuste. Los biólogos usaron técnicas (que se presentarán en el Capítulo 19) para situar copias de un intrón en una nueva localización y descubrieron que, cuando colocaban al intrón cerca de un gen, la tasa de transcripción del gen aumentaba. Basándose en esta observación, Tonegawa y sus colaboradores propusieron que el intrón contenía algún tipo de secuencia reguladora.

Para probar esta hipótesis, los biólogos realizaron lo que ahora se considera un experimento clásico (**Figura 18.6**). El protocolo era conceptualmente simple: con un gen productor de un anticuerpo humano compuesto por un intrón flanqueado por dos exones (paso 1 de la Figura 18.6), el equipo usó enzimas para cortar varias piezas distintas y específicas del intrón (paso 2) y para volver a ligar (unir) las secciones resultantes del gen (paso 3). A cada uno de los genes modificados le faltaba una sección distinta del intrón. Después el equipo in-

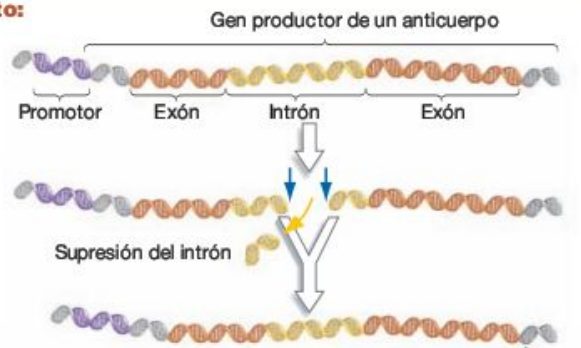
Experimento

Pregunta: ¿Una secuencia reguladora del DNA puede estar situada lejos del promotor?

Hipótesis: Hay una secuencia reguladora alejada del promotor de un gen productor de un anticuerpo, en un intrón.

Hipótesis alternativa: Las secuencias reguladoras están situadas cerca del promotor, no en intrones ni en otras secuencias distantes.

Diseño del experimento:



1. Un gen productor de un anticuerpo humano tiene un gran intrón.
2. Usar enzimas para cortar secciones específicas del intrón (se cortaron varias secciones, solo se muestra un ejemplo).
3. Usar una enzima para volver a juntar los fragmentos de DNA.
4. Introducir los genes intactos o los modificados en células de ratón, que normalmente no producen esta proteína. Distintos tipos de genes modificados carecen de distintas partes del intrón.

1. Célula humana normal productora del anticuerpo
2. Célula control de ratón (sin gen insertado)
3. Célula de ratón con el gen intacto (como en la célula 1)
4. Célula de ratón con genes modificados

Predicción: La transcripción del mRNA del anticuerpo disminuirá cuando se elimine parte del intrón.

Predicción de la hipótesis alternativa: La transcripción del mRNA del anticuerpo no se verá afectada por la eliminación de parte del intrón.

Resultados:

	1 Célula humana normal productora del anticuerpo	2 Célula control de ratón (sin gen insertado)	3 Célula de ratón con el gen intacto (como en la célula 1)	4 Célula de ratón con genes modificados
Niveles de RNA:	ALTOS	Indetectables	ALTOS	Indetectables

Los genes en los que se ha eliminado una sección concreta del intrón no se transcriben

Conclusión: La parte eliminada del intrón debe contener una secuencia reguladora que es necesaria para la transcripción. Así pues, las secuencias reguladoras del DNA pueden estar situadas lejos del promotor, en este caso, en un intrón.

FIGURA 18.6 Prueba de que los intensificadores son necesarios para la transcripción.

PREGUNTA ¿Por qué evaluaron los investigadores la producción de mRNA en células humanas que no habían recibido un gen modificado ni uno intacto?

sertó las distintas versiones del gen en células de ratón, que normalmente no tienen el gen productor de anticuerpos. Algunas células de ratón recibieron copias normales del gen; otras recibieron copias del gen a las que les faltaban distintas partes del intrón; y otras no recibieron ningún gen (paso 4). Por último, los investigadores analizaron los mRNA que se producían y los compararon con el mRNA de una célula humana normal y de células de ratones que recibieron el gen normal. Si en el intrón estuviera una secuencia reguladora como predecían, algunos de los genes modificados deberían carecer de la secuencia y no podría transcribirse el gen del anticuerpo.

Como muestra la Figura 18.6, algunas de las copias modificadas del gen no se transcribían en absoluto. Según estos resultados, el grupo de Tonegawa propuso que el intrón contiene una secuencia reguladora necesaria para la transición.

Este resultado fue notable por dos motivos: (1) la secuencia reguladora estaba a miles de bases del promotor, y (2) estaba por debajo del promotor en vez de por encima. Los elementos reguladores que están lejos del promotor se llaman **intensificadores.** Estudios posteriores han demostrado que los intensificadores están presentes en todos los eucariotas y que tienen varias características clave:

- Los intensificadores pueden estar a más de 100.000 bases del promotor. Pueden estar situados en intrones o en secuencias 5' o 3' no transcritas, flanqueando el gen (véase la **Figura 18.7**). Los investigadores aún no han encontrado intensificadores situados en exones.
- Al igual que elementos próximos a los promotores, existen muchos intensificadores. Distintos intensificadores están asociados a distintos genes.
- Los intensificadores funcionan incluso si su orientación normal 5' → 3' se da la vuelta.

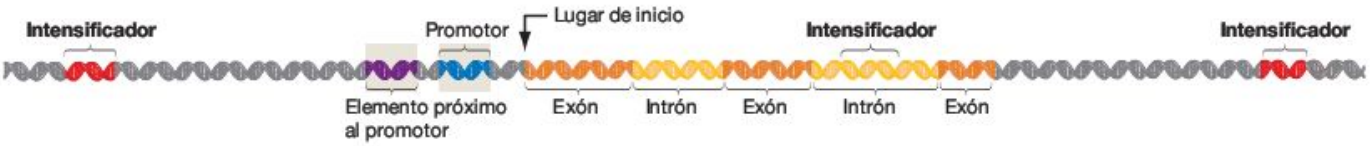


FIGURA 18.7 Los intensificadores están lejos de los genes que regulan. Los genes eucarióticos suelen tener más de un intensificador, que pueden estar situados en dirección 5′ o 3′ del gen que regulan, o en intrones, y a decenas de miles de pares de bases del promotor. Las secciones coloreadas de la hebra de DNA mostrada aquí pertenecen al mismo gen.

PREGUNTA ¿En qué se diferencia la estructura de este gen eucariótico típico de la estructura de un operón bacteriano?

- Los intensificadores funcionan incluso si se mueven a otro sitio en la vecindad del gen, en el mismo cromosoma.

Los intensificadores son secuencias reguladoras exclusivas de los eucariotas. Cuando las proteínas reguladoras se unen a los intensificadores, empieza la transcripción. Los intensificadores son un acelerador, un elemento de control positivo. Además, los genomas eucarióticos contienen secuencias reguladoras de estructura similar a los intensificadores pero de función contraria. Estas secuencias son **silenciadores.** Cuando las proteínas reguladoras se unen a los silenciadores, la transcripción se apaga. Los silenciadores son un freno, un elemento de control negativo.

El descubrimiento de los intensificadores y silenciadores expandió el catálogo de lugares reguladores conocidos y forzó a los investigadores a reconsiderar la naturaleza de los genes. Los biólogos definen hoy un **gen** como una sección de DNA que codifica un polipéptido o una molécula de RNA funcionales junto con las secuencias reguladoras necesarias para la expresión.

Una vez caracterizados los intensificadores y silenciadores, estaba claro que representaban un tipo de secuencia reguladora que funcionaba de forma muy distinta a los elementos próximos al promotor. Por ejemplo, había pruebas sólidas de que GAL4 y otros tipos de proteínas reguladoras se unen a los elementos próximos al promotor e interaccionan directamente con TBP o con la RNA polimerasa, lo que estabiliza la unión y promueve la transcripción. Pero, ¿cómo puede una secuencia reguladora que está alejada del promotor ayudar a iniciar la transcripción?

¿Qué papel desempeñan las proteínas reguladoras?

Un experimento que siguió al trabajo de Tonegawa apoyó la hipótesis de que los intensificadores son lugares de unión para proteínas que regulan la transcripción. Como muestra la **Figura 18.8,** los investigadores cortaron la secuencia del intensificador de un gen productor de un anticuerpo y la empalmaron en copias del gen que codifica la proteína β-globina. Cuando se insertó este gen modificado en células productoras de anticuerpos, que normalmente no expresan el gen de la β-globina, se producía mRNA de β-globina, lo que indica que contienen algún factor que interacciona específicamente con el intensificador del gen productor del anticuerpo para inducir la transcripción. Trabajos de seguimiento demostraron que el factor es una proteína reguladora. Los intensificadores son secuencias reguladoras a los que se unen proteínas reguladoras.

Mediante el análisis de levaduras, moscas del vinagre y lombrices mutantes que tienen defectos en la expresión de genes

Experimento

Pregunta: ¿Cuál es la función de los intensificadores en la expresión génica?

Hipótesis: Los intensificadores son lugares de unión para las proteínas reguladoras que activan la transcripción.

Hipótesis nula: Los investigadores no son lugares de unión para las proteínas reguladoras que activan la transcripción.

Diseño del experimento:

Predicción: Se producirán mRNA de la β-globina en las células que tengan intensificador, pero no en las células control.

Predicción de la hipótesis nula: No se producirán mRNA de la β-globina en ninguno de los dos grupos de células.

Resultados:

	Con intensificador	Sin intensificador
Producción de mRNA de la β-globina:	ALTA	Indetectable

Conclusión: Las células productoras de anticuerpos deben contener un factor que interacciona específicamente con el intensificador del gen productor del anticuerpo, y que resulta en la transcripción.

FIGURA 18.8 Prueba de que los intensificadores participan en la expresión génica específica del tejido.

concretos, los biólogos han identificado un gran número de proteínas reguladoras que se unen a los intensificadores y silenciadores. Este programa de investigación ha corroborado una de las conclusiones más generales sobre la regulación génica en eucariotas: en especies multicelulares, distintos tipos de células expresan distintos genes porque contienen diferentes proteínas reguladoras. Las proteínas reguladoras, a su vez, se producen en respuesta a señales que llegan de otras células al principio del desarrollo embrionario. Por ejemplo, una molécula señal puede llegar a una célula al principio del desarrollo y activar la producción de proteínas reguladoras que son específicas de las células musculares. Como las proteínas reguladoras se unen a intensificadores, silenciadores y elementos específicos próximos al promotor, activan la producción de proteínas específicas del músculo (**Figura 18.9**). Si no llega la señal de «convertirse en célula muscular», entonces no se producen las proteínas reguladoras específicas del músculo y no tiene lugar la expresión de genes específicos del músculo.

En resumen, la expresión diferencial de genes se basa en la producción de proteínas reguladoras específicas. Los genes eucarióticos se encienden cuando proteínas reguladoras específicas se unen a los intensificadores y elementos próximos al promotor; los genes se apagan cuando las proteínas reguladoras se unen a las silenciadoras. Las proteínas reguladoras exclusivas son las que hacen que una célula muscular sea una célula muscular y una célula ósea sea una célula ósea.

¿Cómo controlan la transcripción las interacciones entre proteínas reguladoras y secuencias de DNA? Como veremos en la próxima sección, la iniciación de la transcripción es un proceso maravillosamente complejo en eucariotas. Requiere la actividad coordinada de muchos tipos de proteínas interaccionando entre sí y con distintas secuencias de DNA.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los genes eucarióticos tienen secuencias reguladoras llamadas elementos próximos al promotor cerca de sus promotores.
- Los genes eucarióticos también tienen secuencias reguladoras llamadas intensificadores y silenciadores, lejos de los promotores.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar la lógica del experimento que condujo al descubrimiento de un intensificador en un intrón.
2) Establecer las similitudes y diferencias entre las secuencias reguladoras del DNA bacteriano y el de eucariotas.
3) Describir cómo la expresión génica depende de la producción de proteínas reguladoras específicas en eucariotas.

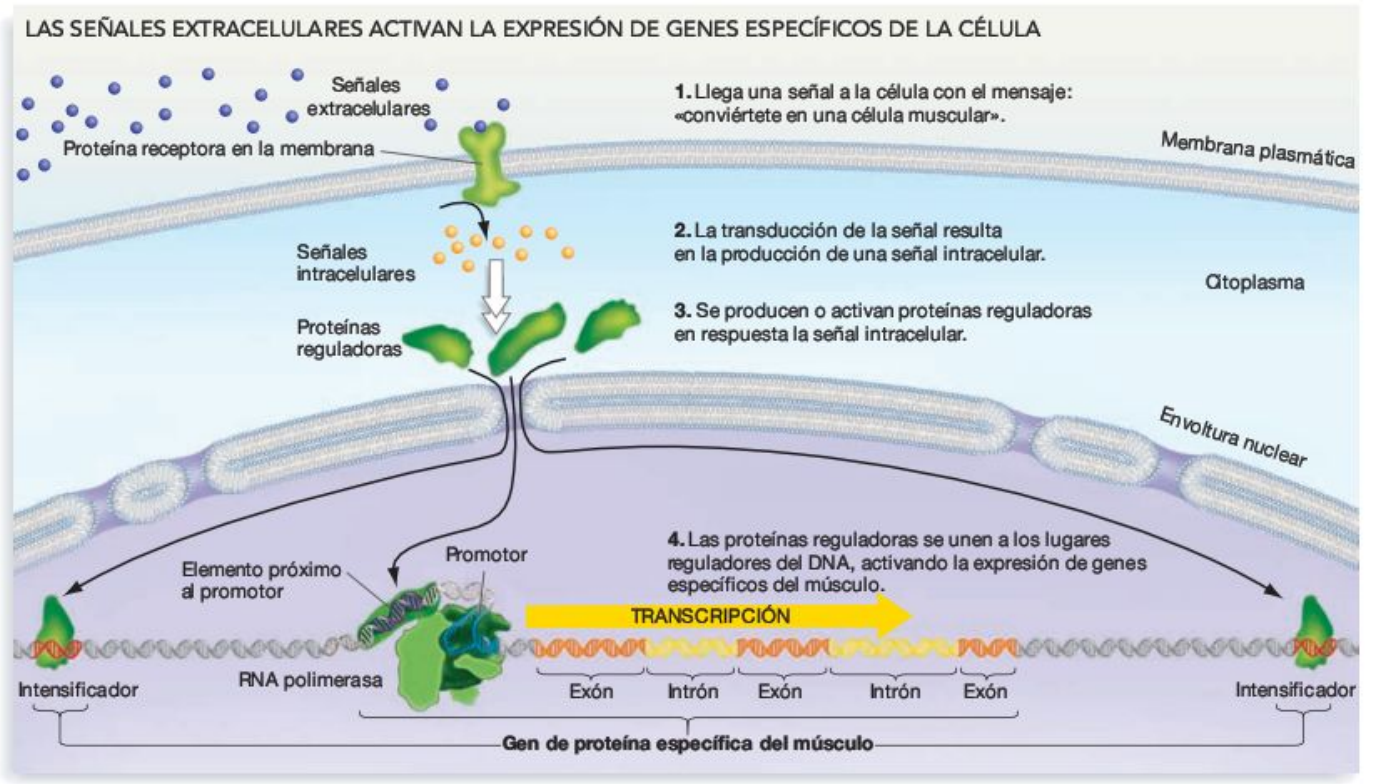


FIGURA 18.9 ¿Por qué ciertas proteínas solo se producen en determinados tipos de células? Las moléculas señal de fuera de la célula activan la producción o activación de proteínas reguladoras específicas de cada célula, que a su vez afectan a la transcripción uniéndose a intensificadores, silenciadores o elementos próximos al promotor en el DNA (véase el Capítulo 8 para un repaso de la transducción de la señal).

18.4 Iniciación de la transcripción

Siguen sin aclararse muchas cuestiones respecto al comienzo de la trascripción en eucariotas. No obstante, sí sabemos que dos amplias clases de proteínas reguladoras interaccionan con las secuencias reguladoras al principio de la transcripción: (1) factores reguladores de la transcripción y (2) factores basales de la transcripción. Los **factores reguladores de la transcripción** son proteínas que se unen a intensificadores, silenciadores o elementos próximos al promotor. Estos factores de transcripción son los responsables de la expresión de genes concretos en tipos celulares específicos y en momentos concretos del desarrollo. En cambio, los **factores basales de la transcripción,** interaccionan con el promotor y no son exclusivos de un tipo celular determinado. Deben estar presentes para que se produzca la transcripción, pero no aportan gran cosa en lo que respecta a la regulación. Por ejemplo, TBP es un factor basal de la transcripción común a todos los genes. Otros son específicos de los promotores reconocidos por las RNA polimerasa I, II o III. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de describir las similitudes y diferencias entre los factores reguladores y basales de la transcripción presentes en células musculares y los de las células nerviosas.

Además, otras proteínas llamadas **coactivadores** participan en el inicio de la transcripción. Estas no se unen al DNA, pero unen las proteínas implicadas en iniciar la transcripción, los factores basales y reguladores de la transcripción. Su actividad ayuda a explicar cómo los lugares reguladores pueden estar tan alejados del lugar de inicio de la transcripción.

La **Figura 18.10** resume cómo se inicia la transcripción en eucariotas. El primer paso es la unión de los factores reguladores de la transcripción al DNA; estos factores reclutan complejos de remodelado de la cromatina y HAT. El resultado es el remodelado de la cromatina, una «licuación» de la estructura de la cromatina. Una vez los complejos de remodelado de la cromatina y las HAT están en su sitio, abren una amplia franja de cromatina que incluye la región del promotor (paso 2).

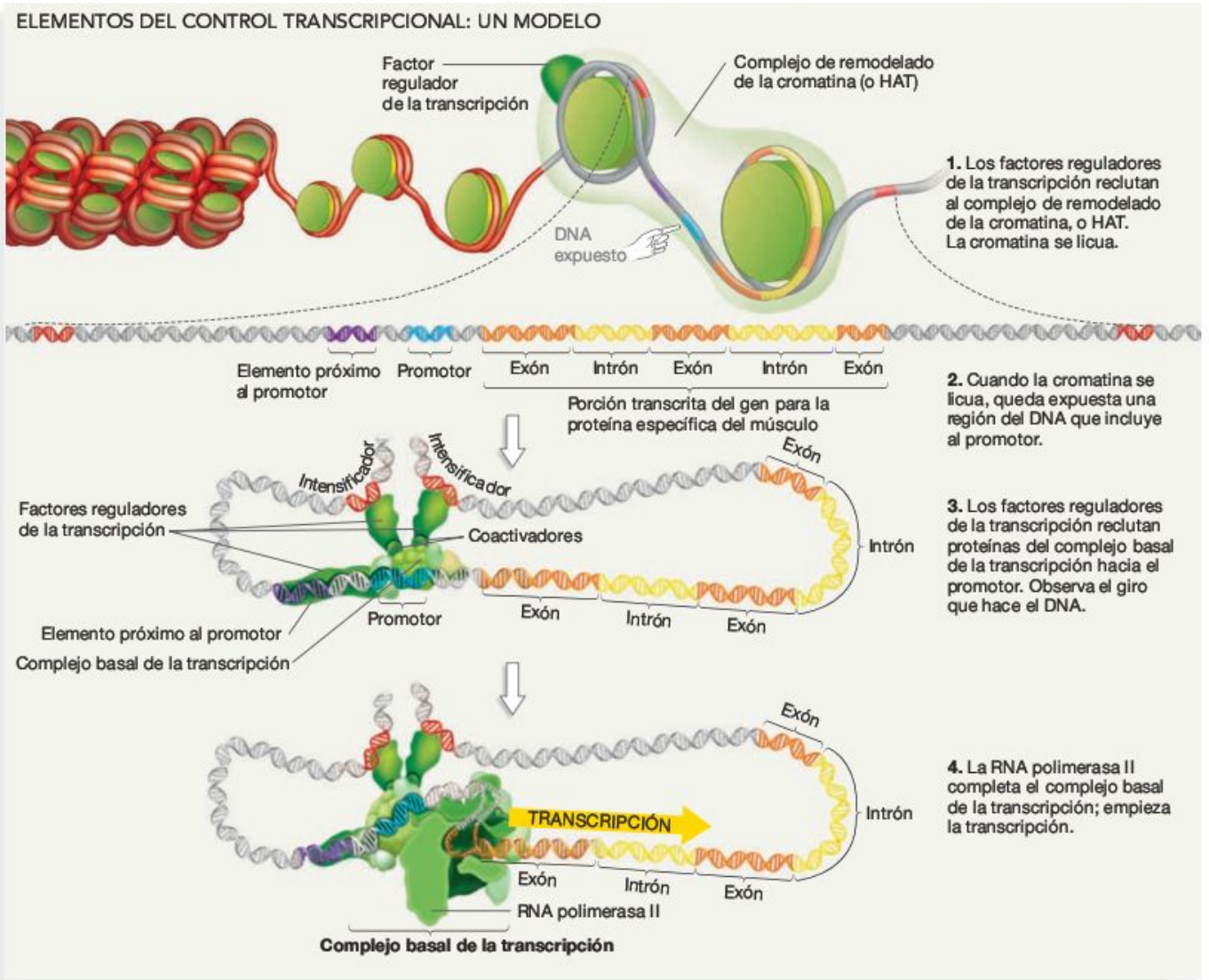


FIGURA 18.10 Elementos del control transcripcional: un modelo. De acuerdo con el modelo actualmente aceptado, la transcripción se inicia mediante una serie de pasos.

Una vez desempaquetada la cromatina, otros factores reguladores de la transcripción pueden unirse a los intensificadores y elementos próximos al promotor. Cuando están unidos al DNA, interaccionan con los factores basales de la transcripción. Como los intensificadores están situados lejos del promotor, los factores reguladores de la transcripción suelen estar alejados de los factores basales. Para que los dos grupos de proteínas contacten, el DNA hace un bucle hacia fuera y se aleja del promotor (paso 3). Cuando todos los factores basales de la transcripción se han reunido en el promotor en respuesta a las interacciones con los factores reguladores y coactivadores, forman una maquinaria multiproteica llamada **complejo basal de la transcripción.** Entonces, el complejo basal de la transcripción «recluta» a la RNA polimerasa II para que pueda empezar la transcripción (paso 4).

Si entiendes el control transcripcional en eucariotas, deberías ser capaz de explicar por qué el DNA hace un bucle alrededor del promotor cuando empieza la transcripción. También deberías ser capaz de predecir cómo es el promotor cuando los factores reguladores de la transcripción se unen a los silenciadores en vez de a los promotores.

La **Figura 18.11** muestra el complejo basal de la transcripción tal y como está ensamblado en el promotor. La construcción del complejo empieza cuando la proteína de unión a TATA (TBP) se une a la caja TATA en el promotor. En un proceso con distintos pasos (incluyendo la RNA polimerasa) se ensamblan alrededor de la TBP unida al DNA hasta 60 proteínas distintas, algunas de las cuales se asocian directamente a la TBP.

El ensamblaje del complejo basal de la transcripción depende de interacciones con factores reguladores de la transcripción que están unidos a intensificadores, silenciadores y elementos próximos al promotor. El resultado es una gran maquinaria multimolecular que se sitúa en el lugar de inicio y es capaz de empezar la transcripción. Comparado con lo que ocurre en bacterias, donde solo de 3 a 5 proteínas pueden interaccionar en el promotor para iniciar la transcripción, el estado de la cuestión en eucariotas es notablemente complicado.

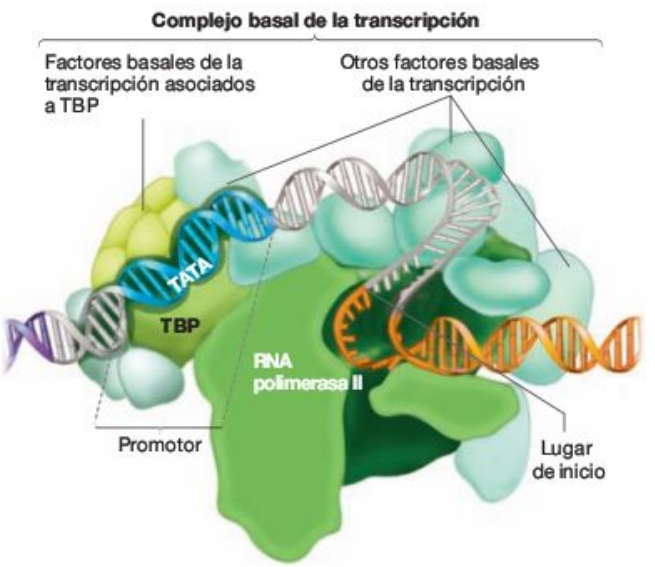


FIGURA 18.11 El complejo basal de la transcripción. Está compuesto por TBP y proteínas asociadas, otros factores basales de la transcripción, y la RNA polimerasa II.

PREGUNTA ¿En qué se parece y en qué se diferencia esta situación con los promotores bacterianos?

Actualmente, los biólogos intentan conocer cómo interaccionan exactamente los factores reguladores de la transcripción y los basales para controlar la formación del complejo basal de la transcripción. Con el gran número de proteínas implicadas, el progreso puede ser lento pero importante, porque la iniciación de la transcripción es el pilar de la expresión génica. Una cuidadosa regulación de la transcripción es crítica no solo para el desarrollo de los embriones, sino también para la vida cotidiana de los eucariotas. Ahora mismo, células de todo tu cuerpo están empezando y parando la transcripción de genes específicos en respuesta a señales de células cercanas y lejanas. Como el ambiente interno y externo de tu organismo cambia continuamente, las células cambian continuamente los genes que se transcriben.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La iniciación de la transcripción es un proceso con muchos pasos que empieza cuando los factores reguladores de la transcripción se unen al DNA y reclutan proteínas que abren la cromatina.
- Las interacciones entre los factores reguladores de la transcripción y los factores basales de la transcripción resultan en la formación del complejo basal de la transcripción y la llegada de la RNA polimerasa al lugar de inicio del gen.

Deberías ser capaz de...

1) Señalar las similitudes y diferencias entre las proteínas sigma y las proteínas reguladoras de las bacterias y los factores basales y reguladores de la transcripción presentes en eucariotas.
2) Hacer un mapa conceptual con términos encuadrados que incluyan expresión génica, bacterias, eucariotas, sigma, lugares reguladores, proteínas reguladoras, coactivadores, promotor, elemento próximo al promotor, intensificadores, silenciadores, complejo basal de la transcripción, TBP, RNA polimerasa, complejo de remodelado de la cromatina/HAT, control positivo, control negativo.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Transcription Initiation in Eukaryotes

18.5 Control postranscripcional

En el proceso de regulación de la expresión génica, el remodelado de la cromatina y la transcripción son solo el principio del cuento. Una vez producido un mRNA, tiene que suceder una serie de acontecimientos para que el producto final afecte a la célula. Cada uno de esos acontecimientos ofrece una oportunidad para regular la expresión génica, y todos se usan en algunas células al menos alguna vez. Los puntos de control incluyen ayustar los mRNA de distintas formas, alterar la velocidad a la que se produce la traducción y modificar la vida

útil de los mRNA y las proteínas una vez producida la traducción. Vamos a analizarlos de uno en uno.

Ayuste alternativo de los mRNA

Los intrones se eliminan de los transcritos primarios de RNA mientras el mensaje está todavía en el núcleo. EL mRNA resultante del ayuste consiste en secuencias codificadas por exones que están protegidas por un casquete en el extremo 5' y una larga cola de poliA en el extremo 3'. Recuerda del Capítulo 16 que el ayuste se realiza mediante maquinarias moleculares llamadas **ayustosomas.** Lo que ese capítulo no mencionaba, sin embargo, es que el ayuste significa una oportunidad más para regular la expresión génica.

En el ayuste, los cambios en la expresión génica son posibles porque se pueden eliminar exones seleccionados, además de intrones. Como resultado, del mismo transcrito primario de RNA pueden obtenerse mRNA maduros y procesados con varias combinaciones distintas de exones transcritos. Esto es importante. Si la secuencia de ribonucleótidos en el mRNA maduro varía, entonces los polipéptidos traducidos de esos mRNA maduros también variarán. Cuando el mismo transcrito primario de RNA se corta y empalma de distintas formas para producir distintos mRNA maduros y por tanto, distintas proteínas, se dice que se produce el **ayuste alternativo.**

Para ver cómo funciona el ayuste alternativo, consideremos la proteína tropomiosina, de las células musculares. El gen de la tropomiosina se expresa en el músculo esquelético y en el liso, que son dos tipos diferentes de músculos. (El músculo esquelético es el responsable de mover los huesos; el músculo liso recubre muchas partes del intestino y ciertos vasos sanguíneos. Los dos tipos de músculos están compuestos por tipos diferentes de células musculares). Como muestra la **Figura 18.12a,** el transcrito primario del gen de la tropomiosina contiene 14 exones. En las células de músculo esquelético y liso, se ayustan distintos subconjuntos de los 14 exones para producir dos mensajes diferentes para la traducción (**Figura 18.12b**). Cada mRNA maduro contiene información de una combinación distinta de exones. Como resultado del ayuste alternativo, las proteínas tropomiosinas de esos dos tipos celulares son diferentes. Una de las razones por las que el músculo esquelético y el liso son diferentes es que contienen distintos tipos de tropomiosina.

El ayuste alternativo está controlado por proteínas que se unen a los mRNA en el núcleo e interaccionan con los ayustosomas. Cuando las células que están destinadas a convertirse en músculo esquelético o en músculo liso se están desarrollando, reciben señales que provocan la producción de proteínas específicas que son activas en la regulación del ayuste. En vez de transcribir distintas versiones del gen de la tropomiosina, las células ayustan el mismo transcrito primario de RNA, de distintos modos.

Antes de que la importancia del ayuste alternativo se apreciara ampliamente, se consideraba que un gen era una secuencia de nucleótidos que codificaba una única proteína o RNA. Según este punto de vista, el número estimado de genes en el genoma humano solía situarse entre 60.000 y 100.000. Sin embargo, una vez dispusieron del genoma completo los investigadores se dieron cuenta de que realmente tenemos menos de 20.000 genes. Aunque nuestros genomas contienen un número relativamente pequeño de genes, datos recientes indican que al menos el 35 por ciento de los genes humanos sufren ayuste alternativo. Así pues, se cree que el número de proteínas diferentes que tus células pueden producir está entre 100.000 y 1 millón.

Gracias a resultados como estos, ahora hay que considerar a los genes como secuencias de DNA que son capaces de dirigir la producción de uno o más polipéptidos o RNA relacionados. El récord actual de mRNA derivados de un gen lo ostenta el gen *Dscam* de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*. Los productos de este gen participan en guiar a las células nerviosas en crecimiento dentro del embrión. Como el ayuste del transcrito primario da lugar a unas 38.000 formas distintas de mRNA, el gen *Dscam* puede producir unos 38.000 productos diferentes. Si entiendes el ayuste alternativo, deberías ser capaz de explicar por qué no se produce en bacterias, comentar su relación con la evolución de la envoltura nuclear e indicar dónde sucede en la Figura 18.1.

Estabilidad del mRNA y la interferencia de RNA

Una vez completado el ayuste y que los mRNA procesados se exporten al citoplasma, entran en juego nuevos mecanismos reguladores. Por ejemplo, se sabe desde hace mucho que la vida útil de un mRNA en la célula puede variar. El mRNA de la caseína (la proteína principal de la leche) se produce en el tejido de la glándula mamaria de los mamíferos hembra. Normalmente, muchos de esos mRNA solo duran una hora en la célula, y se produce poca caseína.

FIGURA 18.12 El ayuste alternativo produce más de un mRNA maduro del mismo gen. (a) El gen de la tropomiosina tiene un gran conjunto de intrones y exones. Los exones morados están en la tropomiosina del músculo esquelético, y los exones azules están en la tropomiosina del músculo liso. Los exones naranjas se encuentran en la tropomiosina de ambos tipos de células musculares. **(b)** En las células del músculo liso y el esquelético, el ayuste alternativo provoca la producción de distintos mRNA maduros de la proteína tropomiosina.

Pero cuando un ratón hembra está lactando, las moléculas reguladoras ayudan a los mRNA a durar casi 30 veces más, provocando un gran aumento de la producción de caseína. En el caso de la caseína, la estabilidad del mRNA se asocia con cambios en la longitud de la cola de poliA.

En muchos casos, la vida útil de un mRNA está controlada por minúsculas moléculas de RNA de hebra simple que se unen a secuencias complementarias del mRNA. Una vez que parte de un mRNA se convierte en bicatenario (doble hebra) por este proceso, proteínas específicas degradan el mRNA o impiden que se traduzca a un polipéptido. Este fenómeno se conoce como **interferencia de RNA.** ¿Cómo funciona?

Como muestra la **Figura 18.13,** la interferencia de RNA empieza cuando la RNA polimerasa transcribe secuencias de DNA que codifican un producto inusual: una pequeña molécula de RNA que se dobla sobre sí misma para formar una horquilla (paso 1). La formación de la horquilla tiene lugar porque los pares de secuencias dentro del transcrito de RNA son complementarios. Parte del RNA es recortado por enzimas en el núcleo, después el segmento de doble hebra que queda se exporta al citoplasma (paso 2). En el citoplasma, la secuencia de RNA de doble hebra es cortada por otra enzima en moléculas de unos 22 nucleótidos normalmente. Una de estas cortas hebras de RNA es captada por un grupo de proteínas llamadas complejo silenciador inducido por RNA, o RISC (paso 3). El RNA de hebra simple sostenido por el RISC se llama **microRNA** (**miRNA**). Una vez forma parte de un RISC, el miRNA se une a sus secuencias complementarias en un RNA diana (paso 4). Si el emparejamiento entre un miRNA y un mRNA es perfecto, una enzima del RISC destruye el mRNA cortándolo en dos (paso 5). En efecto, unirse estrechamente a un miRNA significa el «beso de la muerte» para el mRNA. Si el emparejamiento no es perfecto, el mRNA no es destruido. En cambio, se inhibe su traducción. En ambos casos, los miRNA son los responsables de interferir con los mRNA, de ahí que el fenómeno se conozca como interferencia de RNA.

Los primeros artículos sobre la interferencia de RNA se publicaron a mediados de la década de 1990, y los primeros miRNA se caracterizaron en 2001. En el escaso tiempo transcurrido desde entonces, la investigación sobre los miRNA y la interferencia de RNA prácticamente se ha disparado. Como muchos miRNA regulan más de un mRNA, se estima que aproximadamente el 20-30 por ciento de todos los genes de plantas y animales están regulados por estas minúsculas moléculas.

Aunque todavía queda mucho por saber respecto a qué hacen los miRNA y cómo se regulan, su descubrimiento ha tenido un gran impacto en cómo consideran los biólogos la regulación génica en eucariotas. Justo cuando los investigadores pensaban que estaban empezando a entender el control de los genes eucariotas, apareció la interferencia de RNA y añadió una capa de complejidad completamente nueva. Si entiendes la interferencia de RNA, deberías ser capaz de señalar dónde tiene lugar en la Figura 18.1.

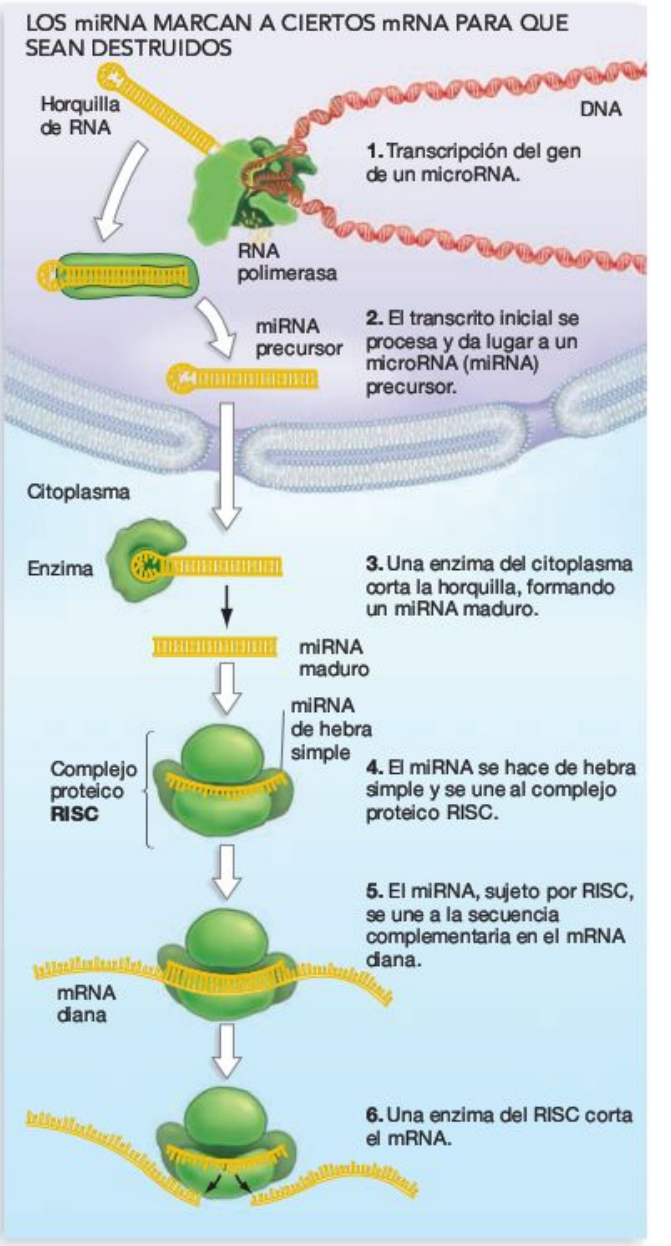


FIGURA 18.13 Interferencia de RNA: los microRNA marcan a ciertos mRNA para que sean destruidos.

¿Cómo se controla la traducción?

Interrumpir o empezar la traducción es un mecanismo frecuente para controlar la expresión génica. Aunque la interferencia de RNA opera habitualmente a nivel del mRNA (una vez completo el procesamiento del RNA pero independientemente de la maquinaria de traducción) muchos de los pequeños RNA responsables de la interferencia de RNA alteran la traducción directamente. En otros casos, mecanismos que no implican los miRNA son los responsables de controlar los tiempos y velocidades de la traducción. Los ejemplos mejor estudiados dependen de proteínas reguladoras que se unen a los mRNA o a los ribosomas.

- En muchas especies de animales, los óvulos están cargados de mRNA que no se traducen hasta que tiene lugar la fecundación. Las proteínas producidas a partir de esos mensajes están implicadas en dirigir el desarrollo inicial del em-

brión, así que no se necesitan hasta que la fecundación se ha completado. La traducción de los mRNA del óvulo se impide cuando una proteína reguladora se une a ellos, o cuando el casquete o la cola del mRNA se modifican.

- La transcripción global de una célula puede ralentizar o interrumpirse en respuesta a un incremento repentino de temperatura o una infección vírica. La ralentización se produce porque las proteínas reguladoras añaden un grupo fosfato a una proteína que es parte del ribosoma. Quizá recuerdes de capítulos anteriores que la fosforilación frecuentemente produce cambios en la forma y reactividad química de las proteínas. En el caso de la proteína ribosómica fosforilada, el cambio de forma ralentiza o impide la traducción. Para la célula, este cambio drástico en la expresión génica puede suponer la diferencia entre la vida y la muerte. Si el peligro se debe a un aumento repentino de la temperatura ambiente que altera el plegamiento de las proteínas, apagar la traducción impide la producción de polipéptidos mal plegados; si el culpable es un virus, la célula evita fabricar proteínas víricas.

Observaciones como estas son un recordatorio de que la expresión génica puede regularse en muchos puntos: a nivel de la estructura de la cromatina, iniciación de la transcripción, procesamiento del RNA, vida útil del RNA y traducción. El sexto y último nivel tiene lugar cuando la traducción se ha completado. En muchos casos, las proteínas no se activan en cuanto se producen.

Control postraducción

El control de la expresión génica puede continuar incluso después de que haya tenido lugar la traducción y un producto proteico esté completo. Recuerda del Capítulo 17 que en las bacterias los mecanismos de regulación postraducción son importantes ya que permiten a la célula responder rápidamente a las nuevas condiciones. Lo mismo ocurre en los eucariotas. En vez de esperar a que ocurran la transcripción, el procesamiento del RNA y la traducción, la célula puede responder a la alteración de las condiciones activando o inactivando rápidamente proteínas existentes. Sin embargo, los mecanismos reguladores que tienen lugar al final del flujo de información desde el DNA al RNA y las proteínas implican un intercambio entre rapidez y uso de recursos, porque la transcripción y traducción requieren energía y materiales.

Como ejemplo de control postraducción, consideremos un grupo de factores reguladores de la transcripción llamados **transductores de señal y activadores de la transcripción (STAT).** Los STAT son abundantes en el citoplasma de los leucocitos de mamíferos, donde normalmente residen como una cadena simple de polipéptido. En esta forma, los STAT son inactivos. Pero cuando una molécula señal se une a un receptor en la superficie celular, se desencadena una serie de acontecimientos (**Figura 18.14**). Cuando el receptor se activa con la señal, añade un fosfato a un polipéptido STAT, activando la formación de un **dímero** (una unidad compuesta por dos partes). El dímero de STAT activado va entonces al núcleo, se une a un intensificador, y activa la transcripción de genes que desencadenan el crecimiento y la división celulares. De este

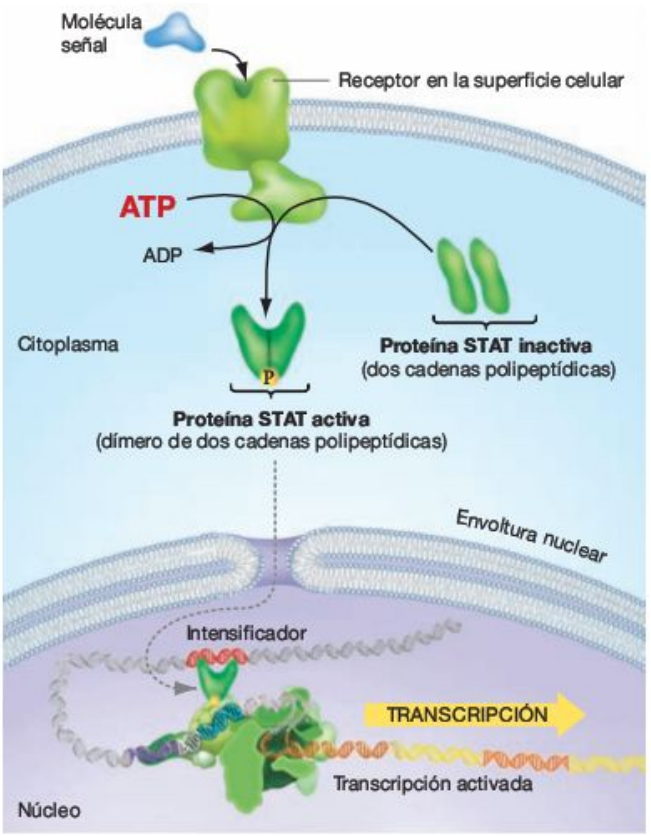


FIGURA 18.14 Las STAT activan la transcripción cuando son fosforiladas. La transducción de la señal activa fosforilaciones que provocan que dos polipéptidos STAT se unan y formen un dímero activado. Las proteínas STAT activadas entran en el núcleo, se unen al DNA, y activan la transcripción de los genes diana seleccionados.

modo, los STAT son elementos cruciales en la vía de transducción de la señal necesaria para que tus leucocitos respondan a las bacterias y virus invasores, y a otras amenazas.

La fosforilación es un mecanismo frecuente de control postraducción de la expresión génica, especialmente en las vías de transducción de la señal (véase el Capítulo 8). Sin embargo, solo es uno de varios mecanismos de control postraducción documentados. La actividad de una proteína también puede modificarse por plegamientos o por enzimas que arrancan una parte de la molécula o degradan toda la estructura. Pero independientemente del mecanismo, el control postraducción se asocia con cambios especialmente rápidos en la expresión génica.

Una retrospectiva de 50 años: ¿en qué se parecen la expresión génica de bacterias y la de eucariotas?

Durante unas cinco décadas, los biólogos han estado estudiando el control de la expresión génica. Casi en cuanto conocieron que la información del DNA se transcribe al RNA y después se traduce a proteínas, los investigadores empezaron a hacerse preguntas sobre la regulación de ese flujo de información. Los primeros estudios sobre bacterias establecieron la existencia de promotores, la estructura y función de las pro-

teínas y secuencias reguladoras, y los principios del control positivo y negativo. Trabajos más recientes en eucariotas han subrayado la importancia de la estructura de la cromatina, el ayuste alternativo y la interferencia de RNA.

¿Cuáles son las diferencias fundamentales en la regulación de la expresión génica en bacterias y en eucariotas? Los biólogos apuntan a cuatro diferencias principales, dos de las cuales implican niveles de control presentes en eucariotas pero no en bacterias:

1. *Empaquetamiento:* la estructura de la cromatina del DNA eucariótico debe abrirse para que TBP, el complejo basal de la transcripción y la RNA polimerasa consigan acceder a los genes y empezar la transcripción. Un mensaje clave es que, como el DNA eucariótico está empaquetado tan densamente, el estado por defecto de la transcripción en eucariotas es estar apagada. En cambio, el estado por defecto de la transcripción en bacterias, que carecen de histonas y tienen promotores completamente accesibles, es estar encendida. La estructura de la cromatina proporciona un mecanismo de control negativo que no existe en las bacterias.
2. *Ayuste alternativo:* antes de la traducción, los transcritos primarios en eucariotas deben someterse al ayuste, un proceso muy raro en bacterias y arqueas. La consecuencia básica es que la correspondencia uno a uno entre el número de genes y el número de productos génicos observada en bacterias y arqueas no se cumple en eucariotas. En cambio, cada gen eucariótico puede codificar desde uno a miles de productos distintos.
3. *Complejidad:* el control transcripcional es mucho más complejo en eucariotas que en bacterias. La función de las proteínas sigma en las bacterias es análoga a la función del complejo basal de la transcripción en eucariotas. Del mismo modo, la función de CAP, el represor y otras proteínas reguladoras es análoga a la función de los factores reguladores de la transcripción de los eucariotas. Pero solo el número de proteínas eucariotas implicadas en la regulación transcripcional (y la complejidad de sus interacciones) empequeñece a sus análogas bacterianas.
4. *Expresión coordinada:* en bacterias, los genes que participan en la misma respuesta celular están organizados en operones controlados por un único promotor. Como sus mRNA policistrónicos se traducen juntos, se producen varias proteínas de forma coordinada. En cambio, los operones son raros en eucariotas. En estos organismos, genes que están físicamente diseminados pueden expresarse al mismo tiempo porque un único conjunto de factores reguladores de la transcripción pueden activar la transcripción de distintos genes. Por ejemplo, los genes específicos del músculo presentes en varios cromosomas distintos pueden transcribirse en respuesta al mismo factor regulador de la transcripción específico del músculo. De este modo, los eucariotas coordinan la expresión de genes funcionalmente relacionados.

Hasta ahora, los biólogos no han encontrado una buena explicación a por qué la expresión génica es mucho más compleja en eucariotas unicelulares que en bacterias y arqueas. Todos los organismos unicelulares tienen que responder a los cambios ambientales de forma adecuada. Es más fácil generar una hipótesis lógica para explicar por qué la expresión génica es compleja en los eucariotas pluricelulares. En estos organismos, las células tienen que diferenciarse cuando el individuo se desarrolla. Los cambios en la expresión génica son los responsables de la diferenciación de células musculares, células óseas, células de hojas y de flores en respuesta a señales de otras células. La necesidad de que cada tipo celular tenga un patrón único de expresión génica podría explicar por qué el control de la expresión génica es muchísimo más complejo en los eucariotas pluricelulares que en las bacterias.

Una de las dos grandes fronteras de la investigación sobre la expresión génica es conocer cómo las señales del desarrollo producen una expresión génica específica para la célula en los organismos pluricelulares. La otra gran frontera es entender cómo ciertos defectos de la regulación génica resultan en el crecimiento celular incontrolado y el conjunto de enfermedades llamadas cáncer.

18.6 Relación entre el cáncer y los defectos de la regulación génica

La regulación normal de la expresión génica resulta en el desarrollo ordenado de un embrión y las respuestas adecuadas a los cambios ambientales. La regulación anormal de la expresión génica, en cambio, puede provocar anomalías del desarrollo y enfermedades como el cáncer. Hay cientos de cánceres distintos. Estas enfermedades son tremendamente variables respecto a los tejidos afectados, la velocidad de progresión y su pronóstico. Como los defectos subyacentes, los síntomas y las consecuencias son tan diversos, el cáncer no es una enfermedad única sino una familia de enfermedades relacionadas. Los cánceres están relacionados porque todos tienen su origen en el crecimiento celular incontrolado. Sin embargo, para que un cáncer sea peligroso tienen que suceder otras dos cosas: las células que están creciendo rápidamente deben metastatizar, lo que significa que algunas células salen de su punto de origen e invaden otros tejidos (véase el Capítulo 11), y deben estimular el crecimiento de vasos sanguíneos que les aporten nutrientes.

Aquí consideraremos el primer paso en la formación del cáncer, y la pregunta de qué causa el crecimiento celular incontrolado. La respuesta breve es que cada tipo de cáncer está causado por un grupo distinto de defectos genéticos que conducen al crecimiento celular incontrolado. La respuesta más extensa y precisa se basa en dos observaciones cruciales. En primer lugar, recuerda del Capítulo 11 que el cáncer resulta de defectos en las proteínas que controlan el ciclo celular. En segundo lugar, el cáncer se asocia a mutaciones que alteran genes clave. Por ejemplo, en el Capítulo 14 se relacionó la enfermedad *xeroderma pigmentosum,* causante de cáncer, con defectos en la reparación del DNA. Esta asociación corrobora la hipótesis de que el aumento de la tasa de mutaciones está implicado en el cáncer. La hipótesis también recibe apoyo de la observación de que las personas expuestas a **mutágenos** (radiaciones o sustancias químicas que inducen mutaciones) tienen más riesgo de padecer cáncer. Por ejemplo, la tasa de cáncer fue muy alta en las decenas de miles de personas que se expusieron

a las dosis masivas de radiación de las bombas atómicas lanzadas sobre Hiroshima y Nagasaki (Japón) al final de la Segunda Guerra Mundial. La relación entre mutación y cáncer es tan fuerte que los presuntos **carcinógenos químicos** (compuestos causantes de cáncer) se ponen primero a prueba según su capacidad de producir mutaciones en bacterias.

La pregunta fundamental de la biología del cáncer se acerca más una vez reconocida la función de los reguladores del ciclo celular y las mutaciones. Ahora podemos preguntar: ¿qué genes alteran el ciclo celular y desencadenan el crecimiento celular incontrolado al mutar?

Intensas investigaciones durante las dos últimas décadas han demostrado que muchos cánceres se asocian con mutaciones en los factores reguladores de la transcripción. Estas mutaciones llevan al cáncer cuando afectan a una de estas dos clases de genes: (1) genes que detienen o ralentizan el ciclo celular, y (2) genes que activan el crecimiento y la división celular al iniciar fases concretas del ciclo celular.

Los genes que detienen o ralentizan el ciclo celular se llaman genes **supresores de tumores.** Sus productos impiden que el ciclo celular progrese a no ser que señales específicas indiquen que las condiciones son adecuadas para continuar con la mitosis y la división celular. Si una mutación altera la función normal de un gen supresor de tumores, entonces se elimina un «freno» crucial del ciclo celular.

Los genes que favorecen el crecimiento celular mediante la activación de fases específicas del ciclo celular se llaman **protooncogenes** (literalmente, «primer-cáncer-genes»). En células normales, los protooncogenes son necesarios para iniciar cada fase del ciclo celular. Sin embargo, solo están activos cuando las condiciones son adecuadas para crecer. En las células cancerosas, los defectos en la regulación de los protooncogenes hacen que estos genes estimulen el crecimiento todo el tiempo. En casos como este, una mutación ha convertido el protooncogen en un **oncogen,** un alelo que promueve el desarrollo del cáncer.

Para entender mejor cómo pueden provocar cáncer los defectos de la expresión génica, considera la investigación del gen que es defectuoso con mayor frecuencia en los cánceres humanos. El gen se llama ***p53*** porque la proteína que codifica tiene un peso molecular de unos 53 kilodaltons (53.000 daltons, o 53.000 amu; véase el Capítulo 2). Los estudios de secuenciación del DNA han revelado que formas mutantes y no funcionales del *p53* están presentes en más de la mitad de todos los cánceres humanos. El gen *p53* codifica un factor regulador de la trascripción.

¿Cuál es la relación entre una pérdida de la actividad de la proteína p53 y el cáncer? Una observación crucial indicó una respuesta a esta pregunta: cuando los investigadores expusieron células humanas normales, no cancerosas, a radiación UV, los niveles de la proteína p53 aumentaron significativamente. Recuerda del Capítulo 14 que la radiación UV lesiona el DNA. Estudios de seguimiento confirmaron que hay una correlación estrecha entre el daño al DNA y la cantidad de p53 en una célula. Además, los análisis de la estructura de la proteína demostraron que contiene un dominio de unión al DNA.

Estas observaciones llevaron a la hipótesis de que p53 es un factor de transcripción que funciona como el freno principal del ciclo celular. En este modelo, la p53 se activa cuando tiene lugar la lesión del DNA. La proteína activada se une a los intensificadores de genes que interrumpen el ciclo celular. Una vez activados estos genes, la célula tiene tiempo para reparar su DNA antes de seguir creciendo y dividiéndose.

Investigaciones recientes han demostrado que este modelo de funcionamiento de la p53 es correcto en casi todos los detalles. Por ejemplo, consideremos los resultados de estudios con cristalografía por rayos X. Los modelos tridimensionales generados por esta técnica confirmaron que p53 se une directamente al DNA (**Figura 18.15**). Además, los investigadores que localizaron las mutaciones que hacen defectuosa a la p53 encontraron que prácticamente todas las mutaciones causantes de cáncer estaban localizadas en el lugar de unión al DNA de la p53 (véanse los aminoácidos resaltados en la Figura 18.15). Esta observación apoya la hipótesis de que las formas defectuosas de la proteína no pueden unirse a los intensificadores. Además, los investigadores han documentado que uno de los genes inducidos por p53 codifica una proteína que impide que las proteínas reguladoras del ciclo celular desencadenen la fase M (mitosis).

Investigaciones recientes también han demostrado que, cuando el DNA de una célula está muy dañado y no puede repararse, la p53 activa la transcripción de genes que hacen que la célula se quite la vida ella misma mediante apoptosis (véase el Capítulo 11). Pero si las mutaciones del gen *p53* hacen que el producto proteico sea inactivo, entonces las células dañadas no se detienen ni se mueren. Continúan avanzando por el

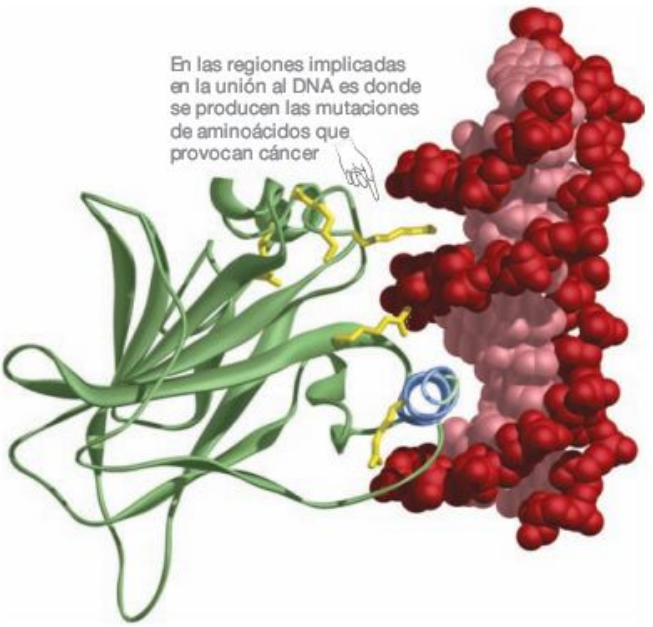


FIGURA 18.15 La p53 es una proteína de unión al DNA que funciona como un supresor de tumores. Modelo de lazos que muestra el dominio de unión al DNA de la p53. En pacientes con cáncer, los aminoácidos destacados en amarillo son frecuentemente distintos de las versiones normales. La molécula en rojo y rosa es DNA.

PREGUNTA ¿Por qué la sustitución de un aminoácido por otro en uno de los lugares destacados afectaría la capacidad de una proteína de unirse al DNA? ¿Qué le sucede a una célula cuando la p53 no se puede unir eficazmente al DNA?

ciclo celular, excepto que ahora es más probable que contengan muchas mutaciones por el daño al DNA que llevan. Si estas mutaciones crean oncogenes, las células han recorrido una parte crucial del camino al cáncer.

En resumen, *p53* funciona como un gen supresor de tumores. Impide el inicio del cáncer interrumpiendo el ciclo celular cuando el DNA resulta dañado. Cuando *p53* funciona con normalidad, las mutaciones que producen oncogenes son reparadas o eliminadas antes de que pueda empezar el crecimiento celular incontrolado. El papel del *p53* en la prevención del cáncer es tan importante que los biólogos llaman a este gen «el guardián del genoma». Actualmente, la investigación sobre la proteína p53 progresa en dos frentes: los biólogos están intentando identificar más genes que sean regulados por esta proteína y encontrar moléculas que puedan servir de fármacos anticáncer mimetizando la forma y actividad de p53.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El cáncer está asociado con mutaciones y con la pérdida de control sobre el ciclo celular.
- Puede producirse crecimiento celular incontrolado cuando una proteína que activa el ciclo celular se activa de forma constitutiva por una mutación en un gen regulador.
- Puede producirse crecimiento celular incontrolado cuando los genes supresores de tumores dejan de funcionar, debido a una mutación.

Deberías ser capaz de...

Explicar por qué se producen mutaciones *knock-out* (pérdida de función) en el *p53* en tantos cánceres.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los cambios en la expresión génica permiten a las células eucariotas responder a los cambios del medio y inducen el desarrollo de distintos tipos de células.

En una eucarionta pluricelular, los distintos tipos de células son radicalmente diferentes en tamaño, forma y función, aunque todos tienen el mismo DNA. Las células no son distintas porque tengan distintos genes, sino porque expresan distintos genes.

En los embriones, las células empiezan a expresar genes específicos en respuesta a señales de otras células. Como las distintas células reciben señales diferentes, una célula podría empezar a expresar genes específicos del músculo mientras que otra célula cercana expresaría genes específicos del hueso. Una vez que las células han madurado, continúan recibiendo señales liberadas por otras células que llevan información acerca de cambios en el medio. En respuesta, pueden darse cambios en la expresión génica.

En células embrionarias y maduras, la expresión génica se regula en varios puntos. La transcripción de genes específicos puede iniciarse o reprimirse, los mRNA pueden ayustarse de distintas formas para fabricar un producto diferente, la vida útil de mRNA concretos puede alargarse o acortarse, y la vida útil o actividad de proteínas específicas puede alterarse.

Deberías ser capaz de explicar por qué los genes específicos del músculo se expresan en las células musculares mientras que genes cercanos, específicos de los nervios, no lo hacen.

En eucariotas, el DNA está empaquetado junto con proteínas, formando estructuras complejas que deben abrirse antes de que tenga lugar la transcripción.

El DNA eucariótico está envuelto por histonas para formar un nucleosoma similar a las cuentas de un collar, que a su vez se enrolla en fibras de 30 nm y en estructuras de cromatina de alto grado. La transcripción no puede iniciarse hasta que la interacción entre el DNA y las histonas de la cromatina se relaje. Estos cambios dependen de la acetilación o metilación de histonas y de la acción de maquinarias moleculares llamadas complejos de remodelado de la cromatina.

Deberías ser capaz de dibujar un gen cuando la cromatina está condensada y cuando está licuada.

En eucariotas, la transcripción solo puede iniciarse cuando proteínas específicas se unen al promotor y a secuencias reguladoras que pueden estar cerca del promotor o alejadas de él.

Los factores reguladores de la transcripción son proteínas que se unen a secuencias reguladoras llamadas intensificadores y silenciadores, que a menudo están situadas a distancia del gen en cuestión, o bien a secuencias próximas al promotor cerca del inicio de la secuencia codificadora. Los primeros factores reguladores de la transcripción que se unen al DNA reclutan proteínas que aflojan la pinza de las histonas sobre el gen, haciendo que el promotor sea accesible a los factores basales de la transcripción. Las interacciones entre factores reguladores y basales de la transcripción llevan a la formación del complejo basal de la transcripción. Una vez formado este gran complejo multiproteico, la RNA polimerasa acude al lugar y empieza la transcripción.

Deberías ser capaz de dibujar cómo es un gen eucariótico cuando está siendo trascrito. Señala los intensificadores, elementos próximos al promotor, el promotor, factores reguladores de la transcripción, factores basales de la transcripción y RNA polimerasa.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Transcription initiation in Eukaryotes

El ayuste alternativo permite que un único gen codifique varios productos diferentes.

Una vez transcrito un mensaje, otros elementos reguladores entran en escena. El ayuste alternativo permite que un único gen produzca más de un mRNA y más de una proteína. Está regulado por proteínas que interaccionan con el ayustosoma.

Deberías ser capaz de explicar por qué los humanos tienen tan pocos genes.

Una vez que un mRNA está en el citoplasma, la expresión génica se controla mediante moléculas que regulan (1) la vida útil de los mRNA, (2) la eficiencia de la traducción, y (3) la activación o inactivación de los productos proteicos.

La interferencia de DNA tiene lugar cuando minúsculas hebras de RNA, llamadas microRNA (miRNA), se unen a los mRNA junto con el complejo proteico llamado RISC, y marcan a los mRNA para ser degradados, o cuando pequeños RNA inhiben la traducción. Una vez que ocurre la traducción, las proteínas pueden activarse o desactivarse mediante la adición o eliminación de un grupo fosfato, o bien por otros métodos.

Deberías ser capaz de dibujar la interacción entre un miRNA, RISC y un mRNA.

Puede aparecer cáncer cuando las mutaciones alteran los genes que regulan los genes de control del ciclo celular.

El ciclo celular está controlado por genes específicos. Pero si las mutaciones alteran los factores de transcripción que controlan el ciclo celular, puede aparecer un crecimiento celular incontrolado y formarse tumores. Por ejemplo, el factor regulador de la transcripción *p53* es el responsable de detener el ciclo celular cuando el DNA está dañado. Si *p53* sufre una mutación de modo que impide que su producto proteico se una al DNA, el ciclo celular no se detiene y el DNA dañado no se repara, provocando mutaciones.

Deberías ser capaz de explicar por qué el cáncer es frecuente en personas que han estado expuestas a altos niveles de radiación, y por qué es más frecuente en personas mayores que en jóvenes.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué es la cromatina?
   a. El núcleo proteico del nucleosoma, que consiste en histonas.
   b. La fibra de 30 nm.
   c. El complejo DNA-proteínas presente en eucariotas.
   d. Las histonas y proteínas no histonas del núcleo de los eucariotas.
2. ¿Qué es un supresor de tumores?
   a. Un gen asociado a la formación de tumores cuando su producto no funciona.
   b. Un gen asociado a la formación de tumores cuando su producto funciona con normalidad.
   c. Un gen que acelera el ciclo celular y conduce al crecimiento celular acelerado.
   d. Un gen que codifica un factor de transcripción implicado en la formación de tumores.
3. ¿Cuál de las siguientes frases acerca de los intensificadores es cierta?
   a. Contienen una secuencia de bases exclusiva llamada caja TATA.
   b. Solo están en las regiones que flanquean el extremo 5'.
   c. Solo están en los intrones.
   d. Se encuentran en distintos lugares y son funcionales en cualquier orientación.
4. En eucariotas, ¿por qué ciertos genes solo se expresan en determinados tipos de células?
   a. Distintos tipos celulares contienen genes diferentes.
   b. Distintos tipos de células tienen los mismos genes pero diferentes promotores.
   c. Distintos tipos de células tienen los mismos genes pero diferentes intensificadores.
   d. Distintos tipos de células tienen diferentes factores reguladores de la transcripción.
5. ¿Qué es el ayuste alternativo?
   a. Las fosforilaciones que conducen a distintos tipos de regulación postraducción.
   b. El procesamiento de los mRNA que conducen a cortar y empalmar distintas combinaciones de exones.
   c. Los plegamientos que provocan distintas conformaciones en las proteínas.
   d. La acción de las proteínas reguladoras que varían la vida útil de un mRNA.
6. ¿Qué tipo de proteínas se unen a los elementos próximos al promotor?
   a. El complejo basal de la transcripción.
   b. El complejo basal de la transcripción y la RNA polimerasa.
   c. Los factores basales de la transcripción.
   d. Los factores reguladores de la transcripción.

Respuestas: 1. c; 2. a; 3. d; 4. d; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe las similitudes y diferencias de (a) intensificadores y el lugar CAP; (b) elementos próximos al promotor y el operador del operón *lac*; (c) los factores basales de la transcripción y sigma; y (d) promotores eucarióticos y promotores bacterianos.
2. ¿Por qué la cromatina tiene que ser «remodelada» para que se produzca la transcripción? ¿Por qué era lógico observar que las interacciones DNA-proteínas pueden debilitarse mediante la adición de grupos acetilo a las histonas?
3. Describe las similitudes y diferencias de (a) intensificadores y silenciadores; (b) intensificadores y elementos próximos al promotor; (c) factores de transcripción y coactivadores; y (d) factores reguladores de la transcripción y factores basales de la transcripción.
4. Explica la relación entre el emparejamiento de bases complementarias y la interferencia de DNA. Indica de qué manera podrían utilizarse como fármacos los miRNA que sean complementarios a RNA víricos.
5. Ahora que se ha secuenciado el genoma humano, los investigadores calculan que contiene menos de 20.000 genes. Previamente, la mayoría de los investigadores pensaba que el genoma humano tenía al menos unos 100.000 genes. Explica por qué el ayuste alternativo puede explicar la discrepancia entre el número de genes observado y el previsto.
6. Explica por qué las mutaciones de las proteínas reguladoras y secuencias reguladoras pueden provocar la pérdida de control sobre el ciclo celular y la aparición de cáncer. Pon un ejemplo concreto.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

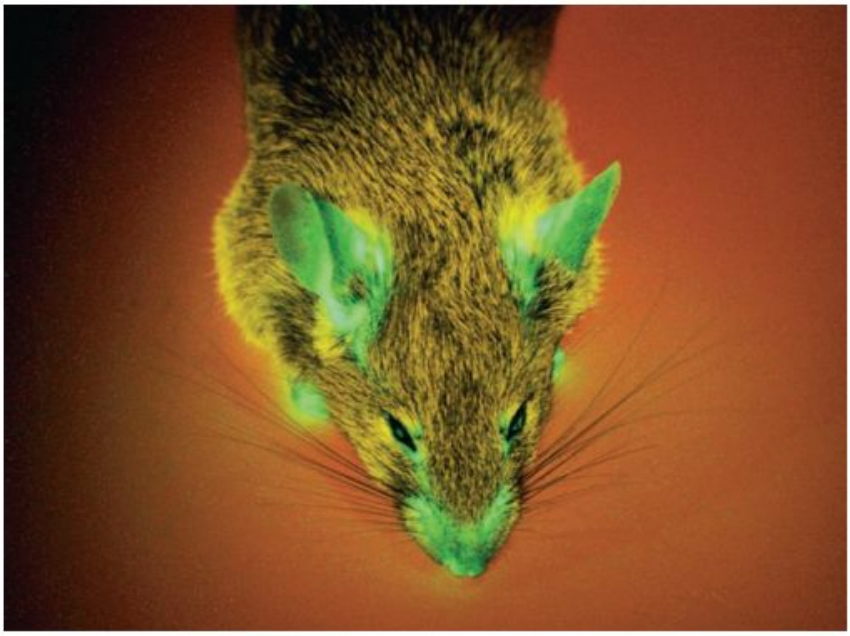
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Las proteínas histonas se han conservado enormemente a lo largo de la evolución. Las histonas de la mosca del vinagre y las personas, por ejemplo, tienen una secuencia de aminoácidos casi idéntica. Explica esta observación (pista: ¿cuáles son las consecuencias de una mutación en una histona?).
2. El cáncer es más frecuente en tejidos en los que la división celular es frecuente, como las células sanguíneas y las células que recubren el interior de los pulmones y el intestino. ¿Por qué es lógica esta observación?
3. La concentración de la proteína p53 en el citoplasma aumenta tras un daño al DNA. Diseña un experimento para determinar si este aumento se debe a un incremento de la transcripción del gen p53 o a la activación de proteínas p53 preexistentes mediante un mecanismo postraducción como la fosforilación.
4. ¿Por qué los individuos que presentan quemaduras solares graves o bronceado intenso tienen más probabilidades de padecer cáncer de piel?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Análisis e ingeniería genética

19



Un ratón modificado por ingeniería genética para que exprese un gen de medusas. El gen de la medusa codifica una proteína naturalmente luminiscente (emite luz). El producto del gen se llama proteína fluorescente verde o GFP.

CONCEPTOS CLAVE

- El descubrimiento de las enzimas que cortan el DNA por lugares específicos, junto con las enzimas que unen segmentos de DNA, dio a los biólogos la posibilidad de trasladar genes de un lugar a otro.
- Para analizar un gen, los biólogos tienen que conseguir muchas copias idénticas de este. Esto se puede hacer insertando el gen en una célula bacteriana que copia el gen a medida que crece, o realizando una reacción en cadena de la polimerasa.
- Una vez que los investigadores tienen muchas copias idénticas de un gen, se puede determinar su secuencia de bases mediante el método didesoxi.
- Para encontrar los genes asociados a un rasgo determinado, los investigadores empiezan con un mapa genético. Si ciertos marcadores del mapa se encuentran solo en los individuos que tienen un fenotipo distintivo, es probable que el gen responsable de ese fenotipo esté cerca del marcador.
- Los investigadores están intentando insertar genes a personas para curar enfermedades genéticas. Las inserciones de genes en plantas para dotarlas de rasgos nuevos, como la capacidad de resistir a los ataques de los insectos, han tenido mucho más éxito.

La revolución molecular en biología empezó cuando los investigadores confirmaron que el DNA es el material hereditario y descubrieron la estructura secundaria de la molécula. Pero cuando los investigadores descubrieron cómo eliminar secuencias de DNA de un organismo, manipularlas y finalmente insertarlas en individuos diferentes, la revolución molecular despegó. A los intentos de manipular las secuencias de DNA en los organismos se les llama con frecuencia ingeniería genética. El objetivo de este capítulo es presentar algunas de las técnicas y aspectos conceptuales cruciales implicados en el análisis génico y la ingeniería genética, utilizando una estrategia de historia de casos.

La ingeniería genética fue posible al descubrirse enzimas bacterianas que cortan el DNA en lugares específicos y que vuelven a unir secuencias de DNA. Aunque cortar y pegar secuencias de DNA parece conceptualmente sencillo, estas nuevas herramientas moleculares eran muy potentes. Los biólogos ya no tenían que depender exclusivamente de experimentos de cruces controlados para cambiar las características de los individuos, sino que podían mezclar y emparejar secuencias espe-

cíficas de DNA en el laboratorio. Las manipulaciones génicas suelen producir combinaciones nuevas de genes en los cromosomas, o recombinación genética (véase el Capítulo 12). Por este motivo, a las técnicas utilizadas en ingeniería genética a menudo se las denomina **tecnología del DNA recombinante.**

Las enzimas usadas para cortar y pegar DNA se descubrieron y utilizaron por primera vez durante las décadas de 1960 y 1970. En las dos décadas siguientes, los investigadores continuaron desarrollando sistemas para transferir genes recombinantes a distintos tipos de organismos y logrando técnicas para controlar la expresión del DNA introducido. Desde entonces, la investigación se ha concentrado en aplicar esas técnicas para resolver problemas en la medicina, la industria y la agricultura. Los objetivos de la ingeniería genética son (1) conocer mejor el funcionamiento de los genes, y (2) progresar en la **biotecnología,** la manipulación de organismos para crear productos o curar enfermedades.

Para presentar las técnicas que los biólogos usan en el análisis y en la ingeniería genética, vamos a verlas en acción. En concreto, consideraremos una serie de casos que presentan las técnicas básicas de la biología molecular en el contexto de la resolución de problemas. Nuestro primer ejemplo representa uno de los intentos pioneros de usar la tecnología del DNA recombinante para curar una enfermedad hereditaria en las personas. La Sección 19.1 aborda cómo la búsqueda de una cura para el enanismo hipofisario se basó en técnicas para identificar genes, copiarlos, trasladarlos a un organismo huésped distinto, y después controlar su expresión. Las siguientes secciones presentan técnicas que los biólogos usan para producir muchas copias idénticas de un gen, determinar la secuencia de un gen, y descubrir el gen o los genes asociados con una enfermedad determinada o con ciertos rasgos. El capítulo termina describiendo cómo se ha aplicado la ingeniería genética a personas y cosechas, con la esperanza de acabar con enfermedades genéticas devastadoras y aumentar la calidad y cantidad de alimentos para las personas que viven en zonas paupérrimas del mundo.

Además de explorar las técnicas usadas para manipular el DNA, es fundamental considerar los aspectos éticos, económicos, ecológicos y políticos implicados. Manipular la genética de los organismos suscita dudas éticas y podría teóricamente causar daños. Órganos legislativos de todo el mundo están debatiendo la legislación necesaria para regular ambos aspectos. ¿Cuáles son los peligros y beneficios potenciales de introducir genes recombinantes en seres humanos, plantas alimenticias y otros organismos? Esta pregunta representa uno de los mayores desafíos éticos del siglo XXI, y es un tema recurrente en este capítulo.

19.1 Uso de las técnicas del DNA recombinante para producir proteínas: el intento de curar el enanismo hipofisario

Para entender las técnicas y herramientas básicas usadas por ingenieros genéticos, consideremos el intento de tratar el enanismo hipofisario en humanos. La hipófisis o glándula pituitaria es una estructura situada en la base del cerebro en los mamíferos que produce varias moléculas importantes, entre ellas una proteína que estimula el crecimiento. La molécula, que solo tiene 191 aminoácidos, se denominó hormona del crecimiento. El gen que codifica esta proteína se llama *GH1*.

Una vez descubierta la hormona del crecimiento, los investigadores sospecharon inmediatamente que al menos ciertas formas de enanismo hereditario podrían deberse a un defecto de la proteína GH1. Esta hipótesis se confirmó al establecerse que las personas con ciertos tipos de enanismo producen poca hormona del crecimiento, o no la producen en absoluto. Estas personas tienen copias defectuosas del *GH1* y presentan enanismo hipofisario, tipo I.

Estudiando los pedigríes de familias en las que el enanismo era frecuente, varios equipos de investigadores establecieron que el enanismo hipofisario tipo I es un rasgo autosómico recesivo (véase el Capítulo 13). Dicho de otro modo, los individuos afectados tienen dos copias del alelo defectuoso. Las personas que solo tienen un alelo defectuoso son portadores del rasgo, lo que significa que pueden transmitir el alelo defectuoso a su descendencia, pero ellos no están afectados. Los individuos afectados crecen más despacio que el promedio, alcanzan la pubertad de dos a diez años más tarde que el promedio, y son adultos bajos de estatura, habitualmente miden menos de 120 cm.

¿Por qué fracasaron los primeros intentos de tratar la enfermedad?

Una vez conocida la base molecular del enanismo hipofisario, los médicos empezaron a tratar la enfermedad con inyecciones de hormona del crecimiento. Esta estrategia se inspiró en el espectacular éxito que habían logrado los médicos tratando la diabetes mellitus tipo I. La diabetes mellitus se debe a un déficit de insulina, una hormona peptídica, y los clínicos habían podido aliviar los síntomas de la enfermedad inyectando insulina de cerdos a los pacientes. Los primeros estudios demostraron que las personas con enanismo hipofisario podían tratarse eficazmente con hormona del crecimiento, pero solo si la proteína provenía de otras personas. Las hormonas del crecimiento obtenidas de cerdos, vacas y otros animales no eran eficaces. Hasta la década de 1980, no obstante, la única fuente de hormona del crecimiento humana eran las hipófisis extraídas de cadáveres humanos. Tenían que recogerse hasta 20.000 hipófisis de cadáveres para conseguir suficiente hormona del crecimiento para tratar a la población de individuos afectados. Como resultado, el fármaco era extremadamente escaso y caro.

Sin embargo, satisfacer la demanda resultó ser el menor de los problemas del tratamiento con hormona del crecimiento. Para entender por qué, recuerda del Capítulo 3 que unas proteínas infecciosas llamadas priones pueden causar trastornos cerebrales degenerativos en mamíferos. El *kuru* y la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob son enfermedades por priones que afectan a las personas. Ciertas enfermedades por priones, incluyendo algunas formas de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob, son hereditarias. En la mayoría de los casos, sin embargo, las personas y otros animales se infectan por los priones ingiriendo directamente proteínas priones a través de la comida. Cuando los médicos descubrieron que algunos

de los niños tratados con hormona del crecimiento humana padecían la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob en la segunda y tercera década de su vida, los médicos se dieron cuenta de que los suplementos de hormonas del crecimiento estaban contaminados con una proteína prion de los cerebros de cadáveres de donde se extraía la hormona. En 1984 se prohibió el uso de la hormona del crecimiento obtenida de cadáveres.

Tecnología del DNA recombinante para producir una hormona del crecimiento segura

Para reemplazar las fuentes naturales de hormona del crecimiento, los investigadores recurrieron a la ingeniería genética. La idea era insertar copias totalmente funcionales del *GH1* humano en la bacteria *Escherichia coli*, con la esperanza de que pudieran cultivarse grandes cantidades de bacterias recombinantes. Si así fuera, entonces las células recombinantes producirían hormona del crecimiento pura en cantidades suficientes como para satisfacer la demanda a un precio razonable.

Para lograr este objetivo, los investigadores tenían que encontrar el *GH1*, obtener muchas copias del gen, y finalmente insertarlas en células de *E. coli*. Conseguirlo dependía de tres de las herramientas más básicas de la biología molecular. Vamos a analizarlas de una en una.

La transcriptasa inversa puede producir cDNA Una enzima llamada transcriptasa inversa es la responsable de una gran excepción al dogma central de la biología molecular: permite que la información fluya del RNA al DNA. La **transcriptasa inversa** puede hacer esto porque cataliza la síntesis de DNA a partir de una plantilla de RNA.

El DNA producido a partir de RNA se llama **DNA complementario,** o **cDNA.** Aunque la transcriptasa inversa produce inicialmente un cDNA de hebra simple, también es capaz de sintetizar la hebra complementaria, resultando en un DNA de doble hebra. Sin embargo, en muchos casos los investigadores añaden un cebador a los cDNA de hebra simple y usan la DNA polimerasa para sintetizar la segunda hebra (**Figura 19.1**).

La transcriptasa inversa desempeñó un papel crucial en la búsqueda del gen de la hormona del crecimiento porque el *GH1* se transcribe activamente en las células hipofisarias. Para empezar la caza del gen los investigadores aislaron mRNA de hipófisis y usaron la transcriptasa inversa para transcribir inversamente los mRNA a cDNA. Una vez completado este paso, los investigadores tenían una solución con cDNA de doble hebra que se correspondía con los genes expresados activamente en las células hipofisarias. ¿El siguiente movimiento? Aislar cada uno de esos cDNA y obtener muchas copias idénticas de ellos. Los intentos de producir muchas copias idénticas de un gen se llaman **clonación del DNA.** Si una investigadora dice que ha clonado un gen, significa que lo ha aislado y ha producido muchas copias idénticas.

¿Cómo se utilizan los plásmidos en la clonación? En muchos casos, los investigadores pueden clonar un gen insertándolo en una pequeña molécula de DNA circular llamada **plásmido.** Quizá recuerdes del Capítulo 7 que los plásmidos son frecuentes en bacterias pero están separados físicamente del cromosoma bacteriano. No son necesarios para el crecimiento y reproducción normales de la célula, y la mayoría se replican independientemente del cromosoma. Algunos plásmidos tienen genes de resistencia a los antibióticos o de otros rasgos que aumentan la capacidad de la célula de sobrevivir en un ambiente determinado. En poblaciones naturales de bacterias, los plásmidos a veces se copian y transfieren de una célula a otra durante la conjugación (véase el Capítulo 12). También se han descubierto plásmidos en el núcleo de ciertos eucariotas unicelulares, incluyendo la levadura de panadería.

Los investigadores se dieron cuenta rápidamente de que si podían cortar y empalmar un segmento suelto de DNA en un plásmido y después insertar el plásmido modificado en una célula bacteriana, el plásmido manipulado se replicaría y se transmitiría a las células hijas al crecer y dividirse la bacteria. Si esta bacteria recombinante se colocaba en un caldo de cultivo y se permitía su desarrollo durante una noche, se producirían miles de millones de copias del DNA plásmido en las bacterias resultantes. Cuando los plásmidos se usan como portadores de DNA de otra fuente, al plásmido se le llama **vector de clonación,** o simplemente **vector.** El vector de DNA puede llevar DNA ajeno y hacer varias copias de está DNA extraño. A menudo se usan plásmidos como vectores.

Los biólogos podían recoger los genes recombinantes rompiendo las bacterias, aislando todo el DNA, y después separando los plásmidos de los cromosomas principales. Esta parece una estrategia prometedora para obtener muchas copias idénticas de un gen, pero, en primer lugar, ¿cómo se puede insertar un gen en un plásmido?

Uso de las endonucleasas de restricción y la DNA ligasa para cortar y pegar el DNA Para cortar un gen que luego se insertará en un vector de clonación, los investigadores utilizan una enzima llamada endonucleasa. Las endonu-

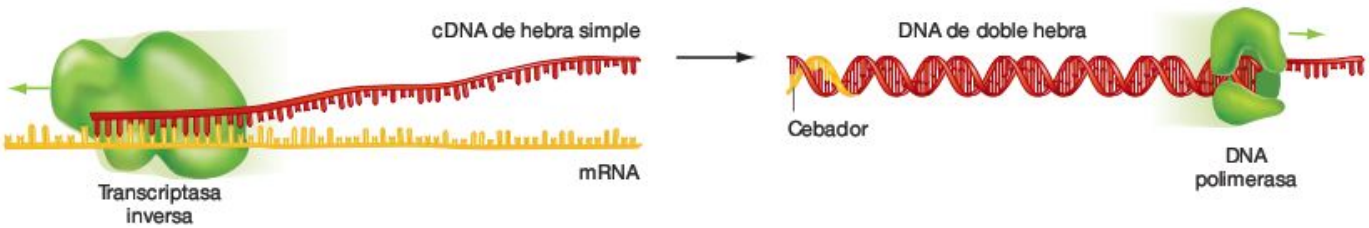


FIGURA 19.1 La transcriptasa inversa cataliza la síntesis de DNA a partir de RNA. El DNA de hebra simple producido por la transcriptasa inversa es complementario a la plantilla de RNA. El cDNA puede hacerse de doble hebra mediante la transcriptasa inversa o la DNA polimerasa. La DNA polimerasa requiere un cebador.

cleasas de restricción son enzimas bacterianas que cortan las moléculas de DNA por unas secuencias de bases específicas.

La mayoría de las 400 endonucleasas de restricción conocidas cortan el DNA únicamente en aquellos lugares que forman palíndromos. En castellano, una palabra o frase es un palíndromo si se lee del mismo modo de izquierda a derecha que de derecha a izquierda. Un ejemplo sería «allí ves Sevilla». En biología, un fragmento de DNA de doble hebra forma un palíndromo si la secuencia 5' → 3' de una hebra es idéntica a la secuencia 5' → 3'de la hebra complementaria, antiparalela.

Para insertar los cDNA hipofisarios en plásmidos, los investigadores realizaron la serie de pasos descrita en la **Figura 19.2.** Empezaron con un plásmido que contenía una secuencia palindrómica cortada por una endonucleasa de restricción concreta. Observa en el paso 1 de la figura que la secuencia 5' → 3' de una hebra del lugar de reconocimiento para la endonucleasa se lee GAATTC, y que la secuencia 5' → 3' de la hebra complementaria también es GAATTC. Después unieron la misma secuencia palindrómica a los extremos de cada cDNA de su muestra (paso 2).

El siguiente paso de los investigadores era cortar los lugares de reconocimiento en los extremos de cada cDNA con una endonucleasa de restricción llamada EcoRI (el nombre significa *Escherichia coli* restricción I, porque fue la primera endonucleasa de restricción descubierta en *E. coli*). Sin embargo, como muestra la parte superior del paso 3 en la Figura 19.2, EcoRI no rompía su secuencia de reconocimiento limpiamente en dos partes. Como la mayoría de las endonucleasas de restricción, hacía un corte escalonado en el palíndromo. El resultado era fragmentos de DNA que tenían **extremos cohesivos.** Se dice que los extremos de los fragmentos son cohesivos porque las bases de la hebra simple de un fragmento son complementarias a las bases de la hebra simple del otro fragmento. Como resultado, los dos extremos tienden a emparejarse y unirse entre sí mediante enlaces de hidrógeno.

La creación de extremos cohesivos en el DNA es muy importante. Si los lugares de restricción en distintas secuencias de DNA se cortan con la misma endonucleasa de restricción, la presencia de extremos cohesivos permite que los fragmentos resultantes se ayusten juntos mediante el emparejamiento de bases complementarias. Esta es la base de la tecnología del DNA recombinante: la capacidad de crear nuevas combinaciones de secuencias de DNA cortando secuencias concretas y pegándolas en otras localizaciones.

El paso 4 de la Figura 19.2 demuestra este aspecto de la ingeniería genética. Las secuencias de bases de los extremos cohesivos del plásmido están en negro, mientras que las secuencias de bases de los extremos cohesivos del cDNA están en rojo. Como muestra la figura, los pares de bases complementarias en los pares de los extremos cohesivos se unen entre sí mediante el emparejamiento de bases complementarias. A continuación, los investigadores usaron la **DNA ligasa** (la enzima presentada en el Capítulo 14 que une los fragmentos de Okazaki durante la replicación del DNA) para juntar las piezas de DNA recombinante en las flechas marcadas en verde (paso 5).

Al final de este proceso de cortar y pegar en la búsqueda del gen de la hormona del crecimiento, los investigadores tenían un conjunto de plásmidos recombinantes. Cada uno contenía un cDNA diferente obtenido del mRNA de hipófisis humana.

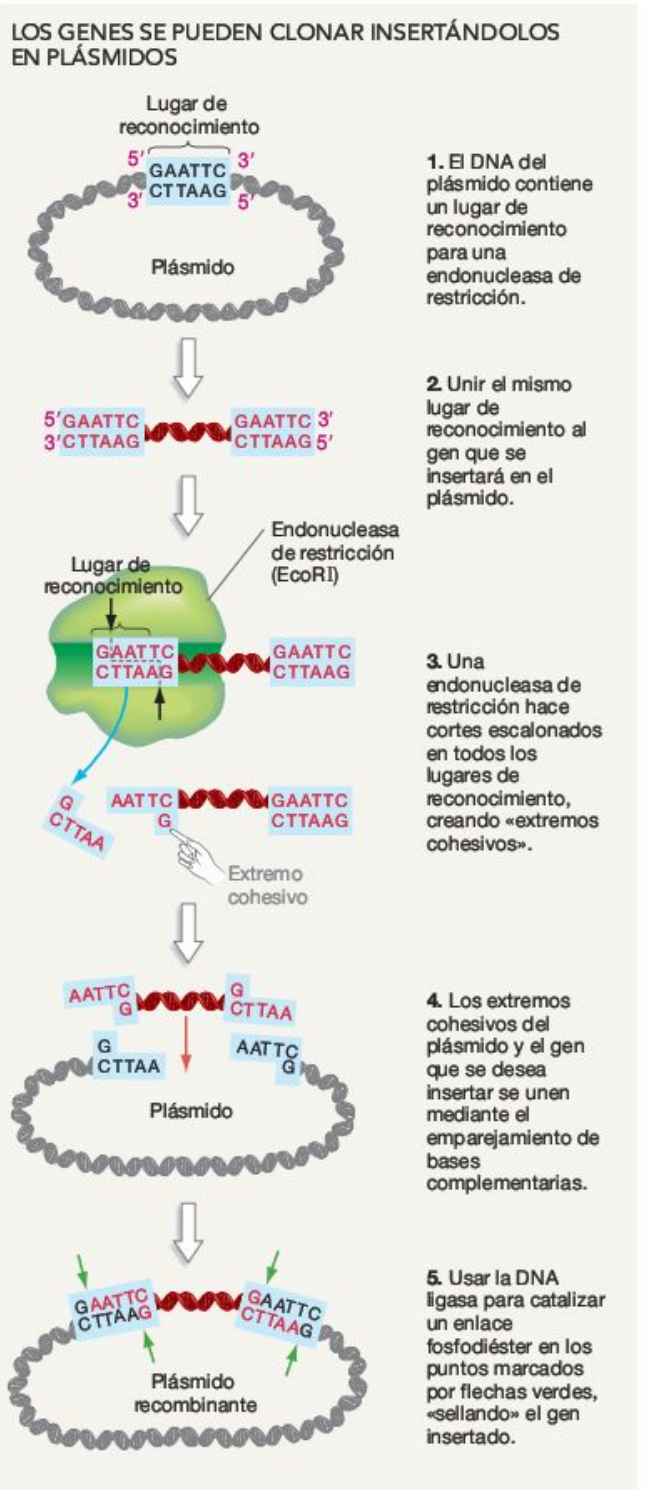


FIGURA 19.2 Los genes se pueden clonar en plásmidos. Para clonar un gen, los investigadores suelen empezar insertando la secuencia en un plásmido. Una vez el gen está en el plásmido, este se puede introducir en células bacterianas que se cultivan para producir muchas copias idénticas del gen.

PREGUNTA Algunas endonucleasas de restricción hacen cortes rectos en vez de escalonados. ¿Son útiles para clonar DNA?

Transformación: introducir plásmidos recombinantes en células bacterianas Los plásmidos sirven de vectores, es decir, de vehículos para transferir genes recombinantes a un nuevo huésped. Si se puede insertar un plásmido recombinante en una bacteria o levadura, el DNA ajeno será copiado y transmitido a las nuevas células cuando la célula huésped crezca y se divida. De este modo, los investigadores pueden obtener millones o billones de copias de genes concretos. Aunque los virus se usan como vectores en algunas técnicas (véase la Sección 19.5), los plásmidos suelen ser el vector elegido en ingeniería genética.

¿Cómo se pueden introducir plásmidos recombinantes en células? Las células que captan DNA del ambiente y lo incorporan a sus genomas sufren una **transformación.** Para transformar células bacterianas con un plásmido, los investigadores aumentan la permeabilidad de las membranas plasmáticas celulares mediante un tratamiento químico determinado o una descarga eléctrica. Habitualmente, solo un plásmido entra en la célula con este tratamiento. Las células resultantes se disponen en placas en una capa lo suficientemente fina como para asegurar que cada célula está aislada físicamente. A continuación, se cultivan las células hasta obtener colonias con millones de células idénticas.

Obtención de una biblioteca de cDNA La **Figura 19.3** resume los pasos analizados hasta ahora en la búsqueda del gen de la hormona del crecimiento. El resultado, mostrado en el paso 5, es una colección de células bacterianas transformadas. Cada célula contiene un plásmido con un cDNA de un mRNA hipofisario. Una colección de genes como esta, cada uno de los cuales está insertado en un vector, se llama **biblioteca de DNA.** Si los genes son cDNA de un tipo concreto de célula o tejido, la biblioteca se llama **biblioteca de cDNA.** Si los genes son fragmentos de DNA que conjuntamente representan todo el genoma de un individuo, la biblioteca se llama **biblioteca genómica.** En todos los casos, la biblioteca está compuesta por genes clonados, y cada gen presente puede producirse en grandes cantidades y aislarse en su forma purificada. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dibujar un diagrama que muestre los pasos necesarios para construir una biblioteca genómica, empezando con el DNA de tus propias células y usando la endonucleasa de restricción EcoRI para cortar el genoma en fragmentos.

Las bibliotecas de DNA son importantes porque para los investigadores suponen un modo de almacenar información de un tipo celular o genoma concreto de forma que sea accesible. Pero al igual que una biblioteca universitaria o municipal, una biblioteca de DNA no es muy útil a no ser que exista un modo de recuperar partes específicas de la información. En la biblioteca universitaria, usas números de registro o búsquedas con el ordenador para sacar un libro o artículo determinado. ¿Cómo se recupera un gen concreto de una biblioteca de DNA? Por ejemplo, ¿cómo encontraron los investigadores el gen de la hormona del crecimiento en la biblioteca de cDNA de la hipófisis humana?

¿Cómo se busca en una biblioteca de DNA? Los biólogos moleculares a menudo se enfrentan al reto de encontrar un gen determinado en una gran colección de fragmentos de DNA. Para conseguirlo, debes tener una **sonda,** una copia marcada de la molécula que estás buscando. Una sonda de DNA, por ejemplo, es un fragmento de hebra simple de un gen conocido y marcado que se une a una secuencia complementaria de hebra simple en la muestra de DNA que se está analizando. Al unirse a la secuencia diana la señala diferenciándola así de todos los demás fragmentos de DNA de la muestra. Como muestra la **Figura 19.4,** una sonda de DNA

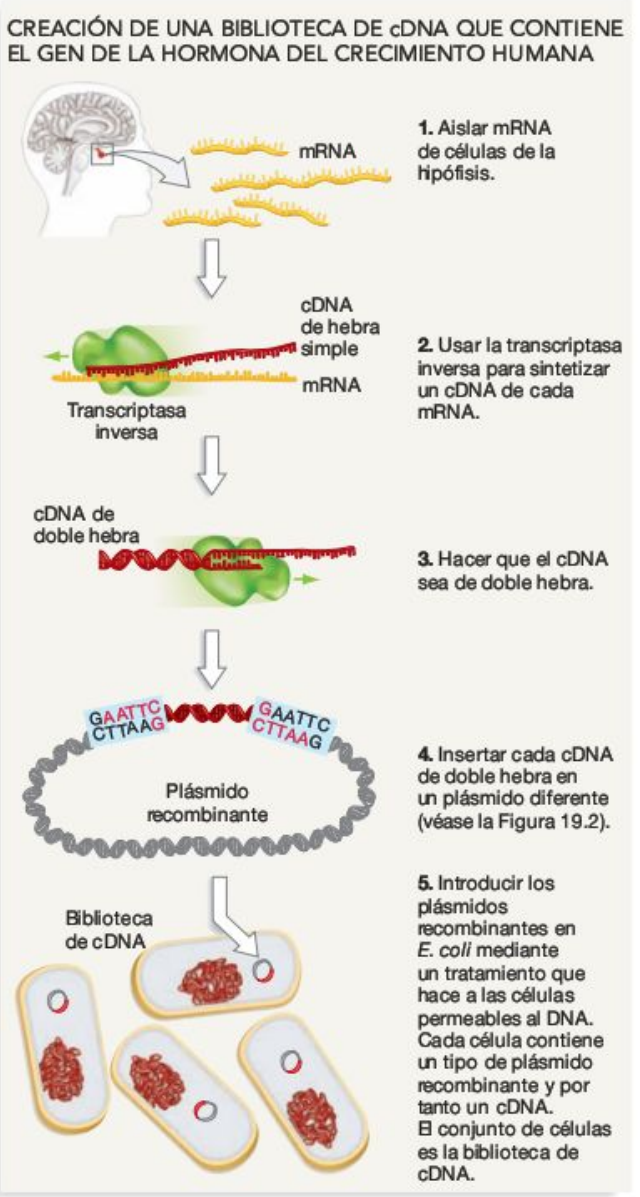


FIGURA 19.3 Las bibliotecas de DNA complementario (cDNA) representan los mRNA de una célula. La búsqueda del gen de la hormona del crecimiento empezó con la creación de una biblioteca de cDNA de células hipofisarias. Como la hormona del crecimiento se produce en este tejido, el cDNA de la hormona del crecimiento debería estar en algún lugar de la biblioteca.

PREGUNTA ¿Estaría representado cada tipo de cDNA solo una vez en la biblioteca? ¿Por qué?

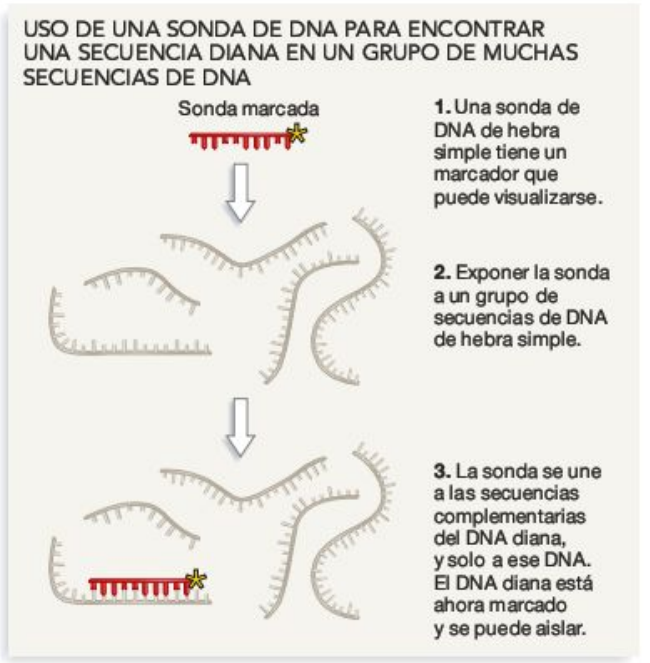


FIGURA 19.4 Las sondas de DNA se unen a secuencias específicas entre muchas secuencias diferentes.

debe estar marcada de algún modo que permita encontrarla una vez se haya unido a la secuencia complementaria en la gran muestra de fragmentos.

Si entiendes el concepto de sonda de DNA, deberías ser capaz de explicar por qué la sonda debe ser de hebra simple y estar marcada para que funcione; por qué no se une a todos los fragmentos de la muestra de DNA analizada, o a una selección aleatoria de esos fragmentos de DNA, y, en cambio, se une solo a un fragmento concreto. También deberías ser capaz de indicar dónde se unirá una sonda con la secuencia AATGC (recuerda que las secuencias siempre se escriben de 5' a 3') a un DNA diana con la secuencia TTTTACCCATTTACGATTGGCCT (también de 5' a 3').

Para encontrar una sonda adecuada para la hormona del crecimiento humana, los investigadores empezaron usando el código genético para deducir la secuencia aproximada de DNA del *GH1*. Esto fue posible porque se conocía la secuencia de aminoácidos del polipéptido. Así pues, los investigadores podían deducir qué codón de mRNA y qué secuencias del DNA codificaban cada aminoácido. Hiciste ejercicios similares en el Capítulo 15. Pero recuerda del Capítulo 15 que el código genético es redundante, así que un mismo aminoácido puede estar codificado por más de un codón. Como resultado, la secuencia de la hormona del crecimiento deducida por los investigadores era realmente un conjunto de secuencias relacionadas.

El siguiente paso era sintetizar muchas copias de un fragmento corto de DNA de hebra simple que fuera complementario a la secuencia deducida. Como estas moléculas se unirían a fragmentos de hebra simple del gen real mediante el emparejamiento de bases complementarias, podían funcionar

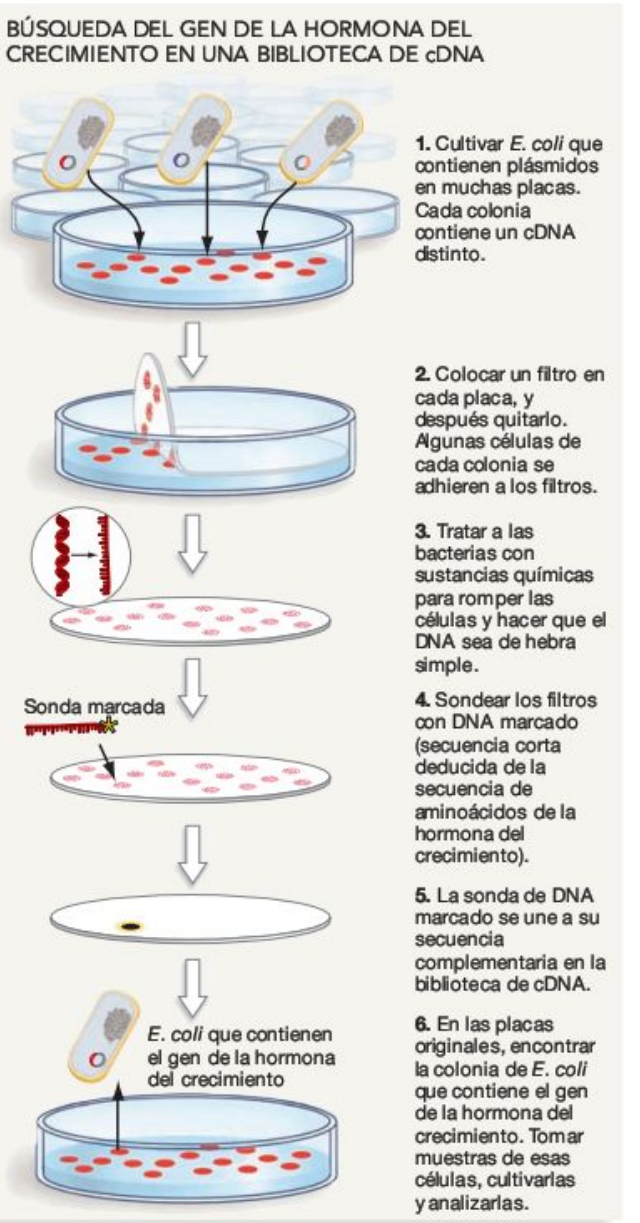


FIGURA 19.5 Encontrar genes específicos sondeando una biblioteca de cDNA. Una vez aisladas las bacterias con el cDNA de la hormona del crecimiento de la biblioteca de cDNA, los investigadores podían producir el cDNA en una cantidad prácticamente ilimitada.

como sondas. En este caso, los investigadores insertaron un átomo radiactivo a la sonda.

La **Figura 19.5** muestra cómo usaron esta sonda los investigadores para encontrar el plásmido en la biblioteca de cDNA de contenía el *GH1*. De un modo parecido, el **Cuadro 19.1** (pág. 398) explica cómo se usan las sondas de DNA, RNA y proteínas para encontrar moléculas determinadas en una colección de moléculas separadas por electroforesis en un gel.

Como se predecía, la sonda de hormona del crecimiento marcada con radiactividad se unió a su secuencia complementaria en la biblioteca de cDNA. La sonda había identificado la

célula recombinante que contenía la hormona del crecimiento humana.

Producción industrial de la hormona del crecimiento

Para lograr el objetivo de producir grandes cantidades de hormona del crecimiento humana, los investigadores usaron técnicas del DNA recombinante para transferir el cDNA de la hormona del crecimiento a un nuevo plásmido. El plásmido en cuestión contenía una secuencia promotora, como las presentadas en el Capítulo 17, que es reconocida por la holoenzima RNA polimerasa. A continuación, se introdujeron los plásmidos recombinantes en células de *E. coli*.

Las células de *E. coli* resultantes de estos pasos contenían un gen de la hormona del crecimiento humana unido a un promotor de *E. coli*. Como resultado, las *E. coli* transformadas empezaron a transcribir y traducir el gen de la hormona del crecimiento humana. (Observa que, como los cDNA son sintetizados a partir de mRNA maduros, que no contienen intrones, los cDNA tampoco contienen intrones. Así pues, las células bacterianas pueden traducir directamente un mRNA transcrito a partir de un cDNA, no es preciso el ayuste).

La hormona del crecimiento humana se acumulaba en las células y podía aislarse y purificarse. Las células bacterianas que contienen hormona del crecimiento humana se cultivan ahora en grandes cantidades. Estas células han demostrado ser una fuente segura y fiable de la proteína hormona del crecimiento humana. El intento de curar el enanismo hipofisario mediante la tecnología del DNA recombinante fue un éxito espectacular.

Consideraciones éticas acerca de la hormona del crecimiento recombinante

A medida que aumentó el suministro de hormona del crecimiento, los médicos la usaron para tratar no solo a personas con enanismo hipofisario, sino también a niños que eran bajos de estatura, aunque no tenían un déficit real de hormona del crecimiento. Aunque el tratamiento exige varias inyecciones semanales hasta alcanzar la estatura de adulto, la terapia con hormona del crecimiento se popularizó porque a menudo aumentaba la talla de esos niños en unos centímetros. Básicamente, el fármaco se estaba utilizando en medicina estética: una forma de mejorar la apariencia en culturas en las que la altura se considera atractiva. Pero, ¿debería solicitar un progenitor el tratamiento con hormona del crecimiento para niños genéticamente normales con el fin de alterar su físico? Si se discrimina a las personas bajas en una cultura, ¿es un tratamiento médico una solución mejor que la educación y cambiar las actitudes? ¿Y qué sucedería si unos padres quisieran que un niño alto fuera incluso más alto para potenciar su teórico éxito como jugador de baloncesto, por ejemplo? Actualmente, la *Food and Drug Administration* de EE.UU. ha aprobado el uso de la hormona del crecimiento humana únicamente para el 1,2 por ciento más bajo de los niños, en los que se prevé que la altura adulta será inferior a 160 cm para los varones y 150 cm para las mujeres.

También se ha descubierto que la hormona del crecimiento potencia el mantenimiento de la densidad ósea y la masa muscular. Como resultado, se ha convertido en un fármaco popular en atletas, para mejorar su rendimiento. Parte de su popularidad deriva del hecho de que es prácticamente indetectable en los análisis realizados actualmente por organismos gubernamentales. ¿Debería permitirse a los atletas mejorar su capacidad física tomando hormonas y otros tipos de sustancias? ¿Y es seguro el fármaco en las dosis usadas por los atletas? Este tipo de preguntas se está debatiendo por parte de médicos e investigadores, organismos deportivos y gobiernos. Aunque estas preguntas siguen sin respuesta, está claro que, al mismo tiempo que resuelve un problema importante, la tecnología del DNA recombinante crea otros. A lo largo de este capítulo, un tema recurrente es que la ingeniería genética tiene costes que deben sopesarse cuidadosamente respecto a sus beneficios.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La base de la tecnología del DNA recombinante es cortar el DNA en fragmentos con una endonucleasa de restricción, juntar secuencias específicas mediante el emparejamiento de bases complementarias de los extremos adhesivos y la acción de la DNA ligasa, y finalmente insertar los genes recombinantes resultantes en una bacteria (o levadura) de modo que los genes se expresen.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama que muestre cómo ciertas endonucleasas de restricción crean fragmentos de DNA con extremos cohesivos.
2) Hacer un diagrama que muestre cómo se puede usar la DNA ligasa para cortar y empalmar secuencias con extremos cohesivos en un plásmido o en otro tipo de secuencia de DNA.
3) Explicar cómo se construye una biblioteca de cDNA.
4) Hacer un diagrama que muestre cómo se sondea una biblioteca de DNA con una secuencia conocida.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Producing Human Growth Hormone

19.2 Otra estrategia para la clonación: la reacción en cadena de la polimerasa

Insertar un gen en un plásmido bacteriano es un método para clonar DNA. La reacción en cadena de la polimerasa es otro. La **reacción en cadena de la polimerasa (PCR)** es una reacción de síntesis de DNA *in vitro* en la que una sección específica de DNA se replica una y otra vez para amplificar el número de copias de esa secuencia. Es una técnica para generar muchas copias idénticas de una sección concreta de DNA.

Aunque la PCR es mucho más rápida y tecnológicamente más simple que clonar genes en una biblioteca de DNA, tiene

un problema: la PCR solo es posible cuando un investigador ya tiene cierta información sobre las secuencias de DNA cercanas al gen en cuestión. La información sobre las secuencias es necesaria porque para hacer una reacción en cadena de la polimerasa, hay que empezar con fragmentos cortos de DNA de hebra simple que se emparejen con secuencias en uno de los extremos del gen en cuestión. Estos fragmentos cortos funcionan como cebadores para la reacción de síntesis.

Como muestra la **Figura 19.6a,** las secuencias del cebador deben ser complementarias a las bases en uno de los extremos del gen en cuestión. Un cebador es complementario a una secuencia en una hebra hacia arriba del DNA diana (la secuencia de interés); el otro cebador es complementario a una secuencia en la otra hebra, hacia abajo del DNA diana. Si la molécula de DNA diana es de hebra simple, entonces los cebadores se unirán o reasociarán a sus secuencias complementarias como muestra la **Figura 19.6b.** Quizá recuerdes que la DNA polimerasa no puede funcionar a no ser que una secuencia se cebe de esta forma. Una vez unidos los cebadores, la DNA polimerasa puede elongar cada hebra en la dirección 5' → 3'.

Como muestra el paso 1 de la **Figura 19.7,** un procedimiento PCR empieza con una mezcla de reacción que contenga un aporte abundante de los cuatro desoxinucleósidos trifosfatos (dNTP; véase el Capítulo 14), copias del DNA plantilla (es decir, una muestra de DNA que incluya el gen de interés) y una enzima llamada polimerasa *Taq*. La polimerasa *Taq* es una DNA polimerasa encontrada en la bacteria *Thermus aquaticus*, descubierta originalmente en una fuente termal en Yellowstone National Park, Wyoming, EE.UU. La polimerasa *Taq* es la enzima de elección en la PCR porque para la técnica es necesario calentar la mezcla de reacción, y la polimerasa *Taq* es estable con el calor. Aunque la mayoría de las

(a) Los cebadores de PCR deben situarse a cada lado de la secuencia diana, en hebras complementarias.

(b) Cuando el DNA diana es de hebra simple, los cebadores se unen y permiten que la DNA polimerasa haga su función.

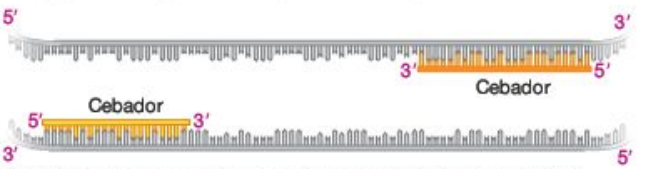


FIGURA 19.6 La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) depende de que tengan cebadores específicos. (a) Las secuencias naranja y amarilla indican un conjunto de cebadores de hebra simple, que flanquean la región de DNA que será amplificada. Para hacer una PCR, el investigador debe tener la suficiente información acerca de la secuencia como para diseñar los cebadores adecuados. **(b)** Los cebadores se unen al DNA diana de hebra simple, como muestra la figura.

EJERCICIO Indica dónde empezaría a trabajar la DNA polimerasa en cada hebra y añade flechas que indiquen la dirección de la síntesis de DNA.

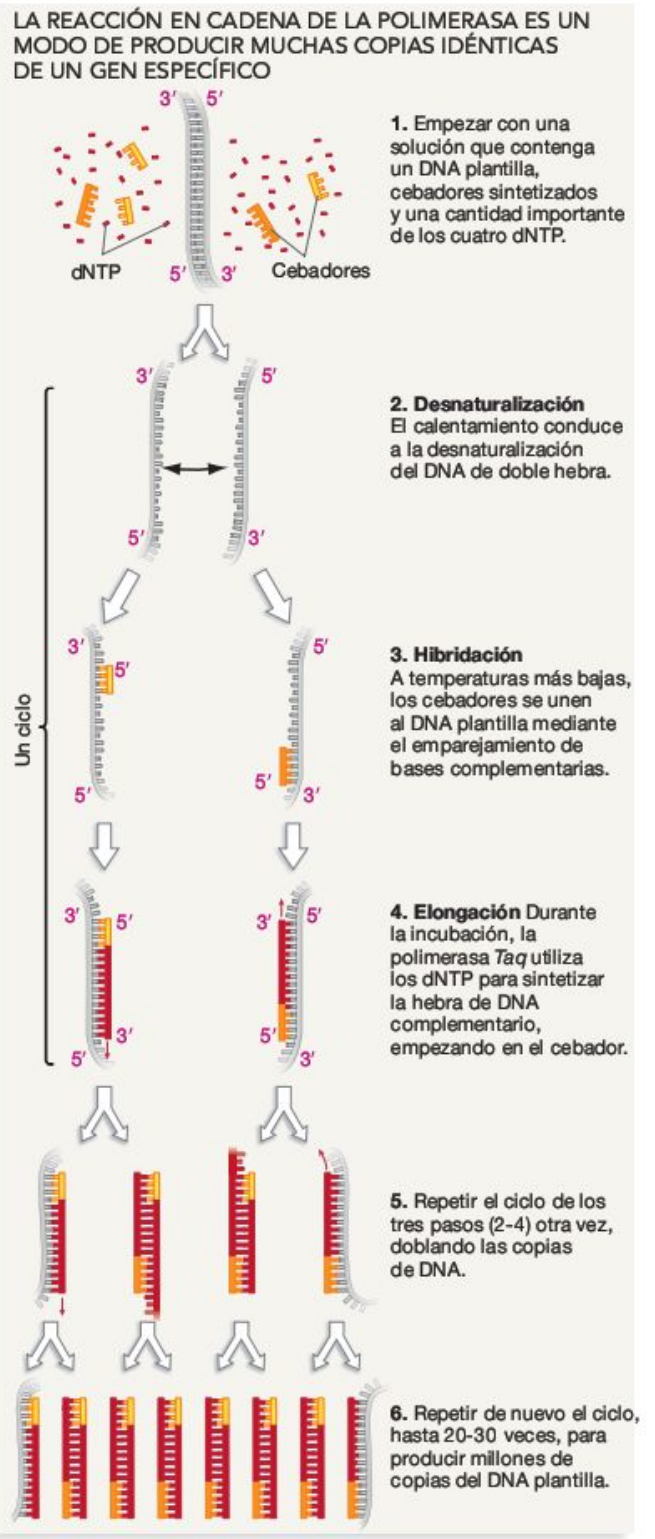


FIGURA 19.7 La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) es un método para producir muchas copias de una secuencia concreta. Cada ciclo de PCR (desnaturalización, hibridación y elongación) resulta en una duplicación del número de copias de la secuencia situada entre los cebadores, incluyendo estos últimos.

EJERCICIO Dibuja los acontecimientos que produjeron las secuencias en el paso 5.

DNA polimerasas se destruyen a alta temperatura, la *Taq* polimerasa sigue funcionando normalmente incluso cuando la temperatura llega a 95 °C.

Como muestra el paso 2 de la Figura 19.7, la PCR empieza cuando la mezcla de reacción se calienta a 94 °C. A esta temperatura, el DNA plantilla de doble hebra se desnaturaliza. Esto significa que las dos hebras de DNA se separan, formando plantillas de hebra simple. A continuación se deja que la mezcla de reacción se enfríe hasta los 50-60 °C. En este intervalo de temperatura, parte de las hebras de DNA desnaturalizadas vuelven a formar dobles hélices. Pero algunos de los cebadores se unen, o emparejan, con los fragmentos complementarios del DNA plantilla de hebra simple (paso 3). Este paso se llama *emparejamiento del cebador.* A continuación se calienta la mezcla a 72 °C. A esta temperatura, la polimerasa *Taq* sintetiza la hebra complementaria de DNA a partir de los dNTP, empezando en el cebador. Este paso se llama *extensión* (paso 4). Los cambios de temperatura necesarios en cada paso están ahora automatizados en las máquinas de PCR.

La desnaturalización, emparejamiento del cebador y la extensión constituyen un ciclo de PCR. Si originalmente solo había una copia de la secuencia plantilla, entonces habrá dos copias al final del primer ciclo (véase el paso 4 de la Figura 19.7). Las dos copias presentes en el inicio del segundo ciclo funcionan entonces como plantillas para otro ciclo de desnaturalización, emparejamiento del cebador y extensión, y hay cuatro copias del gen diana al final del ciclo número 2 (paso 5). A medida que el ciclo se repite, la cantidad de secuencias plantilla se dobla cada vez (paso 6). Esto sucede porque cada segmento de DNA sintetizado *de novo* sirve de plantilla para el siguiente ciclo. Empezando con una sola copia, los ciclos sucesivos resultan en la producción de 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256... copias: n ciclos generan 2^n copias; así que en solo 20 ciclos, una secuencia se puede amplificar a más de un millón de copias. Con menos de 20 ciclos, los investigadores obtienen un número enorme de copias de la secuencia plantilla.

PCR en acción: estudio del DNA fósil

Para entender por qué es tan valiosa la PCR, consideremos un estudio reciente de Svante Pääbo y sus colaboradores. Estos biólogos querían analizar DNA obtenido de los huesos de un humano fosilizado de 30.000 años, de la especie *Homo neanderthalensis*. El individuo en cuestión era realmente el primer fósil de neandertal descubierto, en el valle de Neander en Alemania. El objetivo de Pääbo era determinar la secuencia de bases del DNA antiguo, compararla con DNA de los humanos actuales (*Homo sapiens*), y analizar las similitudes entre las dos especies. Si algunos humanos modernos tienen secuencias que sean idénticas o casi idénticas a las secuencias de bases de los neandertales, recibirá apoyo la hipótesis de que algunos de nosotros heredamos al menos parte de nuestro DNA directamente de un ancestro neandertal. Esto solo podría suceder si los *Homo sapiens* y los *Homo neanderthalensis* se mezclaron cuando coexistían en Europa hace unos 30.000 años.

El hueso del neandertal era tan antiguo, no obstante, que la mayoría del DNA que contenía se había degradado a fragmentos minúsculos. Los biólogos solo pudieron recuperar una cantidad mínima de DNA cuyas piezas tuvieran un tamaño moderado. Pero ocurrieron dos acontecimientos afortunados: (1) la muestra de DNA neandertal contenía unos pocos fragmentos de la región génica que el equipo de Pääbo quería estudiar, y (2) los investigadores pudieron diseñar cebadores que flanqueaban esta región, basándose en la secuencia de secciones altamente conservadas del mismo gen de *Homo sapiens*. Usando la PCR, los investigadores produjeron millones de copias de una sección específica del DNA de un neandertal que murió hace más de 30.000 años. Al analizar estas secuencias, el equipo descubrió que son muy distintas del segmento del mismo gen presente en los humanos modernos. Trabajos posteriores con DNA de otros siete fósiles neandertales, de lugares repartidos por toda Europa, arrojaron los mismos resultados. Estos datos apoyan la hipótesis de que los neandertales nunca se mezclaron con los humanos modernos, aunque convivieran en las mismas áreas de Europa.

Se ha usado la PCR para estudiar otros DNA fósiles, el que ostenta actualmente el récord de ser el DNA más antiguo amplificado mediante PCR proviene de árboles de magnolia de 17 millones de años. Pero la PCR también es útil en muchas otras situaciones. Los biólogos forenses que usan análisis biológicos para ayudar a resolver crímenes clonan DNA de las minúsculas gotas de sangre o cabellos recogidos en la escena del crimen. El DNA puede entonces analizarse para identificar a las víctimas o implicar a los delincuentes. El consejo genético, que asesora a las embarazadas sobre la probabilidad de que su descendiente sufra enfermedades hereditarias, puede utilizar la PCR para averiguar si el embrión tiene alelos asociados con enfermedades mortales. Por ejemplo, es posible obtener una pequeña muestra de células embrionarias, aislar el DNA, añadir cebadores a uno de los lados del gen de la enfermedad de Huntington, y clonar suficientes copias como para analizar los alelos y dar a conocer a los progenitores si su hijo tiene riesgo de sufrir la enfermedad.

Como ya se han secuenciado los genomas completos de muchos organismos, los investigadores pueden encontrar las secuencias cebadoras adecuadas para la clonación de casi cualquier gen diana, en un gran conjunto de organismos, mediante la PCR. La reacción en cadena de la polimerasa es actualmente una de las técnicas más básicas y usadas de la biología molecular.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La PCR es una técnica para amplificar una región específica de DNA en millones de copias, que después pueden ser secuenciadas y usadas para otro tipo de análisis.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar los pasos de un ciclo de PCR.
2) Escribir la secuencia de una hebra de DNA de 50 pares de bases y diseñar cebadores de 20 pares de bases que te permitirían amplificar el segmento mediante PCR.
3) Explicar por qué «reacción en cadena» es una parte adecuada del nombre de la PCR.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Polymerase Chain

CUADRO 19.1 Transferencia Southern

La **transferencia Southern** se llama así en honor de su inventor, Edwin Southern, y es una de las técnicas más básicas de la biología molecular. Es un procedimiento con varias fases que permite a los investigadores identificar y caracterizar genes específicos dentro del genoma de un organismo. Si dispones de una muestra de DNA de un individuo y quieres encontrar un gen específico en esa muestra, la transferencia Southern es un modo de hacerlo.

El primer paso en la transferencia Southern consiste en obtener DNA de las células de los organismos en estudio y digerirlo con endonucleasas de restricción (**Figura 19.8,** paso 1). Los fragmentos de DNA así generados pueden entonces separarse mediante electroforesis en gel (pasos 2 y 3). Una vez los fragmentos están agrupados por tamaño, se tratan con una solución alcalina que rompe los enlaces de hidrógeno entre pares de bases, resultando en la formación de DNA de hebra simple (paso 4). A continuación, los fragmentos de DNA de hebra simple se transfieren del gel a un filtro de nitrocelulosa o nailon, usando la técnica de transferencia mostrada en el paso 5.

El producto de estos pasos es una serie de fragmentos de DNA de hebra simple, agrupados por tamaños y unidos permanentemente al filtro. En algunos casos, estos fragmentos representan todo el genoma del organismo estudiado. Para encontrar un gen concreto en esta colección de fragmentos, el investigador debe tener una secuencia de DNA que sea complementaria a alguna región de ese gen. Recuerda que ese tipo de secuencias se llama sonda. La sonda de DNA se marca, habitualmente con un átomo radiactivo o marcador fluorescente, y se calienta para

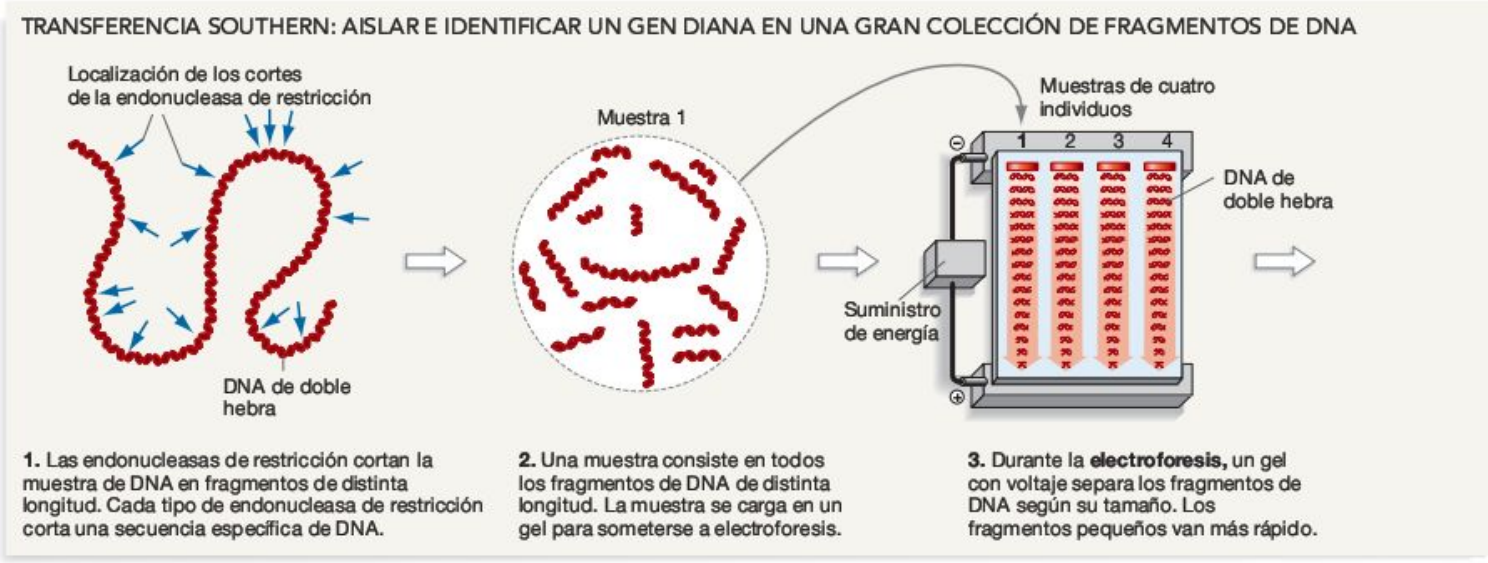


FIGURA 19.8 Protocolo de la transferencia Southern. La transferencia Southern es una técnica para localizar un gen específico en una muestra de DNA que contiene muchos genes. Básicamente, el investigador corta el DNA en cuestión en fragmentos, separa los fragmentos según su tamaño mediante electroforesis en gel, y después sondea los fragmentos para encontrar un gen concreto.

19.3 Secuenciación de DNA por el método didesoxi

Una vez que los investigadores han clonado un gen de una biblioteca de DNA o mediante PCR, determinar la secuencia de bases del gen suele ser una de las primeras cosas que hacen. Conocer la secuencia de un gen es útil por varias razones:

- Se pueden analizar las diferencias de secuencias entre alelos para entender por qué algunas versiones del gen funcionan mejor o de forma distinta a otras. El alelo de la enfermedad de Huntington, por ejemplo, tiene una secuencia de bases distinta de los del mismo gen que no causan la enfermedad.
- Una vez que se conoce la secuencia de un gen, se deduce directamente la secuencia de aminoácidos de su producto con el código genético. Conocer la estructura primaria de una proteína, a su vez, suele ser útil para deducir su función.
- Se puede comparar la secuencia de un gen con secuencias de genes que tengan la misma función en otras especies. Estas comparaciones suelen ser interesantes. Por ejemplo, bacterias, levaduras y humanos son tan diferentes como lo puedan ser varios organismos; sin embargo los tres contienen genes de la DNA polimerasa con secciones que son casi idénticas en su secuencia de bases. Los biólogos explican este parecido proponiendo la hipótesis de que las bacterias que habitan en el intestino, la levadura del pan que comemos y nosotros descendemos de un ancestro común que tenía DNA polimerasa con la misma secuencia. Los genes que son similares porque se deben a la descendencia de un ancestro común se llaman **homólogos.**

que se haga de hebra simple. A continuación se añade la sonda a una solución que baña el filtro (paso 6). Durante la incubación, la sonda marcada se une al fragmento o fragmentos del filtro que tengan pares de bases complementarios. Este paso se llama **hibridación del ácido nucleico.** De este modo, la sonda identifica el gen en cuestión.

Para ver qué fragmentos hibridaron con una sonda marcada con radiactividad, el investigador coloca una película de rayos X sobre el filtro. Como muestra el paso 7 de la Figura 19.8, las emisiones radiactivas de la sonda de DNA revelan la película. La banda negra resultante identifica el gen diana. Los marcadores fluorescentes pueden verse y fotografiarse con una luz de una longitud de onda apropiada.

Una variación de la transferencia Southern se basa en separar RNA mediante electroforesis en gel, transferirlos a un papel de filtro, y añadir una sonda de DNA de hebra simple y marcada con radiactividad. Esta técnica se usa para identificar los fragmentos de RNA producidos por un gen concreto. Se llama **transferencia Northern*,** honrando con humor a la técnica de la que deriva. La variación llamada **transferencia Western*** implica separar proteínas mediante electroforesis y después añadir al filtro resultante una sonda-anticuerpo que se une a la proteína en cuestión. El uso de anticuerpos en investigación será analizado con detalle en próximos capítulos.

* *Nota del traductor:* el humor se refiere al juego de palabras con el apellido del inventor: Southern, meridional (del sur) en español. Cuando se inventó la transferencia de RNA, se eligió el nombre de Northern, septentrional (del norte), y lo mismo con la de proteínas, Western, occidental (del oeste).

4. Los fragmentos de DNA se tratan para que se hagan de hebra simple.

5. Transferencia. Una solución alcalina corre por el gel hacia papel de transferencia. Los fragmentos de DNA del gel se transportan al filtro, donde se unen permanentemente.

6. Hibridación con una sonda marcada. El filtro se pone en una solución que contiene una sonda de DNA marcada. La sonda se une a los fragmentos de DNA que contienen las secuencias complementarias.

7. Visualizar los fragmentos unidos a la sonda. Para encontrar el marcaje, se usa fluorescencia o autorradiografía (véase **BioHabilidades 7**).

- Se pueden comparar secuencias génicas para inferir lo estrechamente relacionadas que están distintas especies. Por ejemplo, el análisis de secuencias de DNA aisladas de huesos fósiles permitió a los investigadores determinar si nuestra especie, *Homo sapiens*, se mezcló alguna vez con la especie de humanos llamada *Homo neanderthalensis*.

Puesto que las secuencias son importantes, ¿cómo pueden obtenerlas los biólogos? En 1975, Frederick Sanger desarrolló el **método didesoxi** como una ingeniosa variante de la reacción básica de síntesis de DNA *in vitro* para determinar las secuencias exactas de bases. Pero llamarla «ingeniosa» es subestimarla. Sanger tuvo que ligar tres importantes conceptos, resumidos en la **Figura 19.9,** para hacer que su estrategia de secuenciación pudiera funcionar:

1. Sanger eligió el nombre «didesoxi» porque el método usa monómeros llamados didesoxirribonucleósidos trifosfato, o ddNTP, junto con desoxirribonucleótidos trifosfato (dNTP). Estos ddNTP son idénticos a los dNTP del DNA, excepto en que carecen de un grupo hidroxilo en su carbono 3' (Figura 19.9a). Sanger se dio cuenta de que, si se añadía un ddNTP a una hebra creciente de DNA, terminaría la síntesis. ¿Por qué? Un ddNTP no tiene grupo hidroxilo en su carbono 3' para unirse al carbono 5' del siguiente monómero dNTP. Como resultado, la polimerización del DNA finaliza en cuanto se añade un ddNTP. Se usan cuatro tipos de ddNTP en el método didesoxi, nombrados según la base que contiene: adenina (ddATP), timina (ddTTP), citosina (ddCTP), o guanina (ddGTP).

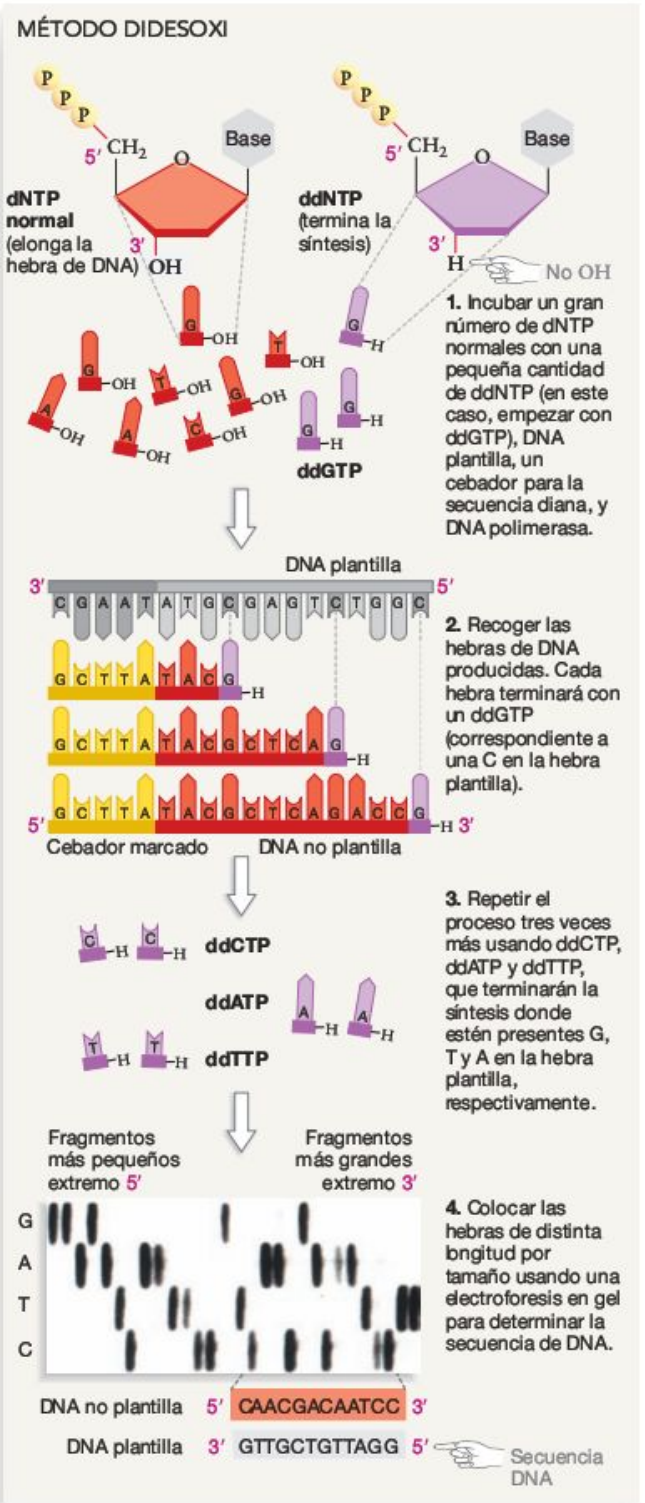


FIGURA 19.9 La secuenciación didesoxi es un método para determinar la secuencia de bases del DNA.

EJERCICIO Empezando en el extremo de la izquierda del gel dibujado en el paso 4, escribe toda la secuencia mostrada. Pista: la secuencia empieza con GG.

PREGUNTA ¿Por qué es necesario usar un cebador de DNA marcado?

2. Sanger ligó esta propiedad de los ddNTP con el segundo concepto fundamental. Imagina, razonó, que se pudiera unir un cebador marcado a un DNA plantilla, y que se pudiera añadir un gran número de copias de este DNA plantilla con un cebador marcado a una mezcla de reacción. Sigamos imaginando que esta colección de plantillas marcadas se incubara con una DNA polimerasa, los cuatro dNTP y una pequeña cantidad de ddGTP. En estas condiciones, se sintetizaría un conjunto de distintas hebras hijas. Cada una de las hebras hijas resultantes tendría una longitud diferente, con cada fragmento de DNA distinto terminando con un ddGTP. Para entender por qué, considera que la DNA polimerasa sintetizaría una hebra complementaria de cada plantilla marcada de la mezcla de reacción. La síntesis de cada una de estas hebras complementarias empezaría en el mismo punto (el cebador). Como hay muchos dGTP y relativamente pocos ddGTP en la mezcla de reacción, los dGTP suelen incorporarse enfrente de las C de la hebra plantilla. Pero ocasionalmente, uno de los pocos ddGTP presentes sería incorporado a la hebra creciente, enfrente de una C de la plantilla. Qué C de la hebra plantilla se empareja con un ddGTP sería aleatorio. La adición del ddGTP en este lugar impediría la elongación de la hebra. Como esto sucedería en cada hebra plantilla presente, la reacción total produciría una colección de hebras recién sintetizadas de longitud variable, correspondiente a la localización de cada C en la hebra plantilla (Figura 19.9b). Reacciones análogas utilizando ddTTP, ddATP y ddCTP darían las distancias entre las A, T y G sucesivas, respectivamente.

3. Por útlimo, Sanger se dio cuenta de que cuando los fragmentos producidos por las cuatro reacciones se alinean por tamaño, revelan la secuencia de bases del DNA plantilla. Para ordenar los fragmentos por tamaño, los separó mediante electroforesis en gel. Como muestra el paso 4 de la Figura 19.9, la secuencia se puede leer entonces directamente del gen resultante.

Si entiendes la base de la reacción de secuenciación del DNA, deberías ser capaz de considerar una hebra plantilla con la secuencia AGGCTACCATTCTGCTGAAG (recuerda, está escrito de 5' a 3') y escribir, en la dirección 5' → 3', la secuencia de cada uno de los cinco fragmentos que se producirían en una reacción de secuenciación que incluya ddGTP. (También deberías ser capaz de hacer el mismo ejercicio con mezclas de reacción que contengan ddCTP, ddATP y ddTTP. Hay cinco fragmentos de esta plantilla para cada mezcla de reacción, para un total de 20 de las cuatro reacciones).

Varias innovaciones importantes han mejorado enormemente la velocidad y el coste del método didesoxi. Por ejemplo, los investigadores tradicionalmente unían un isótopo radiactivo al cebador en la secuencia de reacción para marcar los fragmentos de DNA producidos por una reacción de secuenciación. Esto significaba que cada experimento de secuenciación requería cuatro reacciones, una con cada uno de los cuatro ddNTP. Ahora se unen marcadores fluorescentes a los didesoxirribonucleótidos trifosfato (ddNTP) usados en una reacción de secuenciación, con un color diferente para

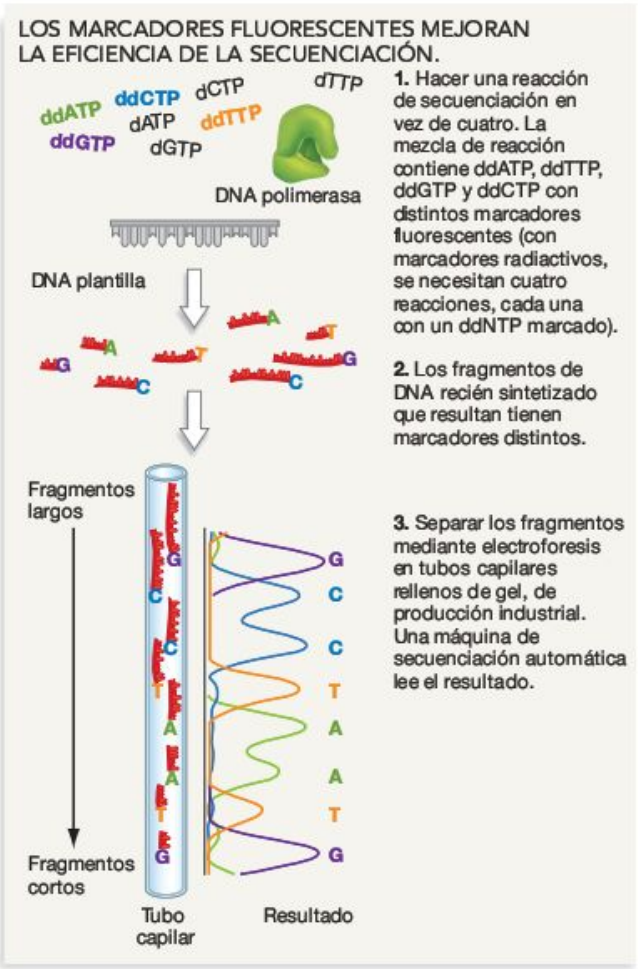


FIGURA 19.10 El empleo de marcadores fluorescentes simplifica la secuenciación. Los investigadores hacen que la secuenciación de DNA sea más eficiente uniendo distintos marcadores fluorescentes a los ddATP, ddGTP, ddCTP y ddTTP usados en la reacción de secuenciación. Los marcadores fluorescentes permiten a los investigadores usar los cuatro ddNTP en una sola mezcla de reacción en vez de tener que realizar cuatro reacciones distintas. Además, los marcadores fluorescentes son más seguros que los marcajes radiactivos y pueden leerse con una máquina.

EJERCICIO Indica otra ventaja de este protocolo comparado con los métodos de secuenciación que dependen de marcadores radiactivos.

cada ddNTP. Como muestra la **Figura 19.10,** el cambio a los marcadores fluorescentes fue importante por dos motivos: (1) cada fragmento de DNA podía secuenciarse con una reacción didesoxi en vez de con cuatro, y (2) se desarrollaron máquinas para detectar la fluorescencia producida por cada fragmento y leer el resultado de la reacción de secuenciación. Además, en vez de separar los fragmentos generados en las reacciones de secuenciación mediante electroforesis en geles preparados a mano que se depositan entre placas de vidrio, ahora los investigadores realizan la electroforesis con tubos capilares llenos de gel producidos industrialmente.

La secuenciación por el método didesoxi está entre los mayores avances tecnológicos de la historia de la biología. Su impacto es comparable a la invención del microscopio óptico, el microscopio electrónico, y la tecnología de los genes recombinantes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La secuenciación por el método didesoxi permite a los investigadores determinar la secuencia de bases de un fragmento de DNA.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué la mezcla de reacción en este método tiene que contener los cuatro ddNTP.
2) Explicar por qué los ddNTP tienen que estar marcados cuando los fragmentos se separan en tubos capilares.
3) Explicar por qué tiene que haber pocos ddNTP marcados respecto al número de dNTP no marcados.
4) Leer una secuencia de bases en un gel de secuenciación.

19.4 Localización de genes por su posición: la historia de la enfermedad de Huntington

Durante casi 100 años después de que Mendel inaugurara el campo de la genética, la naturaleza del gen fue una caja negra. Entonces, la confirmación del DNA como el material genético y el descubrimiento de la doble hélice cambiaron todo. Se siguió una época de trabajo explosivo sobre la naturaleza de la síntesis del DNA y el dogma central de la biología molecular, incluyendo el descifrado del código genético y la investigación de los mecanismos responsables de controlar la transcripción y la traducción.

Aunque el trabajo sobre la regulación de la expresión génica continúa a un ritmo rápido, el campo de la genética también se ha centrado en intentar encontrar y caracterizar genes concretos, para conocer la conexión entre genotipo y fenotipo tan explícita y directamente como sea posible. Los trabajos en ingeniería de genes, por ejemplo, dependen de tener a mano copias de genes concretos. La pregunta es, ¿cómo encuentran los investigadores los genes asociados con ciertos rasgos, para empezar? ¿Cómo encuentran el gen responsable de la forma de la semilla en guisantes, o los ojos blancos de las moscas, o la enzima mutS que repara el DNA en *E. coli*?

Como ejemplo de esta caza del gen, consideremos el primer intento culminado con éxito en las personas: la búsqueda del gen asociado a la enfermedad de Huntington.

¿Cómo se encontró el gen de la enfermedad de Huntington?

La **enfermedad de Huntington** es una enfermedad rara pero devastadora. Habitualmente, las personas afectadas muestran los primeros síntomas cuando tienen entre 35 y 45 años. Al ini-

cio, la persona parece más torpe de lo normal y suele presentar pequeños tics y movimientos anormales. A medida que progresa la enfermedad, los movimientos anormales se hacen más llamativos. Finalmente, la persona afectada se mueve y retuerce involuntariamente. La personalidad y la inteligencia también están afectadas, hasta el punto que en el estadio inicial esta enfermedad a veces se diagnostica erróneamente como esquizofrenia, un trastorno psiquiátrico. La enfermedad puede continuar progresando durante 10 o 20 años, y finalmente es mortal.

Como la enfermedad de Huntington parecía presentarse en familias, los médicos sospecharon que era una enfermedad genética. Recuerda del Capítulo 13 que un análisis de pedigrís de familias afectadas por la enfermedad de Huntington indicó que el rasgo se debía a un único alelo autosómico dominante. Para comprobar esta hipótesis, los investigadores se dispusieron a identificar el gen o genes implicados y documentar ese gen (o esos genes) alterados en las personas enfermas. Alcanzar este objetivo costó más de 10 años de intenso trabajo.

La búsqueda del gen de la enfermedad de Huntington estaba capitaneada por Nancy Wexler, cuya madre había muerto de esa enfermedad. Si el rasgo se debía en verdad a un alelo autosómico dominante, entonces Wexler tenía una probabilidad del 50 por ciento de haber recibido el alelo de su madre y empezaría a mostrar síntomas al llegar a la cuarta o quinta década de la vida.

Uso de marcadores genéticos Para localizar el gen o genes asociados a un fenotipo determinado, como una enfermedad, los investigadores empiezan con un **mapa genético,** también llamado **mapa de ligamiento** o **mapa meiótico** (véase el Capítulo 13). Recuerda que, en las moscas del vinagre y otros organismos, las posiciones relativas de genes en el mismo cromosoma se pueden determinar analizando la frecuencia de recombinación entre parejas de genes. A diferencia de un mapa genético, un **mapa físico** del genoma registra la posición absoluta (en números de pares de bases) de un cromosoma. Las técnicas para crear mapas físicos se explican brevemente en el Capítulo 20.

Un mapa genético es útil en las búsquedas de genes porque contiene **marcadores genéticos:** genes o bien loci genéticos cuyas localizaciones son conocidas. Cada marcador genético proporciona una marca en una posición del cromosoma que es conocida respecto a otros marcadores.

Para entender cómo se pueden usar marcadores genéticos para localizar las posiciones de genes desconocidos, imagina que conoces la posición del gen del color del pelo en humanos respecto a otros marcadores genéticos. Imagina además que varios alelos de este gen contribuyeran a la aparición de pelo negro, pelirrojo, rubio y castaño en la familia que estabas estudiando. Esta variación fenotípica asociada al marcador es crucial. Para ser útil en la búsqueda de un gen, un marcador genético tiene que ser **polimórfico,** lo que significa que el fenotipo asociado al marcador varía. En nuestro ejemplo teórico, el color del gen es un marcador genético polimórfico.

Ahora imagina que la enfermedad genética llamada fibrosis quística fuera frecuente en la familia que estabas estudiando. Entonces, considera lo que significaría si tus datos indicaran que los individuos con fibrosis quística casi siempre tienen el pelo negro, aunque tuvieran la misma probabilidad que los individuos no afectados de tener cualquier otro rasgo heredado propio de esa familia, como la presencia o ausencia de pico de viuda o de orejas de soplillo. Si observas que un determinado marcador y un determinado fenotipo casi siempre se heredan juntos, es lógico concluir que los genes implicados están físicamente cerca el uno del otro en el mismo cromosoma, lo que significa que están ligados estrechamente. Si no estuvieran estrechamente ligados, entonces el sobrecruzamiento entre ellos sería frecuente y *no* se heredarían juntos. Basándote en estos datos y razonamiento, podrías deducir que el gen de la fibrosis quística está muy cerca del gen del color de pelo. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar por qué la búsqueda de un gen solo puede tener éxito si uno de los marcadores genéticos del mapa ya conocido está físicamente muy cerca del gen que se busca. También deberías ser capaz de explicar por qué es útil buscar genes usando un mapa genético con muchos marcadores genéticos y no solo unos pocos.

Básicamente, entonces, la búsqueda de genes de enfermedades en las personas se resume en esto: los investigadores tienen que encontrar un gran número de personas, afectadas y no afectadas, estrechamente relacionadas, y después intentar localizar un marcador genético que casi siempre esté presente en los individuos afectados pero no en los no afectados. Si se encuentra ese marcador, está casi garantizado que el gen de la enfermedad esté muy cerca. Los marcadores usados en una búsqueda genética se sitúan en el mapa del cromosoma de su especie, de modo que este análisis proporciona a los investigadores la situación física del gen de la enfermedad.

En otros organismos distintos de las personas, los investigadores no tienen que estudiar una gran familia en la que se presente la enfermedad o el rasgo en cuestión para buscar asociaciones entre un fenotipo y un marcador genético conocido. En cambio, pueden crear una gran familia disponiendo cruces experimentales entre individuos con distintas versiones del rasgo en cuestión. A continuación pueden buscar asociaciones entre marcadores genéticos en la descendencia de los cruces y la presencia de ese rasgo en esos descendientes. La posibilidad de hacer cruces experimentales hace que la búsqueda de genes en esos organismos sea mucho más eficiente que en las personas.

También es importante destacar que los tipos de marcadores genéticos usados en las búsquedas de genes han cambiado con el tiempo. Hoy en día, los investigadores suelen tener a mano un gran catálogo de marcadores genéticos, incluyendo los marcadores especialmente abundantes conocidos como **polimorfismos de un único nucleótido (SNP).** Un SNP es un lugar del DNA en el que algunos individuos de una población tienen distintas bases. Por ejemplo, algunos pueden tener una A en determinado lugar mientras que otros tienen una C. Ese lugar cumpliría los requisitos para ser un SNP. Pero a finales de la década de 1970 y principios de la de 1980, cuando los investigadores estaban buscando el gen del Huntington, los mejores marcadores genéticos disponibles eran lugares de restricción, los cortos fragmentos de DNA donde las endonucleasas de restricción cortan la doble hélice. Estas secuencias también se conocen como lugares de reconocimiento de la endonucleasa de restricción. Los lugares que usó el equipo de Wexler eran polimórficos; en la familia que estudiaron, algunos individuos tenían lugares donde ocurrían los cortes, pero en otros individuos, las secuencias de DNA en el mismo lugar eran distin-

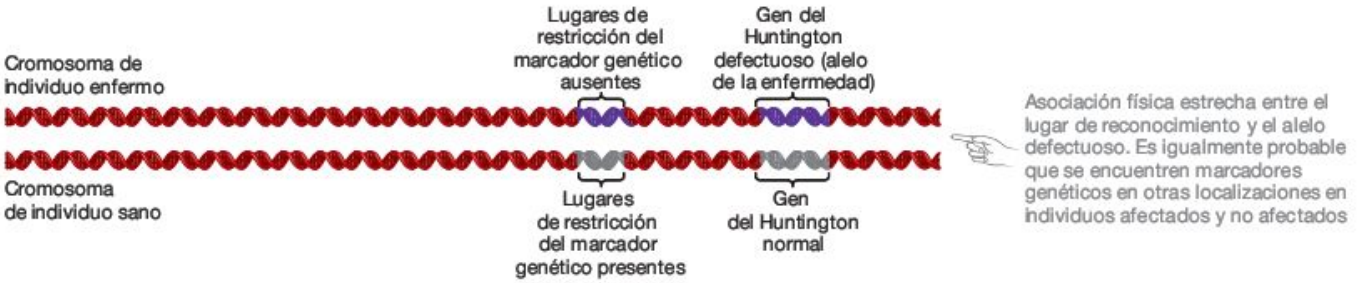


FIGURA 19.11 Los marcadores genéticos y los alelos de una enfermedad se heredan juntos si están estrechamente ligados. Para encontrar un gen, los investigadores buscan una asociación entre un fenotipo y un genotipo. El fenotipo está asociado con el gen en cuestión, y el genotipo es un marcador genético inscrito en un mapa.

tas y no se producían cortes. Así pues, cada lugar de restricción estaba presente en un individuo o no estaba, igual que un individuo podía tener una A en vez de una C en un SNP determinado o un alelo de color de pelo rubio o negro. El equipo de Wexler estaba buscando lugares de restricción que casi siempre están presentes en los individuos enfermos pero ausentes en los sanos, o bien ausentes en los enfermos y presentes en los sanos (**Figura 19.11**).

Uso de pedigríes Una vez reunido un mapa genético con muchos marcadores genéticos, los biólogos necesitan la ayuda de las familias afectadas por una enfermedad hereditaria para encontrar el gen en cuestión. Recuerda que el objetivo fundamental es encontrar un marcador genético que casi siempre se herede junto con el alelo causante de la enfermedad. Es más probable que la búsqueda de genes tenga éxito si participan grandes familias. Un muestreo amplio disminuye la probabilidad de que los investigadores encuentren una asociación entre uno o más marcadores y la enfermedad solo por azar, no porque estén estrechamente ligados. El equipo de Wexler de la enfermedad de Huntington tuvo suerte al encontrar una extensa familia con miembros afectados por la enfermedad que vivía en las orillas del lago Maracaibo, en Venezuela.

A partir de registros históricos, los investigadores dedujeron que el alelo de la enfermedad de Huntington lo introdujo en esta familia un marinero o comerciante europeo que visitó la zona a comienzos del siglo XIX. Cuando los miembros de la familia aceptaron participar en el estudio, había más de 3.000 de sus descendientes viviendo en la zona. A una centena de esas personas se le había diagnosticado la enfermedad de Huntington. Para ayudar en la búsqueda del gen, los miembros de la familia aceptaron donar muestras de piel o de sangre para el análisis de DNA y proporcionar la información sobre quién estaba relacionado con quién.

Esta investigación condujo al pedigrí mostrado en la **Figura 19.12.** El diagrama incluye información sobre el fenotipo de la enfermedad y los marcadores genéticos concretos observados en cada miembro de la familia. Las combinaciones de

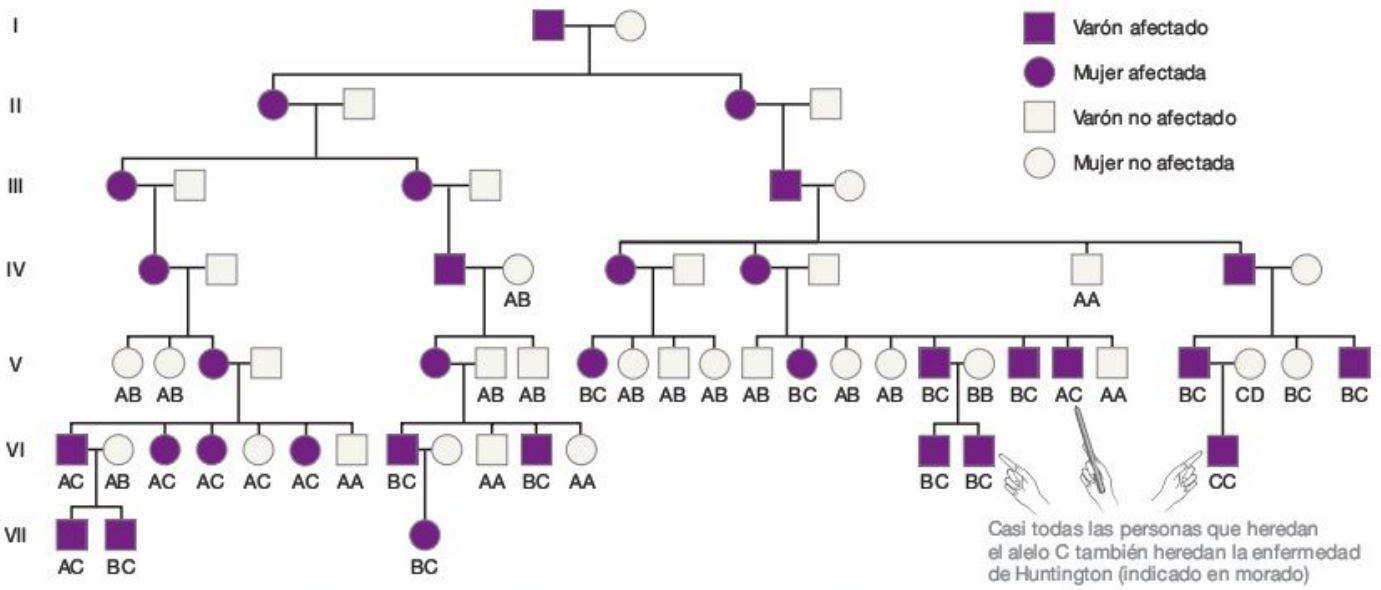


FIGURA 19.12 Ciertos marcadores genéticos se heredan con el gen de la enfermedad de Huntington. Parte de un pedigrí de siete generaciones (I-VII) de una gran familia. Los individuos afectados por la enfermedad de Huntington heredaron el alelo defectuoso de un antepasado común. Las letras A-D representan combinaciones de lugares de restricción encontrados en cada individuo, básicamente, cada una es un alelo distinto del mismo marcador genético. Cada individuo tiene dos letras porque las personas somos diploides.

PREGUNTA En la generación VI, un individuo con el genotipo AC no padece la enfermedad de Huntington. ¿Cómo es posible?

los marcadores llamados A, B, C y D resultaron especialmente importantes. Estas cuatro combinaciones de lugares de restricción representan alelos. El hallazgo clave es que el alelo C casi siempre estaba presente en los individuos enfermos. Aparentemente, el marinero inglés que introdujo el alelo de la enfermedad de Huntington también tenía el alelo C (esta combinación concreta de lugares de restricción) en su DNA. El alelo C y el gen del Huntington están tan cerca que el sobrecruzamiento entre ellos, que pondría un alelo A, B o D al lado del alelo del Huntington, ha sido extraordinariamente raro.

A partir del mapa genético existente de humanos, el equipo de Wexler sabía que los lugares de restricción C estaban en el cromosoma 4. Finalmente el equipo logró estrechar la localización del gen de la enfermedad de Huntington a una región de unos 500.000 pares de bases. Como el genoma haploide humano contiene más de 3.000 millones de pares de bases, esto fue un gran avance para centrar la búsqueda del gen.

Precisar el defecto Una vez conocida la localización general del gen de la enfermedad de Huntington, los biólogos buscaron en esa región exones que codificaran un mRNA funcional. Después secuenciaron exones de individuos enfermos y normales, compararon los datos y señalaron bases concretas que eran distintas en los dos grupos de individuos. De este modo, el método didesoxi desempeñó un papel crucial en la búsqueda.

Cuando este análisis se completó, el equipo de investigación encontró que los individuos con enfermedad de Huntington tienen un número extraño de codones CAG cerca del extremo 5' de un gen concreto. CAG codifica la glutamina. Los individuos sanos tienen de 11 a 25 copias del codón CAG, pero las personas afectadas tienen 42 o más copias. Aunque muchas enfermedades genéticas están causadas por el cambio de una sola base que altera la secuencia de aminoácidos de la proteína, también se han observado enfermedades causadas por la expansión de un codón concreto repetido.

Cuando el equipo de investigación de la enfermedad de Huntington confirmó que el aumento del codón CAG siempre estaba presente en los individuos afectados, el equipo dictaminó que la larga búsqueda del gen de la enfermedad de Huntington había concluido. Llamaron al gen recién descubierto *IT15*, y a su proteína, huntingtina. En individuos normales y afectados, la proteína huntingtina participa en el desarrollo precoz de las células nerviosas. Solo en etapas posteriores de la vida las formas mutantes de la proteína causan la enfermedad.

¿Cuáles son los beneficios de encontrar el gen de una enfermedad?

Encontrar los genes asociados a rasgos específicos ha ayudado a los biólogos a entender mejor centenares de asuntos, desde por qué algunas plantas del guisante son enanas hasta cómo el represor apaga el operón *lac*. En general, ¿en qué han mejorado la salud y el bienestar humanos los intentos de encontrar genes de enfermedades? Más concretamente, ¿en qué ha ayudado a los investigadores y médicos para entender y tratar la enfermedad de Huntington la localización del gen? Los investigadores biomédicos señalan tres beneficios principales de las búsquedas (concluidas con éxito) de genes de enfermedades.

Conocer mejor el fenotipo Una vez descubierto el gen enfermo y conocida su secuencia, los investigadores generalmente pueden explicar por qué su producto provoca la enfermedad. En el caso del *IT15*, las autopsias de pacientes con enfermedad de Huntington habían mostrado que sus cerebros realmente disminuyen de tamaño por la muerte de neuronas, y que el tejido cerebral contiene acúmulos, o agregados, de la proteína huntingtina. Se piensa que estos agregados son una consecuencia directa de los cambios en el número de repeticiones CAG en el gen *IT15* y, por tanto, el número de residuos de glutamina en la proteína. Se sabe que los fragmentos largos de poliglutamina (un polímero del aminoácido glutamina) resultan en la formación de agregados proteicos. La hipótesis prevalente para explicar la enfermedad de Huntington propone que un acúmulo gradual de agregados de la proteína huntingtina activa la apoptosis (muerte celular programada) en las neuronas.

Estos resultados explicaron también por qué la enfermedad de Huntington es pleiotrópica. Los pacientes sufren movimientos anormales y cambios de personalidad porque se están muriendo neuronas por todo el cerebro. Los resultados también explican por qué la enfermedad tarda tanto en aparecer y por qué es progresiva. Las huntingtinas defectuosas tardan tiempo en acumularse en concentraciones dañinas, pero entonces continúan aumentando con el tiempo. Por último, conocer el mecanismo celular responsable de la enfermedad explicó por qué el alelo de la enfermedad es dominante. Una copia del gen defectuoso es suficiente para producir concentraciones letales de agregados de poliglutamina.

Tratamiento Una vez conocida la secuencia de un gen, los investigadores pueden entender mejor la estructura y función de su proteína producto. La información sobre el modo de acción de una proteína es muy útil para desarrollar fármacos y otros tratamientos.

La búsqueda de nuevos tratamientos de la enfermedad de Huntington empezó con un intento de introducir el alelo defectuoso en ratones, usando las técnicas de ingeniería genética descritas en la Sección 19.5. Estos ratones se llaman **transgénicos** (literalmente, a través de genes) porque tienen alelos que han sido modificados por ingeniería genética. Los ratones transgénicos que producen versiones defectuosas de la proteína huntingtina presentan temblores y movimientos anormales, son más agresivos hacia la camada y los compañeros de jaula, y sufren una pérdida de neuronas en el cerebro. Los ratones transgénicos tienen una versión de la enfermedad de Huntington. Los animales de laboratorio con síntomas de enfermedad paralelos a los de una enfermedad humana proporcionan un **modelo animal** de la enfermedad.

Los modelos animales son útiles en la investigación de una enfermedad, porque se pueden usar para poner a prueba posibles tratamientos antes de que los investigadores los prueben en pacientes. Ahora que hay un modelo animal de la enfermedad de Huntington, los grupos de investigación han empezado a probar fármacos que parecen prevenir o reducir la agregación de la proteína huntingtina. Otros biólogos están inten-

tando diseñar fármacos para prevenir la muerte de las células que contienen los agregados de huntingtina.

Pruebas genéticas Cuando se encontró el gen del Huntington, los biólogos usaron la información para desarrollar una prueba de la presencia del alelo defectuoso. La prueba supone obtener una muestra de DNA de un individuo y usar la reacción en cadena de la polimerasa para amplificar la región cromosómica que contiene las repeticiones CAG responsables de la enfermedad. Si el número de CAG repetidos es menor o igual a 35, el individuo se considera normal. Un número igual o superior a 40 resulta en un diagnóstico positivo de enfermedad de Huntington.

A medida que conozcamos más sobre el genoma humano, se desarrollarán más y más pruebas para enfermedades que tengan cierto componente genético. ¿Qué tipos de pruebas genéticas se están haciendo actualmente?

- *Prueba del portador* Antes de formar su propia familia, las personas cuyas familias están afectadas por una enfermedad genética frecuentemente quieren saber si ellos son portadores del alelo responsable. Esto es especialmente cierto para enfermedades como la fibrosis quística (CF), debidas a alelos recesivos. Si solo uno de los futuros padres tiene el alelo, entonces ninguno de los hijos que tengan juntos debería padecer CF. Pero si ambos futuros padres portan el alelo, entonces cada hijo que engendren tendrá una probabilidad del 25 por ciento de padecer CF. Las pruebas del portador pueden determinar si un individuo es un portador de una enfermedad genética.

- *Pruebas prenatales* Supongamos que dos progenitores, ambos portadores del alelo de CF, deciden tener hijos pero no quieren transmitir ese alelo. Una vez esté embarazada la madre, un médico puede obtener células fetales al comienzo de la gestación. Se cultivan las células y se aísla el DNA. Entonces se puede amplificar el alelo de CF mediante PCR y secuenciarse. Basándose en los resultados de la prueba, la pareja puede decidir continuar o no con la gestación.

- *Pruebas en adultos* Como los síntomas de la enfermedad de Huntington no aparecen hasta la cuarta década, muchas personas afectadas se han casado y tenido hijos en el momento en que desarrollan los síntomas. Pero las personas con antecedentes familiares de enfermedad de Huntington pueden hacerse pruebas de adultos jóvenes actualmente. Si saben que tienen el alelo defectuoso, podrían cambiar de decisión respecto a formar su propia familia y transmitir la enfermedad. Y la enfermedad de Huntington no es el único rasgo que aparece en la edad adulta. Por ejemplo, el 5-10 por ciento de las mujeres con cáncer de mama han heredado un gen defectuoso. Hasta la fecha, se conocen más de cinco genes que predisponen a padecer cáncer de mama. Las mujeres adultas con antecedentes familiares de esta enfermedad pueden someterse a pruebas para buscar esos genes mutantes. Si tienen un alelo de susceptibilidad, pueden hacerse pruebas buscando la aparición del cáncer con más frecuencia de lo normal. También podrían cambiar su dieta y actividad para disminuir la probabilidad de padecer la enfermedad.

Trabajos recientes sobre el gen de la enfermedad de Huntington subrayan lo lejos que se ha llegado en el campo de la genética molecular en unas pocas décadas. Antes de la revolución molecular, la naturaleza molecular del gen no se conocía bien. Ahora, los investigadores pueden descubrir y secuenciar los alelos asociados a un gran grupo de rasgos en humanos y otros organismos y colocarlos en otros organismos. La **Tabla Resumen 19.1** señala algunas de las herramientas y técnicas más importantes que han hecho posibles estos avances.

Sin embargo, como sucede con cualquier otro cambio, los avances surgidos de la búsqueda de genes crean nuevos problemas que deben abordarse. Al igual que el mal uso de la hormona del crecimiento humano producida por la tecnología del DNA recombinante, la búsqueda de genes culminada con éxito puede conducir a graves dilemas morales y legales.

Consideraciones éticas acerca de las pruebas genéticas

Las pruebas genéticas suscitan problemas éticos muy controvertidos. Por ejemplo, algunos individuos mantienen que interrumpir una gestación es moralmente malo, incluso aunque esté garantizado que el feto va a nacer con una enfermedad genética debilitante. Además, consideremos la posición de Nancy Wexler después del descubrimiento del *IT15*. ¿Elegirías tú someterte a la prueba del alelo defectuoso y arriesgarte a descubrir que padecerás la enfermedad de Huntington casi con total seguridad? ¿Deberían aceptar los médicos hacer pruebas a personas de posibles enfermedades genéticas que no tienen cura? ¿Debería ser legal que los seguros sanitarios privados hicieran pruebas a sus clientes de enfermedades genéticas que requerirán costosos tratamientos de modo que las empresas puedan rehusar las pólizas?

Los líderes políticos y religiosos, trabajadores sanitarios, filósofos y público en general están debatiendo estas preguntas. Difíciles como son, los problemas éticos surgidos de las pruebas genéticas palidecen en comparación con algunas de las cuestiones nacidas del intento de crear personas transgénicas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Se pueden localizar los genes de rasgos específicos si están estrechamente ligados a un marcador genético conocido y, por tanto, se heredan conjuntamente con el marcador.

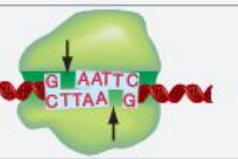
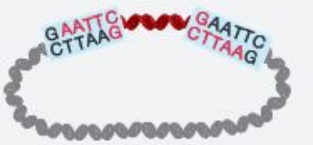
Deberías ser capaz de...

Dibujar un pedigrí que muestre una asociación estrecha entre una enfermedad genética determinada y un marcador genético concreto.

19.5 ¿Puede curar la terapia génica enfermedades hereditarias en las personas? Investigaciones sobre trastornos inmunitarios graves

Para los investigadores biomédicos interesados en curar enfermedades hereditarias como el Huntington, la anemia de células

TABLA RESUMEN **19.1** **Algunas herramientas y técnicas frecuentes en ingeniería genética**

Herramientas			
Nombre	**Descripción**	**Modo de empleo**	**Ejemplo o ilustración**
Transcriptasa inversa	Enzima que cataliza la síntesis de un DNA complementario (cDNA) a partir de un RNA plantilla	Producción de cDNA usados en la construcción de una librería genética (muchas otras aplicaciones)	
Endonucleasas de restricción	Enzimas que cortan el DNA en una secuencia concreta, a menudo una secuencia palindrómica de 5 pares de bases	Permite a los investigadores cortar en localizaciones específicas. Los cortes en lugares palindrómicos crean «extremos cohesivos»	
DNA ligasa	Enzima que cataliza la formación de un enlace fosfodiéster entre nucleótidos de la misma hebra de DNA	Liga (une) secuencias que se cortaron con una endonucleasa de restricción. Permite a los investigadores cortar y empalmar fragmentos de DNA	
Plásmidos	Pequeños bucles extracromosomómicos de DNA presentes en muchas bacterias y algunas levaduras	Una vez que un gen diana se inserta en un plásmido, el plásmido recombinante sirve como vector para transferir el gen a una bacteria o levadura, de modo que se puede clonar el gen	
Polimerasa *Taq*	DNA polimerasa de la bacteria *Thermus aquaticus*. Cataliza la síntesis de DNA a partir de una plantilla de DNA con cebador; sigue siendo estable a 95 °C	Responsable del paso de «elongación» de la reacción en cadena de la polimerasa. Su estabilidad ante el calor permite que la enzima sea activa incluso después del paso de desnaturalización del ciclo de PCR, a 94 °C	
Polimorfismo de un único nucleótido (SNP)	Lugares del DNA donde la identidad de las bases es variable entre los individuos de una población	Uno de los muchos tipos polimórficos de secuencias de DNA que son útiles para crear los mapas genéticos necesarios en las búsquedas de genes	

falciformes y la fibrosis quística, el objetivo final es reemplazar o potenciar las copias defectuosas del gen con alelos normales. Esta estrategia de tratamiento se llama **terapia génica.**

Para que la terapia génica tenga éxito, deben completarse dos pasos críticos. En primer lugar, hay que secuenciar y conocer el alelo «silvestre» del gen en cuestión y sus secuencias reguladoras. Este alelo codifica un producto asociado a un fenotipo sano. En segundo lugar, debe existir un método para introducir una copia del alelo silvestre en los individuos afectados. El DNA tiene que introducirse de tal modo que asegure la expresión del gen en los tejidos apropiados, en la cantidad apropiada, y en el momento apropiado. Si el alelo defectuoso es dominante, entonces la introducción puede ser incluso más complicada: al menos en algunos casos, el alelo introducido debe reemplazar físicamente o bloquear la expresión del alelo dominante presente.

En el Capítulo 18 se describieron algunos aspectos de la regulación génica en humanos y otros eucariotas; aquí nos centraremos en las técnicas de introducción de DNA en personas. Como caso de estudio, consideremos la primera aplicación de terapia génica en humanos que tuvo éxito.

¿Cómo se pueden introducir nuevos alelos en células humanas?

La Sección 19.1 revisó cómo se pueden empaquetar secuencias de DNA recombinante en plásmidos que captan las células de *E. coli*. Los humanos y otros mamíferos carecen de plásmidos, no obstante, y sus células no captan DNA extraño en respuesta a tratamientos químicos o eléctricos tan eficazmente como lo hacen las bacterias.

¿Cómo se pueden introducir eficazmente genes extraños en células humanas? Hasta ahora, los investigadores se han dedicado a empaquetar DNA extraño en virus para transportarlo a células humanas. Una infección vírica empieza cuando un

TABLA RESUMEN **19.1** **Algunas herramientas y técnicas frecuentes en ingeniería genética *(continuación)***

	Técnicas		
Nombre	**Descripción**	**Modo de empleo**	**Ejemplo o ilustración**
Tecnología del DNA recombinante («ingeniería genética»)	Tomar una copia de un gen de un individuo y colocarla en el genoma de otro individuo (a menudo de una especie distinta)	Muchas aplicaciones, incluyendo clonación de DNA, terapia génica (véase la Sección 19.5), y biotecnología (véanse las Secciones 19.1 y 19.6)	
Biblioteca genética	Colección de todas las secuencias de DNA presentes en una fuente determinada. La biblioteca consiste en fragmentos individuales de DNA que se aíslan e insertan en un plásmido o en otro vector, para que puedan ser clonados	Las bibliotecas de cDNA permiten a los investigadores catalogar los genes expresados en un tipo celular determinado. Las bibliotecas genómicas permiten a los investigadores archivar todas las secuencias de DNA presentes en un genoma. Se puede buscar en las bibliotecas un gen diana concreto	
Sondas de DNA/ búsqueda en una biblioteca de DNA	Usar un fragmento de DNA, conocido y marcado, para hibridarse (mediante el emparejamiento de bases complementarias) con una colección de fragmentos desconocidos y no marcados	Permite a los investigadores encontrar una secuencia concreta de DNA entre una gran colección de secuencias	
Reacción en cadena de la polimerasa	Requiere secuencias cebadoras conocidas a ambos lados de un gen diana. La reacción se basa en muchos ciclos de hibridación, elongación y desnaturalización del DNA	Produce muchas copias idénticas de una secuencia diana. Es un atajo para clonar DNA	
Secuenciación didesoxi	Reacción de síntesis de DNA *in vitro* que precisa monómeros de didesoxirribonucleótidos (ddNTP)	Determina la secuencia de bases de un gen o sección de DNA	
Mapas genéticos	Creación de un mapa que muestra las posiciones relativas de los genes o secuencias concretas de DNA en los cromosomas. Se hace analizando la frecuencia de recombinación entre secuencias (véase el Capítulo 13)	Muchas aplicaciones, incluyendo el uso de marcadores genéticos situados ya en un mapa para encontrar genes desconocidos asociados con enfermedades o con otros fenotipos distintivos	

EJERCICIO Rellena las celdas de «Ejemplo o ilustración» en la columna de Técnicas de la tabla.

virus entra o se une a una célula huésped e inserta su genoma en esa célula huésped (véase el Capítulo 35). En algunos casos, el DNA vírico se integra en un cromosoma de la célula huésped. Como resultado, los virus que infectan humanos se pueden usar como vectores para transportar alelos diseñados a los cromosomas de las células diana. Potencialmente, los alelos transportados por el virus se pueden expresar y producir un producto capaz de curar una enfermedad genética.

Actualmente, el vector de elección en la terapia génica son los **retrovirus.** Los retrovirus son virus cuyo genoma está compuesto por RNA. Los genomas incluyen la enzima transcriptasa inversa, que cataliza la producción de una molécula de DNA de doble hebra a partir de una plantilla de RNA de hebra simple (recuerda de la Sección 19.1 que los investigadoras usan la transcriptasa inversa para producir cDNA). Cuando un retrovirus infecta una célula humana, la transcriptasa inversa cataliza la producción de una copia de DNA del genoma vírico. Otras enzimas víricas catalizan la inserción del DNA vírico en un cromosoma de la célula huésped. Si se pueden introducir genes humanos en un retrovirus, entonces el virus es capaz de insertar los alelos humanos en un cromosoma de una célula diana (**Figura 19.13**).

Aunque los virus parecerían vectores ideales para el transporte de alelos humanos normales, su uso conlleva importantes problemas. Los virus habitualmente causan enfermedades. Entre los retrovirus está el virus de la inmunodeficiencia humana (HIV), causa del sida, así como muchos otros virus que provocan cáncer en humanos y otros animales. Usar estos

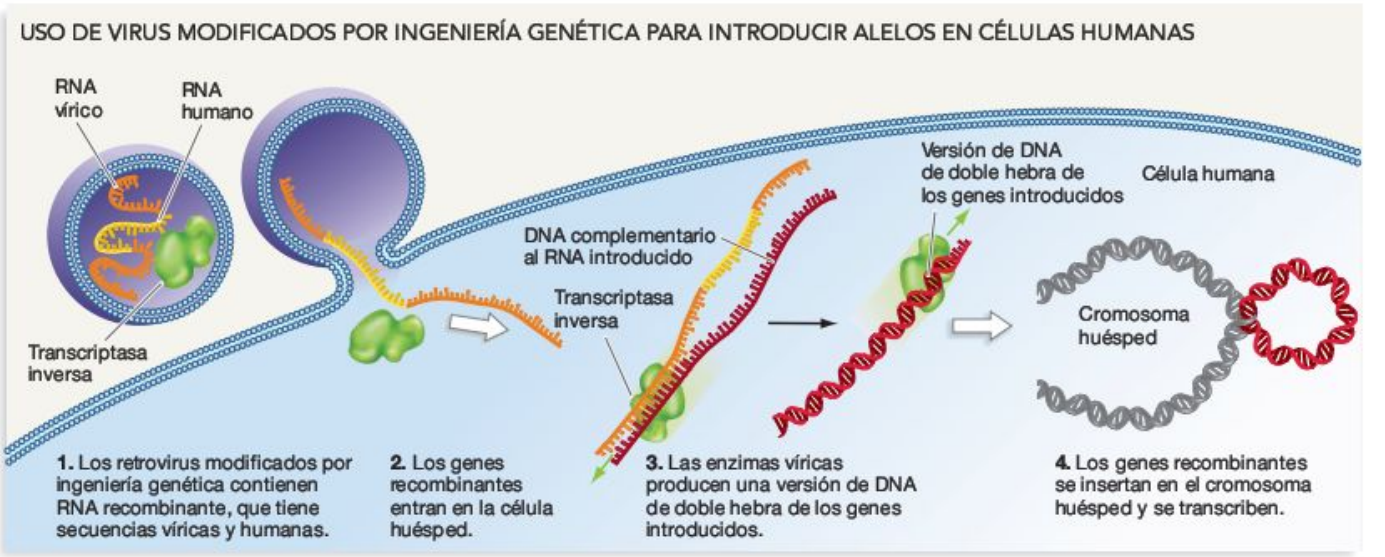


FIGURA 19.13 Los retrovirus insertan sus genes en los cromosomas de las células huésped. Los retrovirus pueden servir de vectores para transportar genes específicos a células y para insertar esos genes en los cromosomas de células diana.

PREGUNTA ¿Qué sucede si el DNA recombinante se inserta en medio de un gen crítico para la función normal de la célula?

agentes en la terapia génica requiere que las secuencias responsables de causar enfermedades sean inactivadas o eliminadas de sus genomas. Incluso si se han inactivado, las partículas alteradas podrían recombinarse con DNA vírico presente en el individuo tratado y conducir a la formación de una nueva cepa infecciosa. Además, la presencia de proteínas víricas activa una respuesta del sistema inmunitario que puede provocar peligrosos efectos secundarios durante el tratamiento. Por último, si los genes víricos se insertaran en una posición tal que altere la función de un gen importante en las células diana, las consecuencias podrían ser graves. A pesar de estos riesgos, los retrovirus siguen siendo los mejores vectores disponibles actualmente para la terapia génica humana. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de añadir una fila titulada «Retrovirus» a la sección de «Herramientas» de la Tabla Resumen 19.1, y añadir las columnas de «Descripción», «Cómo se usa» e «Ilustración».

Terapia génica en la inmunodeficiencia ligada a X

En el año 2000 un grupo de investigación comunicó que había logrado tratar una enfermedad mediante terapia génica. La enfermedad se llama **inmunodeficiencia combinada grave (SCID).** Los niños nacidos con SCID no tienen un sistema inmunitario normal y son incapaces de combatir infecciones.

El tipo de SCID tratado por el grupo se llama SCID-X1, porque está causado por mutaciones en un gen del cromosoma X. El gen codifica una proteína receptora necesaria para el desarrollo de unas células del sistema inmunitario llamadas linfocitos T. Las células T se forman en la médula ósea a partir de células indiferenciadas que se dividen continuamente.

Tradicionalmente, los médicos trataban el SCID-X1 manteniendo al paciente en un ambiente estéril, aislado de todo contacto humano directo, hasta que el paciente pudiera recibir un trasplante de médula ósea de algún familiar cercano (**Figura 19.14**). En la mayoría de los trasplantes de médula ósea, los linfocitos T que el paciente necesita son producidos por la médula ósea trasplantada y permiten vivir con normalidad a la persona. Pero en algunos casos no hay donantes compatibles. ¿Podría curar la terapia génica esta enfermedad aportando copias funcionales del gen defectuoso?

Tras extensas comprobaciones que indicaban que su plan de tratamiento era seguro y eficaz, el equipo de investigación logró la aprobación para tratar a 10 niños, todos menores de

FIGURA 19.14 «Niño burbuja». Los niños nacidos con SCID no pueden combatir las infecciones bacterianas ni las víricas. Como resultado, esos niños deben vivir en un entorno estéril.

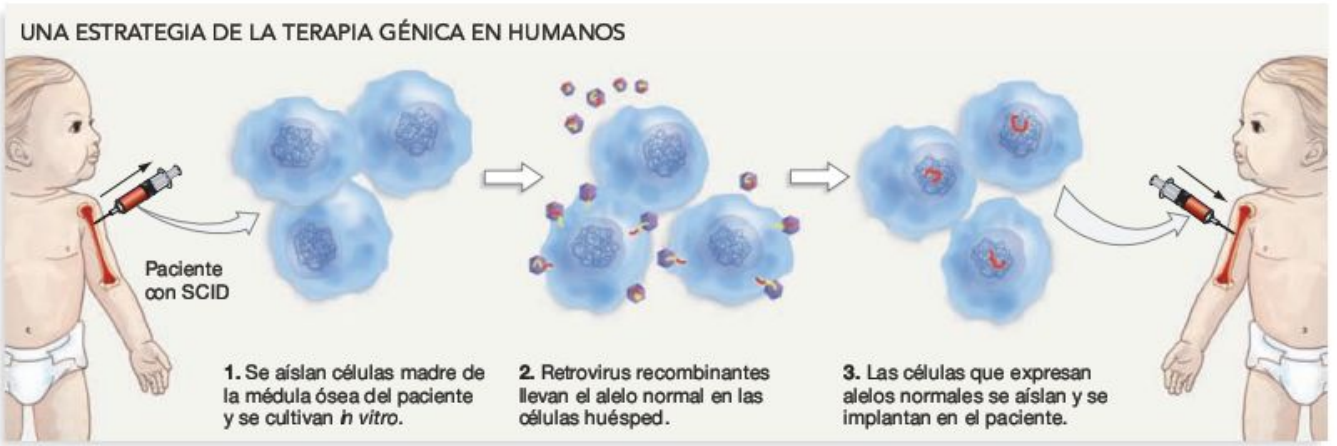


FIGURA 19.15 Protocolo de terapia génica. Para que la terapia génica funcione, se tienen que introducir copias de un alelo normal en las células de un paciente, y las copias tienen que expresarse.

1 año de edad, que tenían SCID-X1 y carecían de donante de médula ósea. Para llevar a cabo la terapia génica, los investigadores obtuvieron médula ósea de cada paciente y recogieron las células que producen linfocitos T maduros (**Figura 19.15**). A continuación, los investigadores infectaron esas células con un retrovirus modificado por ingeniería genética que contenía el gen del receptor normal. Después, aislaron las células que estaban produciendo el receptor proteico normal y las devolvieron a los pacientes.

En los cuatro meses posteriores a la reinserción de las células transformadas, nueve de los niños tenía concentraciones normales de linfocitos T funcionales. Estos pacientes salieron de las habitaciones de aislamiento estériles y volvieron a casa, donde crecieron y se desarrollaron con normalidad.

Sin embargo, en una revisión programada, a los 30 meses de la terapia génica, el equipo descubrió que dos de los niños habían desarrollado un tipo de cáncer caracterizado por el crecimiento incontrolado de linfocitos T. Los análisis de seguimiento de la médula ósea mostraron que en ambos niños, un gen del receptor transportado por el virus se había insertado cerca del gen para un factor regulador de la transcripción que activa el desarrollo de linfocitos T. Las secuencias víricas habían actuado aparentemente como un promotor, y provocaron la expresión constitutiva del factor de transcripción. En este momento (cuando este texto se imprima) los dos niños han respondido a la quimioterapia y están sanos.

El décimo niño que recibió la terapia génica nunca consiguió producir linfocitos T. Por razones desconocidas, sus células madre recombinantes no consiguieron funcionar normalmente cuando se devolvieron a la médula ósea. Afortunadamente, los médicos encontraron tiempo después un donante de médula ósea cuyas células eran lo suficientemente compatibles como para que el trasplante tuviera éxito.

Consideraciones éticas acerca de la terapia génica

A lo largo de la historia de la medicina, los intentos de probar nuevos fármacos, vacunas y cirugías siempre han conllevado un riesgo para los pacientes implicados. Los experimentos con terapia génica no son diferentes. Los investigadores que conducen ensayos con terapia génica deben explicar claramente los riesgos y tratar de reducirlos al máximo. La primera comunicación sobre la aparición del cáncer en los niños que recibieron la terapia génica para el SCID-X1 concluía con la siguiente frase: «hemos propuesto [...] que se detenga nuestro ensayo hasta que se evalúen con más profundidad las causas de este acontecimiento adverso y se valoren cuidadosamente de nuevo los riesgos y beneficios de continuar nuestro estudio de la terapia génica». Aunque la terapia génica recombinante sigue siendo prometedora para el tratamiento de una gran variedad de enfermedades hereditarias devastadoras, alcanzar ese potencial requerirá, casi con total certeza, muchos años de investigación y pruebas, además de refinar las directrices legales y éticas.

Cuando la tecnología del DNA recombinante fue posible por primera vez, muchos investigadores pensaron que vivirían para ver cómo se curaban con la terapia génica todas o la mayoría de las enfermedades hereditarias graves de las personas. Varias décadas después, ese optimismo se ha atenuado. En las personas, la terapia génica sigue siendo muy experimental, extremadamente cara y fuertemente controvertida.

19.6 Biotecnología en la agricultura: la creación del arroz dorado

El progreso en la terapia génica humana ha sido lento, pero el progreso en transformar plantas de cultivo con genes recombinantes ha sido increíblemente rápido. Solo en EE.UU., están aprobadas actualmente variedades transgénicas o genéticamente modificadas de 15 especies de cultivo principales. Los granjeros que cultivan maíz en EE.UU. pueden elegir ahora entre 15 variedades transgénicas distintas. En Mississippi, el 97 por ciento de la tierra dedicada al algodón está plantada de variedades recombinantes. Globalmente, se cultivaron 87,2 millones de hectáreas de cultivos transgénicos en 2006. El uso de plantas genéticamente modificadas se

ha convertido en un elemento principal de la agricultura moderna.

Los recientes intentos de desarrollar plantas transgénicas se han centrado en tres objetivos generales:

1. *Reducir las pérdidas secundarias a los herbívoros* La estrategia más popular para reducir las pérdidas causadas por los organismos que se alimentan de plantas se basa en introducir el gen de un insecticida natural. Por ejemplo, los investigadores han transferido un gen de la bacteria *Bacillis thuringiensis* al maíz; la presencia de la «toxina Bt» codificada por este gen protege a la planta del barrenador europeo del maíz y otras pestes de orugas.
2. *Reducir la competición con las malas hierbas* La competición con las malas hierbas suele reducirse introduciendo un gen cuyo producto hace que la planta de cultivo sea resistente a un herbicida (sustancia química que destruye plantas). Por ejemplo, la soja se ha modificado con ingeniería genética para resistir al herbicida glifosato. Los campos de soja con la variedad transformada pueden ser fumigados con glifosato para matar las malas hierbas sin dañar la soja.
3. *Mejorar la calidad del producto consumido por el público* Algunas plantas de cultivo, como la soja y la colza, se han modificado genéticamente para producir un mayor porcentaje de ácidos grasos insaturados respecto a los ácidos grasos saturados (véase el Capítulo 6). Los ácidos grasos saturados pueden contribuir a padecer cardiopatías, de modo que los vegetales que contienen menos son más sanos.

Para entender mejor la ingeniería genética en las plantas, analizaremos detalladamente los intentos de producir arroz transgénico de más calidad nutricional.

El arroz como planta diana

Aunque casi la mitad de la población mundial depende del arroz como alimento básico, este grano es una fuente extremadamente escasa de ciertas vitaminas y nutrientes esenciales. Por ejemplo, el arroz no tiene vitamina A. Este asunto es muy serio. Además de provocar ceguera en 250.000 niños del sureste asiático cada año, la deficiencia de vitamina A puede hacer que los niños sean más susceptibles a padecer diarrea, infecciones respiratorias y enfermedades infantiles como el sarampión.

Los humanos y otros mamíferos sintetizan la vitamina A a partir de una molécula precursora llamada β-caroteno, que pertenece a una familia de pigmentos vegetales llamada carotenoides, presentados en el Capítulo 10. Los carotenoides son naranjas, amarillos y rojos, y especialmente abundantes en las zanahorias. Las plantas del arroz sintetizan β-caroteno en sus cloroplastos, pero no en la parte de la semilla que comemos las personas. ¿Podría crear la ingeniería genética una capa de arroz que sintetizara β-caroteno en el tejido de las semillas llamado endospermo, rico en hidratos de carbono, que sí comemos? Un equipo de investigación se dispuso a responder esta pregunta. Si tuviera éxito, esta investigación podría ayudar a resolver un importante problema sanitario mundial.

Síntesis del β-caroteno en el maíz

El equipo de investigación empezó el trabajo buscando compuestos del endospermo del arroz que pudieran servir de precursores para la síntesis del β-caroteno. Descubrieron que el endospermo en maduración contiene una molécula llamada geranil geranil difosfato (GGPP), que es un producto intermedio en la vía de síntesis que conduce a la producción de carotenoides. Como muestra la **Figura 19.16,** son necesarias tres enzimas para producir β-caroteno a partir del GGPP. Si se pudieran introducir en las plantas del arroz los genes que codifican esas enzimas, junto con secuencias reguladoras que activaran su síntesis en el endospermo, los investigadores podrían crear una variedad transgénica de arroz que contendría β-caroteno.

Afortunadamente, los genes que codifican dos de las enzimas necesarias ya se habían aislado en los narcisos, y el gen de la tercera enzima se había purificado de una bacteria. Como las secuencias se habían insertado en plásmidos y cultivado en bacterias, había muchas copias listas para ser manipuladas. A cada una de las secuencias codificadoras en los plásmidos, los biólogos añadieron la región del promotor de una proteína específica del endospermo. Este segmento incluía un lugar regulador que promovería la transcripción de las secuencias recombinantes en las células del endospermo.

Para crear variedades transgénicas de arroz capaces de producir β-caroteno, había que insertar los tres grupos de secuencias en las plantas del arroz. Como sabes por la lectura de este capítulo, introducir DNA recombinante es bastante sencillo en *E. coli* pero difícil en personas. ¿Cómo se introducen genes ajenos en las plantas?

El sistema de transformación de *Agrobacterium*

Agrobacterium tumefaciens es una bacteria que infecta a las plantas. Los tejidos vegetales infectados con este parásito forman una excrecencia tumoral llamada **agalla.** De esas plantas se dice que tienen la enfermedad de las agallas de corona (**Figura 19.17a**). Cuando los investigadores estudiaron cómo se producen estas infecciones, descubrieron que un plásmido de las *Agrobacterium*, llamado **plásmido Ti** (inductor de tumo-

FIGURA 19.16 Vía de síntesis del β-caroteno. El GGPP es una molécula presente en las semillas del arroz. Se necesitan tres enzimas para producir β-caroteno a partir del GGPP.

(a) Planta con la enfermedad de las agallas de corona.

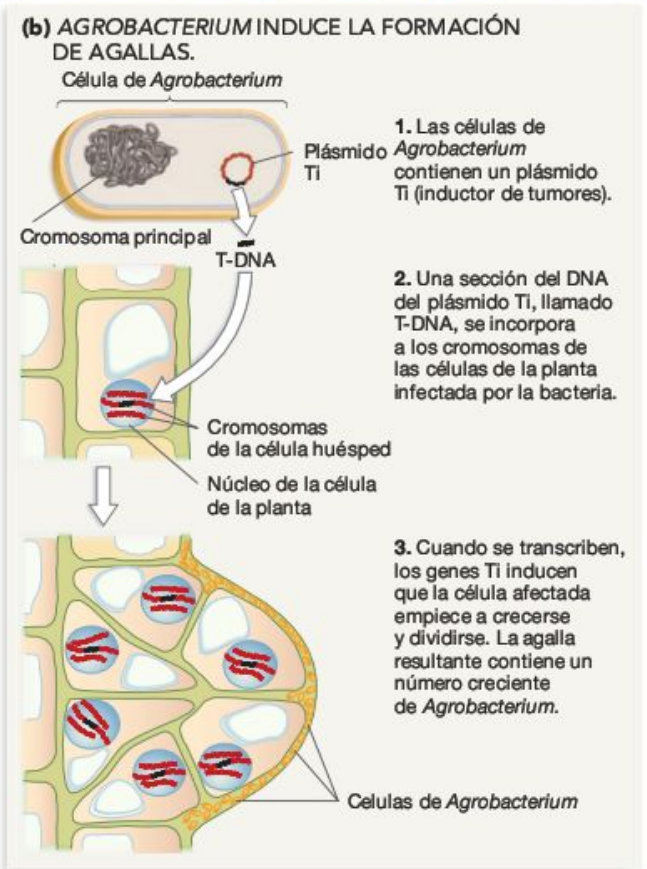


FIGURA 19.17 Las infecciones por Agrobacterium introducen genes ajenos en cromosomas de una célula huésped. (a) La agalla, o excrecencia tumoral en la parte inferior del tallo de esta planta, está causada por una infección por la bacteria *Agrobacterium*. **(b)** Los plásmidos Ti de *Agrobacterium* inducen la formación de las agallas.

res) desempeña un papel fundamental (**Figura 19.17b,** paso 1). Los plásmidos Ti contienen varios grupos de genes funcionalmente distintos. Un grupo codifica productos que permiten a la bacteria unirse a las paredes celulares de un huésped. Otro grupo, llamado genes de virulencia, codifica las proteínas necesarias para transferir parte del DNA del Ti, llamado T-DNA (DNA transferido) al interior de la célula vegetal. Después, el T-DNA entra en el núcleo de la célula vegetal y se integra en su DNA cromosómico (paso 2). Cuando se transcribe, el T-DNA hace que la célula infectada crezca y se divida. El resultado es la formación de una agalla que contiene una floreciente población de *Agrobacterium* (paso 3).

Los investigadores se dieron cuenta rápidamente de que el plásmido Ti es un método eficaz para introducir genes recombinantes en células vegetales. Experimentos de seguimiento confirmaron que se podían añadir genes recombinantes al T-DNA que se integra en el cromosoma del huésped, que se podían eliminar los genes inductores de tumores y que la secuencia resultante se transfiere y expresa eficazmente en su nueva planta huésped.

Uso del plásmido Ti para producir arroz dorado

Para generar una variedad de arroz que produzca las tres enzimas necesarias para sintetizar β-caroteno en el endospermo, los investigadores expusieron embriones a células de *Agrobacterium* que contenían plásmidos Ti modificados genéticamente (**Figura 19.18**). A continuación se cultivaron las plantas transformadas en un invernadero. Cuando los individuos transgénicos hubieron madurado y producido semillas, los investigadores descubrieron que algunos granos de arroz contenían tanto β-caroteno que eran amarillos. Este «arroz dorado» se muestra al lado del arroz no modificado en la **Figura 19.19.** Se están haciendo pruebas para determinar si el arroz transgénico contiene el suficiente β-caroteno como para aliviar el déficit de vitamina A en los niños.

Aunque la producción de arroz dorado en el laboratorio es prometedora, todavía queda mucho por hacer antes de que

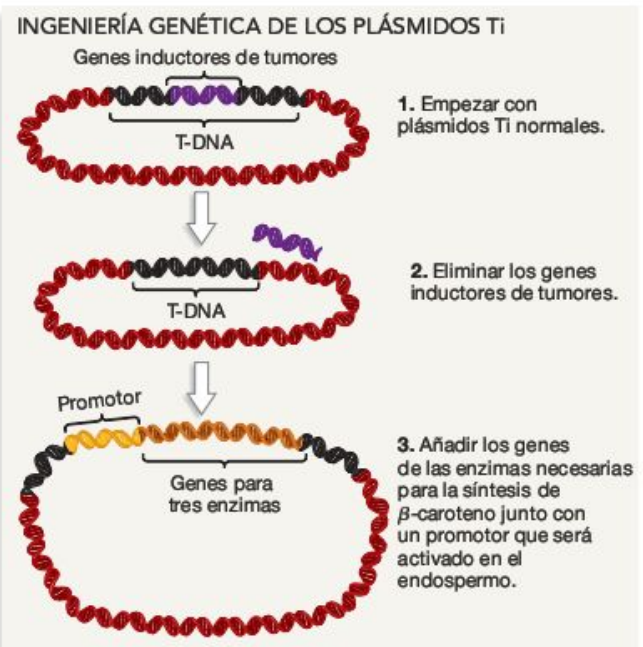


FIGURA 19.18 El «arroz dorado» es una variedad transgénica. Creación de un plásmido Ti para producir una variedad de arroz capaz de sintetizar β-caroteno en el endospermo de sus semillas.

FIGURA 19.19 Arroz normal y arroz dorado. Los análisis químicos confirmaron que el color dorado en las semillas modificadas se debe a grandes cantidades de β-caroteno.

este avance afecte a la salud pública. El arroz transgénico debe cultivarse en condiciones normales del campo. Además, la mayoría o todas las variedades de arroz cultivadas en distintas partes del mundo tendrán que ser cruzadas con suministros transgénicos para que adquieran los genes adecuados. Por último, las variedades transgénicas deben estar disponibles para los cultivadores pobres a un precio razonable.

Además de la posibilidad de mejorar el déficit de vitamina A, las variedades transgénicas de arroz quizá podrían mejorar otros problemas nutricionales de las personas que comen arroz, en concreto el déficit de proteínas y de hierro. Los primeros intentos de desarrollar variedades transgénicas de arroz con mayor cantidad de proteínas y hierro disponibles han sido prometedores.

Como muestran los ejemplos revisados en este capítulo, los recientes avances en biotecnología agrícola y médica prometen aumentar la calidad y cantidad de alimentos y aliviar al menos algunas enfermedades hereditarias que asolan a las personas. Sin embargo, cada solución ofrecida por la ingeniería genética plantea generalmente nuevas cuestiones. Por ejemplo, investigadores y defensores del consumidor han expresado sus dudas acerca del número creciente y los tipos de alimentos genéticamente modificados. Durante este debate, los estudiantes de biología y otras personas bien informadas sobre las técnicas y cuestiones implicadas serán una fuente importante de información y opinión para la sociedad.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

El descubrimiento de las enzimas que cortan el DNA por lugares específicos, junto con las enzimas que vuelven a unir los segmentos de DNA, permitió a los biólogos trasladar genes de una localización a otra.

La ingeniería genética se basa en insertar alelos de un organismo en otro organismo. Los biólogos pudieron manipular genes tras el descubrimiento de las endonucleasas de restricción, la DNA ligasa y los plásmidos. Las endonucleasas de restricción permiten a los investigadores cortar el DNA por lugares específicos e insertarlo en plásmidos o en otros vectores con la ayuda de la DNA ligasa. En muchos casos, los alelos creados por ingeniería genética se modifican mediante la adición de ciertos tipos de promotores o de otras secuencias reguladoras.

Deberías ser capaz de dibujar un diagrama de flujo que ilustre los pasos necesarios para cortar un gen de un lugar y pegarlo en otra localización.

Para analizar un gen, los biólogos tienen que conseguir muchas copias idénticas de él. Esto se puede hacer insertando el gen en una bacteria que lo copie a medida que crece, o bien mediante la reacción en cadena de la polimerasa.

El gen de la hormona del crecimiento humana se clonó tras aislarse introduciéndolo en un plásmido captado por células de *E. coli*. Allí se expresaba el gen. Así pues, la ingeniería genética y la clonación de DNA han resultado en grandes poblaciones de *E. coli* recombinantes que producen suministros abundantes y seguros de hormona del crecimiento humana a un precio razonable.

La alternativa más común a la clonación de genes en plásmidos es una reacción de síntesis de DNA *in vitro* llamada reacción en cadena de la polimerasa (PCR). La técnica PCR se basa en cebadores que flanquean un fragmento diana del DNA. Usando la *Taq* polimerasa, una forma estable con el calor de la DNA polimerasa, una única secuencia de DNA puede amplificarse a millones de copias idénticas.

Deberías ser capaz de comparar las ventajas y desventajas entre clonar genes mediante plásmidos o mediante PCR.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Producing Human Growth Hormone; The Polymerase Chain Reaction

Una vez que los investigadores tienen muchas copias idénticas de un gen, se puede determinar su secuencia de bases mediante el método didesoxi.

La forma más frecuente de analizar las copias de genes producidas mediante clonación y plásmidos o por PCR es secuenciarlas por el método de secuenciación didesoxi. Esta es una reacción de síntesis *in vitro* que emplea didesoxirribonucleótidos para interrumpir la replicación del DNA en cada base de la secuencia. Sometiendo los fragmentos resultantes de DNA a electroforesis en gel, se puede determinar la secuencia de nucleótidos del gen.

Deberías ser capaz de explicar por qué el uso de marcadores fluorescentes y tubos capilares rellenos de gel aumentó la eficiencia de los estudios de secuenciación.

Para encontrar los genes asociados con un rasgo determinado, los investigadores empiezan con un mapa genético. Si ciertos marcadores del mapa solo se encuentran en individuos con un fenotipo distintivo, es probable que el gen responsable de ese fenotipo esté cerca de ese marcador.

Para encontrar el gen asociado a la enfermedad de Huntington, los investigadores analizaron un gran número de marcadores genéticos y un numeroso pedigrí de una familia afectada. Su objetivo era encontrar un marcador que se heredara junto con el alelo responsable de la enfermedad. Una vez esta estrategia señaló el área general donde estaba localizado el gen, los biólogos secuenciaron el DNA de la región para determinar exactamente dónde estaba el defecto.

Deberías ser capaz de crear el mapa genético de un organismo hipotético y explicar cómo podrías usarlo para encontrar un gen asociado con el tamaño corporal.

Los investigadores están intentando insertar genes en humanos para curar enfermedades genéticas. Los intentos de insertar genes en plantas para proporcionarles nuevos rasgos, como la capacidad de producir nutrientes importantes, han tenido mucho más éxito.

Una vez localizados y caracterizados los genes, se pueden introducir en otros individuos o especies intentando cambiar sus rasgos. La transformación genética puede tener lugar de distintas formas, dependiendo de las especies implicadas. En humanos, el DNA recombinante debe ser introducido mediante virus. Ya que introducir genes ajenos en personas es difícil, y por los complejos problemas éticos y de seguridad implicados, los avances en la terapia génica humana han sido lentos. La ingeniería genética de plantas de cosecha es mucho más sencilla técnicamente porque ciertas bacterias que infectan a las plantas tienen plásmidos que integran sus genes en el genoma de la planta huésped. Añadiendo alelos recombinantes a estos plásmidos, los investigadores han sido capaces de introducir alelos que mejoran la calidad nutricional de las cosechas, las hacen resistentes a los herbicidas, o las permiten producir insecticidas.

Deberías ser capaz de explicar lo que le tendría que suceder a la tecnología de genes recombinantes para que fuera tan factible en personas como lo es en las plantas.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué hacen las endonucleasas de restricción?
   a. Parten las paredes celulares bacterianas y permiten que los virus entren en las células.
   b. Unen trozos de DNA catalizando la formación de enlaces fosfodiéster entre ellos.
   c. Cortan fragmentos de DNA por lugares específicos conocidos como secuencias de reconocimiento.
   d. Funcionan como marcadores genéticos en los mapas cromosómicos usados en las búsquedas de genes.

2. ¿Qué es un plásmido?
   a. Una organela presente en muchas bacterias y ciertos eucariotas.
   b. Una molécula de DNA circular que en algunos casos se replica independientemente del cromosoma o cromosomas principales.
   c. Un tipo de virus con un genoma de DNA que infecta ciertos tipos de células humanas, incluyendo el tejido pulmonar y de la vía respiratoria.
   d. Un tipo de virus con un genoma de RNA, que codifica la transcriptasa inversa e inserta una copia de cDNA de su genoma en las células huésped.

3. Cuando está presente en una reacción de síntesis de DNA, una molécula de ddNTP se añade a la cadena creciente. No se pueden añadir más nucleótidos después. ¿Por qué?
   a. No hay suficientes dNTP disponibles.
   b. Un ddNTP se puede insertar en distintos lugares de la secuencia, de modo que se forman fragmentos de distinta longitud, y todos terminan con un ddNTP.
   c. El carbono 5' del ddNTP carece de grupo hidroxilo, de modo que no se puede formar un enlace fosfodiéster.
   d. El carbono 3' del ddNTP carece de grupo hidroxilo, de modo que no se puede formar un enlace fosfodiéster.

4. Una vez encontrado el gen que causa la enfermedad de Huntington, los investigadores introdujeron el alelo defectuoso en ratones para crear un modelo animal de la enfermedad de Huntington. ¿Por qué era útil este modelo?
   a. Les permitió probar potenciales tratamientos farmacológicos sin poner en peligro a los pacientes.
   b. Les permitió estudiar cómo se regula el gen.
   c. Les permitió producir grandes cantidades de la proteína huntingtina.
   d. Les permitió estudiar cómo se transmitía el gen de los progenitores a los descendientes.

5. Para empezar la búsqueda del gen de la hormona del crecimiento humana, los investigadores crearon una biblioteca de cDNA a partir de células de la hipófisis. ¿Qué contenía esta biblioteca?
   a. Solo la secuencia que codifica la hormona del crecimiento.
   b. Versiones de DNA de todos los mRNA de las células hipofisarias.
   c. Todas las secuencias codificadoras del genoma humano, sin intrones.
   d. Todas las secuencias codificadoras del genoma humano, incluyendo los intrones.

6. ¿Qué quiere decir que un marcador genético y el gen de una enfermedad están estrechamente ligados?
   a. El marcador está dentro de la región codificadora del gen de la enfermedad.
   b. La secuencia del marcador y la secuencia del gen de la enfermedad son extraordinariamente parecidas.
   c. El marcador y el gen de la enfermedad están en cromosomas distintos.
   d. El marcador y el gen de la enfermedad están físicamente muy cercanos y tienden a heredarse conjuntamente.

Respuestas: 1. c; 2. b; 3. d; 4. a; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica cómo se usan las endonucleasas de restricción y la DNA ligasa para insertar genes ajenos en plásmidos y crear DNA recombinante. Haz un dibujo que muestre por qué los extremos cohesivos son cohesivos, y que identifique el lugar exacto en donde la DNA ligasa cataliza una reacción clave.
2. Explica la función de los vectores en la ingeniería genética. Después explica cómo se introducen plásmidos recombinantes en células de *E. coli*, cómo se usan virus para transportar genes a células humanas y cómo se usa el plásmido Ti del *Agrobacterium* para transportar genes a plantas. Enumera las características de un vector «perfecto».
3. ¿Qué es una biblioteca de cDNA? ¿Cómo se crea? ¿Esperarías que la biblioteca de cDNA de una célula muscular humana fuera distinta de la biblioteca de cDNA de una neurona humana del mismo individuo? Explica por qué sí o por qué no.
4. ¿Qué son los marcadores genéticos, y cómo se usan para crear un mapa genético? Explica cómo combinan los investigadores los análisis de pedigríes humanos y los marcadores genéticos para estrechar la situación de los genes de enfermedades.
5. Los investigadores añadieron la secuencia del promotor de un gen específico del endospermo a los plásmidos Ti usados en la creación del arroz dorado. ¿Por qué fue importante este paso? Comenta las funciones de las secuencias promotoras e intensificadoras en la ingeniería genética en eucariotas.
6. Enumera las moléculas necesarias para una reacción PCR normal, y explica sus funciones en los pasos de apareamiento del cebador, extensión del cebador, y desnaturalización de un ciclo de PCR. Después enumera la función de cada molécula necesaria para la replicación del DNA *in vivo*. Para cada molécula de la lista *in vivo*, explica por qué es necesaria, o no, para la correspondiente reacción *in vitro*.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Imagina que tienes una gran cantidad de datos de secuencias, similares a los datos que el equipo de Nancy Wexler tenía de la región del gen de la enfermedad de Huntington, y que supieras que los genes en las especies consideradas tienen habitualmente unas 1.500 bases. ¿Cómo usarías el código genético (véase el Capítulo 15) y la información sobre la estructura de los promotores (véanse los Capítulos 17 y 18) para localizar exactamente la situación de uno o más genes de tu secuencia?
2. ¿Debería restringirse la terapia génica humana a las células somáticas, o deberían ser capaces las personas de alterar sus células germinales (lo que significa que alterarían los alelos que transmiten a sus descendientes)? ¿Debería aprobarse la terapia génica solo para alelos causantes de enfermedades, o también debería permitirse a los padres que paguen para transformar a sus hijos con los alelos asociados con la talla, la inteligencia, el color del pelo y ojos, el rendimiento atlético, capacidad musical o rasgos similares?
3. Describe los parecidos entre cómo los investigadores buscan en una biblioteca de DNA y cómo realizan un cribado genético, buscando, por ejemplo, los *E. coli* mutantes que no pueden metabolizar lactosa (véase el Capítulo 17).
4. Una amiga tuya está haciendo una serie de reacciones PCR y acude a ti para pedirte consejo. Ha comprado tres conjuntos de cebadores, con la esperanza de que un conjunto amplifique la secuencia plantilla mostrada aquí (las líneas de puntos de la secuencia plantilla sustituye a una larga secuencia de bases). No obstante, ninguno de los tres pares de cebadores produjo ningún DNA producto.

	Cebador a	Cebador b
Par de cebador 1:	5′ GTCCAGC 3′	y 5′ CCTGAAC 3′
Par de cebador 2:	5′ GGACTTG 3′	y 5′ GCTGCAC 3′
Par de cebador 3:	5′ GTCCAGG 3′	y 5′ CAAGTCC 3′

Plantilla

5′ ATTCGGACTTG ——— GTCCAGCTAGAGG 3′

3′ TAAGCCTGAAC ——— CAGGTCGATCTCC 5′

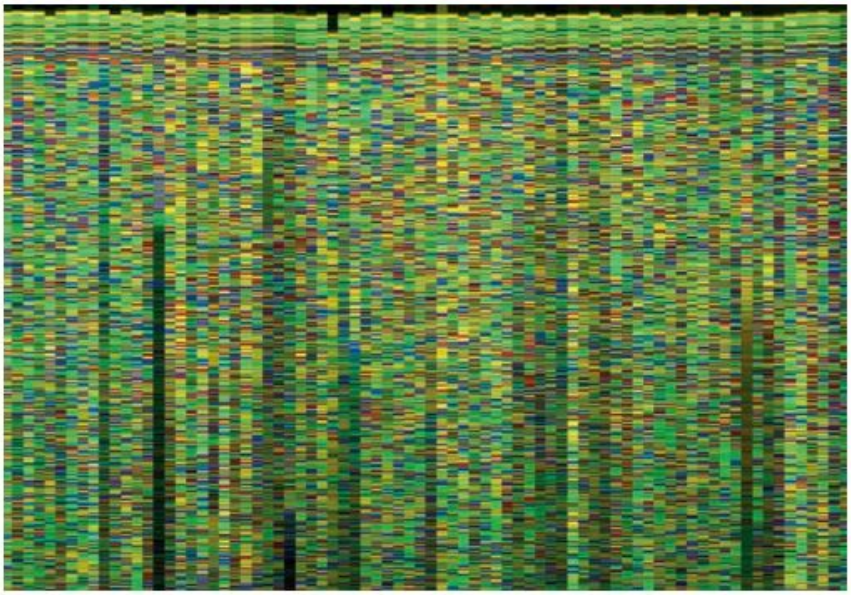
   a. Explica por qué no funcionó ningún par de cebadores. Indica si todos los cebadores tienen algún defecto o el problema es de solo un cebador.

   b. Tu amiga no quiere comprar más cebadores. Te pregunta si puede salvar este experimento. ¿Qué le dices que tiene que hacer?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Genómica

20



Resultado de una máquina secuenciadora de genomas automatizada, que representa unas 48.000 bases del genoma humano. Cada franja vertical representa la secuencia de un fragmento de DNA.

CONCEPTOS CLAVE

- Cuando un genoma se ha secuenciado por completo, los investigadores usan distintas técnicas para identificar qué secuencias codifican productos y cuáles funcionan como lugares reguladores.
- En bacterias y arqueas, hay una correlación positiva entre el número de genes de una especie y la capacidad metabólica de esa especie. La transferencia de genes entre especies también es frecuente.
- En eucariotas, los genomas están dominados por secuencias que afectan poco o nada a la eficacia biológica del organismo.
- Los datos de los proyectos de secuenciación de genomas se están utilizando ahora en el desarrollo de nuevos fármacos y vacunas, y para buscar alelos asociados con enfermedades hereditarias.

Los primeros datos que describían la secuencia completa del DNA humano, o **genoma,** se publicaron en febrero de 2001. Esos artículos se consideraron inmediatamente como un hito en la historia de la ciencia. En solo 50 años, los biólogos habían pasado de ignorar la naturaleza molecular del gen a conocer la composición molecular de todos los genes presentes en nuestra especie.

Hasta su culminación en los artículos de 2001 y desde entonces, el trabajo multinacional llamado **Proyecto del genoma humano** ha producido una gran cantidad de datos sobre la situación y la función de genes y otros tipos de secuencias de DNA presentes en los seres humanos. Es importante reconocer, no obstante, que la investigación en el *Homo sapiens* es parte de un proyecto mucho mayor y continuado para secuenciar genomas de muchos otros eucariotas, cientos de bacterias y docenas de arqueas. La secuenciación, interpretación y comparación entre genomas completos se denomina **genómica.** El ritmo de la investigación en este campo es absolutamente imparable.

La llegada de la genómica también ha activado la creación de un campo llamado genómica funcional. La genómica proporciona una lista de los genes presentes en un organismo; la **genómica funcional** se pregunta cuándo se expresan esos genes y cómo interaccionan sus productos. Este proyecto es importante. Además de aumentar nuestro conocimiento sobre la coordinación de la expresión génica a medida que un embrión se convierte en un estudiante universitario o en un roble, la genómica funcional está ayudando a los investigadores a identificar nuevas dianas farmacológicas en las especies causantes de enfermedades, diseñar nuevas vacunas y acelerar la búsqueda de los genes responsables de enfermedades hereditarias.

Como estudiante de Biología, perteneces a la primera generación educada en la era del genoma. La genómica está revolucionando varios campos de la Biología y será casi con total certeza una parte importante de tu vida personal y profesional. Vamos a analizar qué es la genómica, cómo y por qué se lleva a cabo, y qué estamos aprendiendo.

20.1 Secuenciación de genomas completos

La genómica se ha convertido en la vanguardia de la investigación en Biología en gran medida porque una serie de avances tecnológicos (incluyendo los marcadores fluorescentes y tubos capilares rellenos de gel presentados en el Capítulo 19) han aumentando la velocidad de secuenciación del DNA y han reducido el coste. Gracias en gran parte a la mayor automatización, el coste de secuenciar DNA se ha reducido en un 50 por ciento cada año y ha bajado a la mitad desde que empezó el proyecto del genoma humano en 1988. Los investigadores han logrado establecer centros de secuenciación del DNA parecidos a fábricas, cada uno con docenas de máquinas de secuenciación automatizadas, en más de 20 lugares de EE.UU., Gran Bretaña, Alemania, Francia, Japón y China. Algunos de esos laboratorios emplean a docenas de biólogos y pueden realizar 100.000 reacciones de secuenciación diarias.

A medida que los datos eran menos caros y más rápidos de conseguir, el ritmo de la secuenciación de genomas completos se aceleró. Como resultado, ahora se están generando un número de secuencias impensable. A la fecha de impresión de este libro, los depósitos internacionales primarios de los datos de secuencias del DNA contienen más de 146.000 *millones* de nucleótidos (para apreciarlo, un genoma humano haploide contiene unos 3.000 millones de bases). El tamaño de esta base de datos aumenta en un 20 por ciento al año (**Figura 20.1**).

¿Cómo se secuencian genomas completos?

Los genomas varían en tamaño desde unos pocos millones de pares de bases hasta varios miles de millones. Pero una sola reacción de secuenciación puede analizar únicamente unos 1.000 pares de bases. ¿Cómo rompen los investigadores un genoma en fragmentos del tamaño apropiado para las reacciones, y después descubren cómo ensamblar de nuevo los miles o millones de fragmentos?

Los proyectos de secuenciación del genoma más recientes responden a esta pregunta con una estrategia de perdigonada del genoma completo, o simplemente **secuenciación en perdigonada.** En la secuenciación en perdigonada, un genoma se divide en un conjunto de fragmentos superpuestos que son lo suficientemente pequeños como para poder secuenciarse. Usando las regiones de superposición, los fragmentos secuenciados vuelven a ponerse en el orden correcto.

FIGURA 20.1 El número total de bases secuenciadas está aumentando rápidamente.

Como muestra el paso 1 de la **Figura 20.2,** la secuenciación en perdigonada empieza usando ondas sónicas de alta frecuencia (sonicación) para romper el genoma en fragmentos de unas 160 kilobases (kb; 1 kb = 1.000 bases). A continuación, cada sección de 160 kb se inserta en un plásmido llamado **cromosoma bacteriano artificial (BAC).** Los BAC pueden replicar grandes segmentos de DNA. Con las técnicas de transformación presentadas en el Capítulo 19, cada BAC se inserta después en una célula de *Escherichia coli* distinta, y se crea lo que los investigadores llaman una biblioteca de BAC (paso 2). Una biblioteca de BAC es una biblioteca genómica: un conjunto de todas las secuencias de DNA de un genoma concreto, dividido en pequeños fragmentos e insertado en un vector de clonación (véase el Capítulo 19). Separando las células en una biblioteca de BAC y después haciendo que cada célula dé lugar a una gran colonia, los investigadores pueden aislar grandes números de cada fragmento de 160 kb.

Una vez que un grupo de investigación dispone de muchas copias de cada fragmento de 160 kb, el DNA se rompe de nuevo en fragmentos, pero, esta vez, los segmentos tienen unos 1.000 pares de bases (paso 3). A continuación se insertan estos pequeños fragmentos en plásmidos y se ponen dentro de células bacterianas (paso 4). De este modo, el genoma se descompone en dos niveles manejables: fragmentos de 160 kb en los BAC y segmentos de 1 kb en plásmidos. Los plásmidos se copian muchas veces a medida que las bacterias se transforman en grandes poblaciones. Entonces, se podrá disponer de grandes números de cada fragmento de 1.000 pares de bases para las reacciones de secuenciación (paso 5).

Una vez que los fragmentos de 1.000 pares de bases de cada clon BAC de 160 kb son secuenciados, determinados programas de ordenador analizan las regiones donde se superponen los extremos de cada segmento de 1.000 pares de bases (paso 6). Los solapamientos existen porque había muchas copias de cada segmento de 160 kb, y cada uno se fragmentó al azar mediante sonicación. El ordenador mezcla y empareja segmentos de un único clon BAC hasta que se obtiene una alineación consistente con todos los datos disponibles. Entonces se analizan los extremos de cada BAC de un modo similar (paso 7). El objetivo es disponer cada segmento de 160 kb en su posición correcta en el cromosoma, basándose en las regiones de solapamiento.

Básicamente, la estrategia de la perdigonada consiste en romper un genoma en fragmentos minúsculos, secuenciar los fragmentos y después volver a ordenar la secuencia en el orden correcto. Si entiendes la secuenciación en perdigonada, deberías ser capaz de explicar por qué es esencial que existan regiones de solapamiento entre fragmentos adyacentes de un cromosoma.

Una vez obtenidas las secuencias de un genoma completo, había que crear bases de datos que pudieran mantener la información de las secuencias completas y manejarla de tal forma que hicieran que los datos en bruto y distintas anotaciones estuvieran disponibles para la comunidad internacional de investigadores. Estas bases de datos de secuencias también

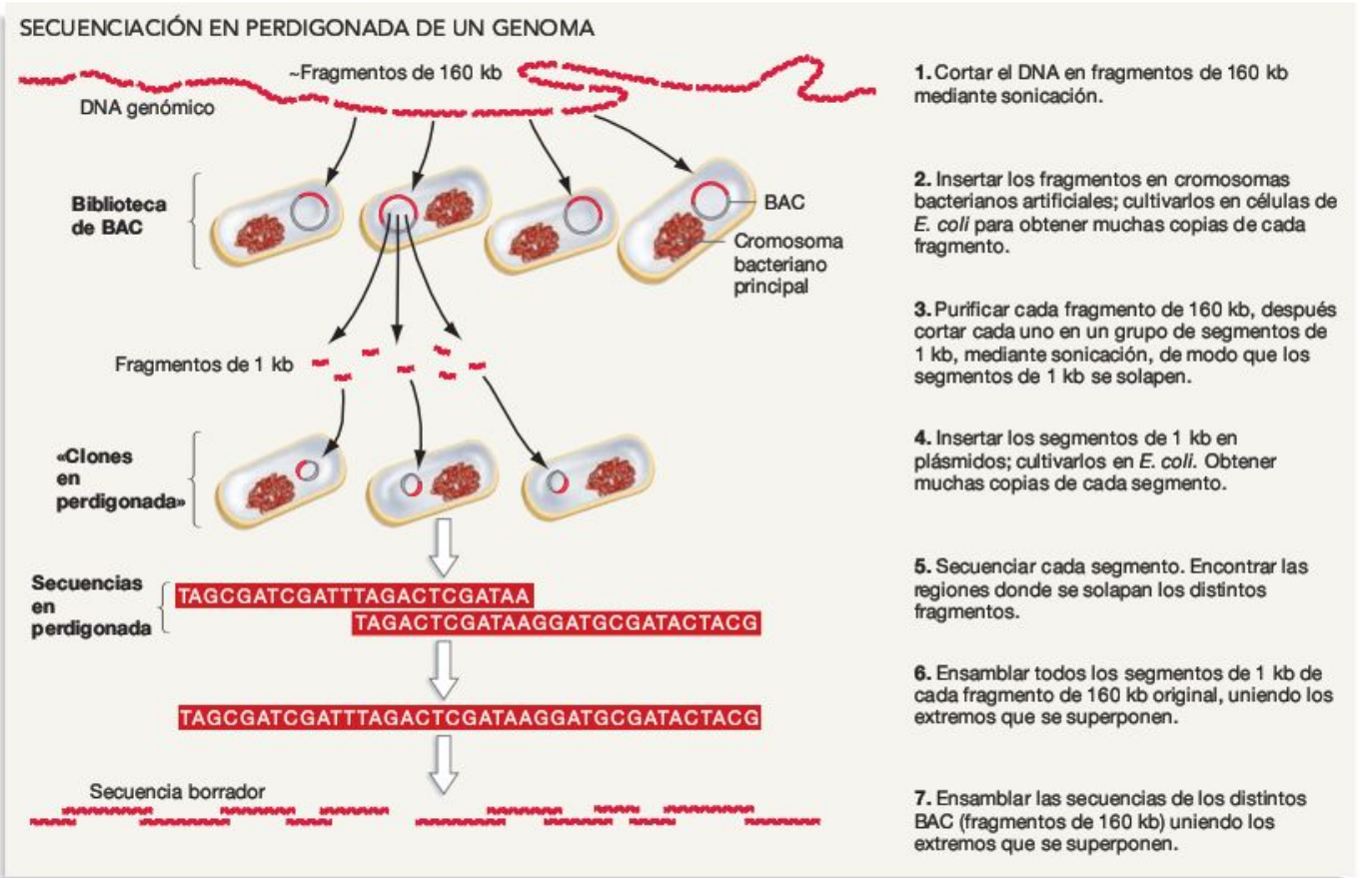


FIGURA 20.2 La secuenciación en perdigonada rompe genomas grandes en muchos fragmentos cortos. La secuenciación en perdigonada es un proceso de varios pasos. Inicialmente, un genoma se rompe en fragmentos de 160 kb mediante sonicación y se clona en cromosomas bacterianos artificiales (BAC). Cada fragmento de 160 kb se rompe después en segmentos de 1 kb que pueden clonarse en plásmidos, cultivarse hasta obtener un gran número de copias y secuenciarse.

PREGUNTA ¿Por qué «en perdigonada» es una forma apropiada de describir esta estrategia de secuenciación?

tenían que permitir búsquedas, de modo que los investigadores pudieran evaluar la similitud de genes recién descubiertos con otros ya estudiados.

Como la cantidad de datos implicados es tan enorme, los retos informáticos de la genómica son formidables. Hasta ahora, sofisticados algoritmos y *hardware* continuamente mejorado han permitido a los investigadores seguir el ritmo de la adquisición de datos. La inmensa cantidad de datos generados por los centros de secuenciación del genoma ha hecho que la **bioinformática** (manejar, analizar e interpretar la información en Biología) sea crucial para el continuo progreso en este campo.

¿Qué genomas se están secuenciando y por qué?

El primer genoma secuenciado de un organismo que no fuera un virus fue el de una bacteria que vive en las vías respiratorias superiores de las personas. Esta bacteria, *Haemophilus influenzae*, tiene un cromosoma circular y un total de 1.830.138 pares de bases de DNA. Este genoma era lo suficientemente pequeño como para secuenciarlo por completo con un tiempo y un coste razonables, con la tecnología de principios de la década de 1990. *Haemophilus influenzae* fue un importante objeto de investigación porque causa dolor de oído e infecciones respiratorias en niños; además, una cepa específica es capaz de infectar las membranas que rodean el cerebro y la médula espinal, provocando meningitis.

La publicación del genoma de *H. influenzae* en 1995 se siguió rápidamente de genomas completos secuenciados de una colección de bacterias y arqueas. El primer genoma eucariota, de la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, se terminó en 1996. Después de ese hito se publicaron las secuencias de genomas completos de gran variedad de protistas, plantas y animales. Hasta ahora, se han secuenciado los genomas completos de más de 510 especies bacterianas, 47 arqueas y 52 especies eucariotas. Hay secuencias incompletas de genomas de más de otras 200 especies.

La mayoría de los organismos seleccionados para secuenciar todo su genoma causan enfermedades o tienen otras propiedades biológicas interesantes. Por ejemplo, se han secuenciado genomas de bacterias y arqueas que habitan en entornos extremadamente cálidos con la esperanza de descubrir enzimas útiles para aplicaciones industriales a altas temperaturas y para comprender cómo pueden funcionar las proteínas en esas condiciones. Otras bacterias y arqueas se eligieron por-

que son capaces de realizar reacciones químicas muy interesantes, como producir metano (gas natural; CH_4) y otros compuestos. En algunos casos, los investigadores esperan que estos organismos puedan servir como fuente de productos comerciales. El genoma del arroz se secuenció porque el arroz es la principal fuente de alimentos para la mayoría de las personas. Por último, especies como la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*, el nematodo *Caenorhabditis elegans*, el ratón doméstico *Mus musculus* y la planta de la mostaza *Arabidopsis thaliana* se analizaron porque sirven como organismos modelo en biología y porque los datos de organismos bien estudiados prometían ayudar a los investigadores a interpretar el genoma humano.

¿Qué secuencias son genes?

Obtener datos en bruto de secuencias es solo el inicio del trabajo para conocer un genoma. Como señalan los investigadores, los datos en bruto de secuencias son análogos a la lista de componentes de una casa. Sin embargo, la lista dice algo así como «ventanagaberorogaescalerapuertajusjus...» porque carece de puntuación. ¿Dónde empiezan y terminan los genes de «ventana», «escalera» y «puerta»? Los segmentos leídos como «gaberoroga» y «jusjus», ¿son importantes para la regulación génica, o son simples espaciadores o bien otros tipos de secuencias que no tienen ninguna función?

El objetivo más básico al anotar o interpretar un genoma es identificar qué bases constituyen genes, los segmentos de DNA que codifican un RNA o una proteína producto y que regulan su producción. En bacterias y arqueas, identificar genes es relativamente directo. Sin embargo, en eucariotas es mucho más difícil.

Identificación de genes en genomas bacterianos y arqueanos Los biólogos empiezan con programas informáticos que escanean la secuencia de un genoma en las dos direcciones. Estos programas identifican cada marco de lectura posible en las dos hebras del DNA (recuerda del Capítulo 15 que un marco de lectura es la secuencia en la que se leen los codones). Como cada codón está compuesto por tres bases, en cada hebra son posibles tres marcos de lectura, con un total de seis marcos de lectura posibles (**Figura 20.3**). Como las secuencias generadas al azar contienen un codón de fin en uno de cada 20 codones, en promedio, un largo fragmento de codones que carezca de un codón de fin es un buen indicador de secuencia codificadora. El programa informático destaca todos los fragmentos de secuencias «del tamaño de un gen» que carezcan de un codón de fin pero que estén flanqueados por un codón de inicio y un codón de fin. Como los polipéptidos varían en tamaño desde unas pocas docenas de aminoácidos a muchos cientos de aminoácidos, los fragmentos de secuencia del tamaño de un gen varían desde varios cientos de bases hasta miles de bases. Además, los programas informáticos buscan secuencias características de promotores, operadores y otros lugares reguladores. Los fragmentos de DNA identificados de este modo se llaman **marcos de lectura abiertos** u **ORF.**

Una vez encontrado un ORF, un programa informático compara su secuencia con las secuencias de genes conocidos de especies bien estudiadas. Si el ORF parece ser un gen que todavía no se ha descrito en ninguna otra especie, se necesitan más investigaciones antes de que se pueda considerar realmente un gen. Un «éxito», en cambio, significa que el ORF comparte una cantidad importante de secuencia con un gen conocido de otra especie. Las similitudes entre genes de distintas especies suelen deberse a la **homología.** Si los genes son homólogos, significa que son similares porque están relacionados por descendencia de un ancestro común. Los genes homólogos tienen secuencias de bases similares y una función parecida o igual. Por ejemplo, consideremos los genes presentados en el Capítulo 14, que codifican enzimas implicadas en reparar errores de emparejamiento en el DNA. Recuerda que estos genes son extremadamente parecidos en *E. coli*, levaduras y personas, respecto a su estructura, secuencia de DNA y función. Para explicar este parecido, los biólogos proponen

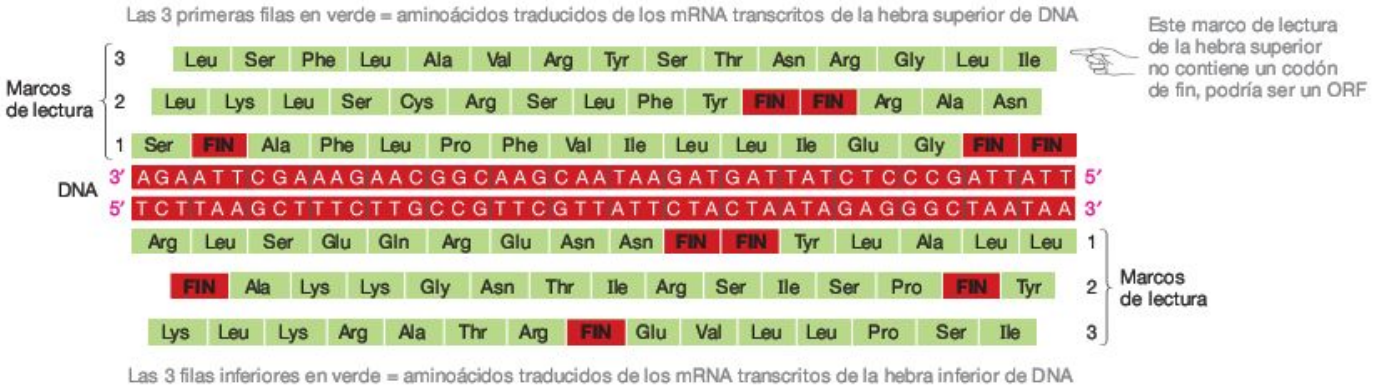


FIGURA 20.3 Los marcos de lectura abiertos pueden ser las localizaciones de genes. Programas informáticos escanean los tres marcos de lectura posibles en cada hebra de DNA y usan el código genético para traducir cada codón. Un fragmento largo de codones que contenga un codón de inicio pero carezca de un codón de fin podría ser un marco de lectura abierto (ORF), un posible gen.

PREGUNTA Para predecir los codones de mRNA que se producirían mediante un marco de lectura concreto, un ordenador analiza el DNA en la dirección 3′ a 5′. ¿Por qué?

que el ancestro común de todas las células vivas actuales tenía genes de reparación de errores, así pues, los descendientes de esta especie ancestral también tienen versiones de estos genes.

Basándose en este razonamiento, los investigadores pueden confirmar que un ORF es realmente un gen al descubrir que es homólogo a un gen conocido. También pueden analizar el producto que sería fabricado por un ORF, y ver si se corresponde con un gen conocido. Desgraciadamente, encontrar y analizar genes mediante la identificación de ORF no funciona bien en eucariotas.

Identificación de genes en genomas eucariotas Ahondar en los datos de secuencias eucariotas buscando genes es complicado por dos motivos: las regiones codificadoras están interrumpidas por intrones, y la gran mayoría del DNA eucariota no codifica realmente un producto. En el genoma humano, por ejemplo, se calcula que menos del 2 por ciento del DNA presente codifica en realidad proteínas, tRNA, RNA ribosómicos y otros tipos de productos. Encontrar una región codificadora en el DNA de eucariotas es como encontrar un diamante en un gran montón de roca. Para conseguirlo, los investigadores siguen varias estrategias:

- Se pueden crear programas informáticos para buscar secuencias homólogas a genes conocidos. Si un fragmento de bases en el genoma recién secuenciado es similar a la secuencia de un gen conocido, entonces los investigadores deducen que codifica un producto cuya función es similar a la función del gen conocido.
- Como demostró el Capítulo 19, los investigadores pueden aislar mRNA del organismo en estudio y después usar enzimas para fabricar los DNA complementarios (cDNA). Si se determina la secuencia de estos cDNA, entonces un programa informático puede escanear la secuencia genómica y señalar dónde se localiza cada uno de los cDNA. Esta estrategia permite a los investigadores identificar genes expresados en ciertos tipos celulares, los tejidos donde se descubrió el mRNA original.
- Para identificar genes que no tienen una función conocida, los ordenadores comparan los genomas de especies estrechamente relacionadas y señalan las secuencias que son parecidas. Las secuencias compartidas por especies estrechamente relacionadas se supone que cambian mucho más despacio en el tiempo que las secuencias que no pertenecen realmente a un gen. Las secuencias génicas cambian lentamente en el tiempo porque la mayoría de los productos de un gen funcionan menos eficazmente cuando cambian aleatoriamente por mutaciones. Así pues, es lógico esperar que la selección natural elimine la mayoría de las mutaciones en genes y que los genes deberían cambiar lentamente a lo largo del tiempo. Pero los cambios en las secuencias que no codifican productos ni regulan la expresión génica no afectan al fenotipo del organismo. Es mucho menos probable que las mutaciones en estas regiones se eliminen por la selección natural, de modo que cambian relativamente rápido a lo largo del tiempo.

Aunque todas estas estrategias para encontrar genes han sido productivas, probablemente pasarán muchos años antes de que los biólogos estén convencidos de que han identificado todas las regiones codificadoras de un solo genoma eucariota. En el intento que continúa, no obstante, los investigadores están analizando los datos y extrayendo valiosas observaciones. Consideraremos primero qué ha revelado la secuenciación del genoma respecto a la naturaleza de los genomas de bacterias y arqueas y después seguiremos con los eucariotas. ¿Está mereciendo la pena el esfuerzo para secuenciar genomas completos?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Human Genome Sequencing Strategies

20.2 Genomas de bacterias y arqueas

Para cuando leas este párrafo, se habrán secuenciado los genomas de más de 600 especies de bacterias y arqueas. Además de este impresionante número de especies, ahora disponemos de las secuencias del genoma completo de varias cepas de las mismas especies bacterianas. Por ejemplo, los investigadores han secuenciado el genoma de una población de *Escherichia coli* de laboratorio (derivada de la cepa inofensiva que vive en tu intestino), así como el genoma de una forma que causa enfermedades graves en personas. Como resultado, los investigadores pueden comparar los genomas de células estrechamente relacionadas que tienen distintas formas de vida.

Esta sección aborda una pregunta simple: basándose en los datos publicados entre 1995 y 2007, ¿qué observaciones generales han podido hacer los biólogos acerca de la naturaleza del genoma de bacterias y arqueas?

Evolución natural de los genomas de procariotas

En cierto modo, los biólogos que trabajan en genómica pueden compararse con los naturalistas de los siglos XVIII y XIX. Estos primeros biólogos exploraron el globo, recogiendo las plantas y animales que encontraron. Su objetivo era describir lo que existía. De un modo similar, la primera tarea de un secuenciador del genoma es catalogar qué hay en un genoma, concretamente, el número, tipo y organización de los genes. Se pueden extraer varias conclusiones interesantes de observaciones relativamente directas de los datos conseguidos hasta ahora:

- En bacterias, hay una correlación global entre el tamaño de un genoma y la capacidad metabólica del organismo. Por ejemplo, la mayoría de los parásitos tienen genomas mucho menores que los organismos no parásitos. Los **parásitos** viven de un huésped y por tanto reducen la eficacia biológica del huésped (su capacidad de producir descendencia). Algunos de los genomas más pequeños se encuentran en bacterias parásitas del género *Mycoplasma*. Estas bacterias viven y se multiplican dentro de células huésped. *Mycoplasma pneumoniae*, por ejemplo, parasita las células pulmonares y causa neumonía en seres humanos. *Mycoplasma* carece de las enzimas necesarias para fabricar muchos compuestos esenciales. En cambio, adquieren casi todos sus nutrientes de sus huéspedes. Por el contrario, los genomas de cepas no parásitas de las bacte-

rias *E. coli* y *Pseudomona aeruginosa* son de 8 a 10 veces más grandes. Sus genomas codifican prácticamente todas las moléculas necesarias para la célula. De acuerdo con esta observación, no es sorprendente que *E. coli* sea capaz de vivir en una gran cantidad de ambientes. Por un razonamiento similar, los investigadores proponen que el gran genoma de *P. aeruginosa* explica por qué es capaz de instalarse en muchos tipos de terreno distintos, incluyendo hábitats pantanosos y marítimos, así como tejidos humanos, donde puede provocar enfermedades.

- Los biólogos siguen sin conocer la función de muchos de los genes identificados. Aunque *E. coli* es probablemente el organismo más estudiado de todos, la función de más del 30 por ciento de sus genes sigue siendo desconocida.
- Hay una tremenda diversidad genética entre bacterias y arqueas. Cerca del 15 por ciento de los genes del genoma de cada especie parecen ser exclusivos. Es decir, aproximadamente uno de cada seis genes de una de esas especies no está en ningún otro lugar.
- La redundancia es frecuente en los genes. Por ejemplo, el genoma de *E. coli* tiene 86 pares de genes cuyas secuencias de DNA son casi idénticas, lo que significa que las proteínas que producen son casi iguales en su estructura y presumiblemente también en su función. Aunque no se conoce la importancia de esta redundancia, los biólogos proponen que se producen formas ligeramente diferentes de la misma proteína en respuesta a discretos cambios en las condiciones ambientales.
- Los cromosomas múltiples son más frecuentes de lo previsto. Varias especies de bacterias y arqueas tienen dos cromosomas circulares distintos en vez de solo uno. Y al menos algunas bacterias tienen cromosomas lineales.
- Muchas especies contienen las pequeñas moléculas de DNA extracromosómico llamadas plásmidos. Recuerda del Capítulo 19 que los plásmidos contienen un pequeño número de genes, aunque no son genes absolutamente esenciales para vivir. En muchos casos, se pueden intercambiar plásmidos entre células de la misma especie o incluso de especies diferentes (véase el Capítulo 12).

La observación más sorprendente de todas es, quizá, que en muchas especies de bacterias y arqueas parece haberse adquirido de otras especies, a menudo poco relacionadas. En algunas bacterias y arqueas, el 15-25 por ciento del material genético parece ser «ajeno». Esta es una afirmación sorprendente. ¿Qué pruebas hay de que los procariotas adquieren DNA de otras especies? ¿Cómo podría suceder esto y cuáles son sus consecuencias?

Pruebas de la transferencia lateral de genes

Los biólogos usan dos criterios generales para apoyar la hipótesis de que las secuencias de genomas de bacterias o arqueas se originaron en otras especies: (1) cuando los fragmentos de DNA son mucho más parecidos a genes de especies con una relación distante que a los de especies estrechamente relacionadas, y (2) cuando la proporción de los pares G-C respecto a A-T en un gen o grupo de genes concretos es muy diferente de la composición de bases del resto del genoma. En muchos casos, la proporción de bases G-C en un genoma es característica de un género o especie.

¿Cómo pueden pasar los genes de una especie a otra? Al menos en algunos casos, los plásmidos parecen ser los responsables. Por ejemplo, la mayoría de los genes responsables de conferir resistencia a los antibióticos se encuentran en plásmidos. Los investigadores han documentado la transferencia de genes resistencia a los antibióticos transportados por plásmidos entre especies de bacterias patógenas con una relación muy distante. En algunos casos, los genes de plásmidos se integran en el cromosoma principal de una bacteria, lo que resulta en recombinación genética (véase el Capítulo 12). El movimiento de DNA de una especie a otra se llama **transferencia lateral de genes** (**Figura 20.4**).

Algunos biólogos proponen que la transferencia lateral de genes también ocurre por transformación: cuando bacterias y arqueas captan segmentos en bruto de DNA del ambiente, quizá en el curso de la adquisición de otras moléculas. Esto podría haber ocurrido en la bacteria *Thermotoga maritima*, que ocupa los ambientes con alta temperatura próximos a las fuentes oceánicas. Casi el 25 por ciento de los genes de esta especie están íntimamente relacionados con los genes encontrados en las arqueas que viven en los mismos hábitats. Los genes similares a los de las arqueas están en grupos separados dentro del genoma de *T. maritima*, lo que apoya la hipótesis de que las secuencias se transfirieron en grandes fragmentos de una arquea a la bacteria.

Se ha propuesto la hipótesis de que en la bacteria *Chlamydia trachomatis* ha ocurrido un tipo similar de transferencia directa de genes. Este organismo es una causa importante de ceguera en las personas de África y Asia; también causa la clamidiasis, la enfermedad bacteriana de transmisión sexual más frecuente en EE.UU. El genoma de *C. trachomatis* contiene 35 genes que recuerdan a los genes eucariotas en cuanto a estructura. Como *C. trachomatis* vive dentro de las células a las que parasita, la explicación más lógica de esta observación es que, ocasionalmente, la bacteria capta DNA directamente de su célula huésped, lo que da como resultado una transferencia de eucariota a bacteria.

Además de transferirse entre especies mediante plásmidos o fragmentos de DNA, los genes pueden ser transportados por virus. Por ejemplo, los investigadores que compararon las secuencias de cepas de *E. coli* de laboratorio y patógenas (causantes de enfermedad), descubrieron que las células patógenas tienen casi 1.400 genes «extra». Comparados con el resto del genoma, la mayoría de esos genes tienen una proporción distintiva de G-C respecto a A-T. Muchos son también extraordinariamente parecidos a secuencias aisladas de virus que infectan a *E. coli*. Basándose en estas observaciones, muchos investigadores apoyan la hipótesis de que al menos algunos de los genes causantes de enfermedad en *E. coli* fueron introducidos por virus.

En resumen, la mutación y la recombinación genética entre especies no son la única fuente de variación genética en bacterias y arqueas. A lo largo de la evolución, la transferencia lateral de genes ha sido una fuente importante de nuevos genes y diversidad alélica en esos dominios. Este conocimiento no

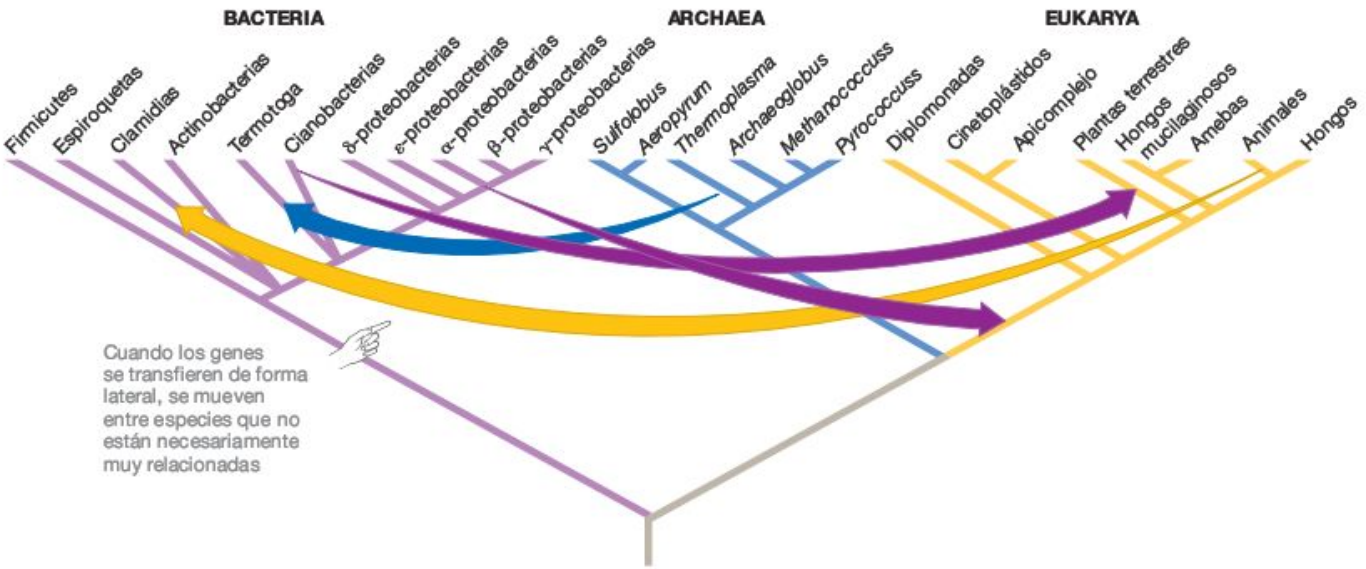


FIGURA 20.4 La transferencia lateral de genes es el movimiento de DNA entre especies. La transferencia lateral de genes puede ocurrir entre organismos con una relación muy distante. Véase en **BioHabilidades 2** cómo interpretar árboles evolutivos de este tipo.

EJERCICIO Al lado de este árbol, enumera los mecanismos responsables de la transferencial lateral de genes.

habría sido posible sin los datos de la secuenciación de genomas completos. ¿Han conducido a semejantes hallazgos los esfuerzos por secuenciar genomas eucariotas?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La mayor sorpresa surgida de los proyectos de secuenciación de genomas de bacterias y arqueas fue el grado e importancia de la transferencia lateral de genes, es decir, el movimiento de DNA de una especie a otra.

Deberías ser capaz de...

1) Resumir cómo los investigadores deducen que la transferencia lateral de genes es la responsable de la presencia de una secuencia determinada de DNA.
2) Resumir las pruebas de que el tamaño de un genoma procariota se correlaciona con la capacidad metabólica de ese organismo.

20.3 Genomas eucariotas

La secuenciación de genomas eucariotas presenta dos desafíos desalentadores. El primero es el inmenso tamaño. Comparado con los genomas de bacterias y arqueas, que varían entre 580.070 pares de bases en *Mycoplasma genitalium* a más de 6,3 millones de pares de bases en *Pseudomona aeruginosa*, los genomas eucariotas son incluso mayores. El genoma haploide de *Saccharomyces cerevisiae* (levadura del panadero), un eucariota unicelular, contiene más de 12 millones de pares de bases. El nematodo *Caenorhabditis elegans* tiene un genoma de 97 millones de pares de bases; el genoma de la mosca del vinagre tiene 180 millones de pares de bases; el genoma de la planta de la mostaza *Arabidopsis thaliana* tiene 130 millones de pares de bases; y las personas, ratas, ratones y ganado contienen unos 3.000 millones de pares de bases cada uno.

El segundo gran desafío para secuenciar genes eucariotas consiste en enfrentarse a secuencias no codificadoras que se repiten muchas veces. Muchos genomas eucariotas están dominados por secuencias de DNA repetidas que aparecen entre los genes y no codifican productos usados por el organismo. Estas secuencias repetidas causan problemas importantes a la hora de alinear e interpretar los datos de secuencias. ¿Qué son? Si esas secuencias no codifican productos, ¿por qué existen?

Evolución natural: tipos de secuencias

En muchos genomas eucariotas, los exones y las secuencias reguladoras asociadas a los genes constituyen un porcentaje del genoma relativamente pequeño. Recuerda de la Sección 20.1 que en seres humanos, las secuencias codificadoras de proteínas constituyen menos del 2 por ciento del genoma global, mientras que las secuencias repetidas representan más del 50 por ciento. Por el contrario, más del 90 por ciento del genoma de bacterias y arqueas consiste en genes (secuencias de DNA que codifican un producto necesario para la célula y regulan su transcripción).

Cuando se descubrieron las secuencias no codificadoras y las repetidas se consideraron inicialmente como «DNA basura», que no era funcional y probablemente era despreciable y nada interesante. Pero trabajos posteriores han demostrado que muchas de las secuencias repetidas observadas en eucariotas realmente derivan de secuencias conocidas como elementos de transposición. Los **elementos de transposición** son segmentos de DNA capaces de moverse de un lugar a otro, o transponerse, en un genoma. Son similares a virus, excepto que los virus salen de la célula huésped a la que han infectado y encuentran una nueva célula a la que infectar. En cambio,

los elementos de transposición nunca salen de su célula huésped, simplemente hacen copias de sí mismos y se mueven a nuevos lugares del genoma. Los elementos de transposición se transmiten de progenitores a su descendencia, generación tras generación, porque son parte del genoma.

Los elementos de transposición son ejemplos de lo que los biólogos llaman genes egoístas. Un gen egoísta es una secuencia de DNA que sobrevive y se reproduce pero no aumenta la eficacia biológica del genoma huésped. Los elementos de transposición y los virus se clasifican como parásitos porque se consume tiempo y recursos en copiarlos junto con el resto del genoma, y porque pueden alterar la función génica cuando se mueven y se insertan en otro lugar. Como resultado, disminuyen la eficacia biológica del huésped. Los elementos de transposición son parásitos del genoma.

¿Cómo funcionan los elementos de transposición?

Los elementos de transposición pueden ser de muchos tipos y se extienden por el genoma de distintas formas. Especies diferentes (p. ej., mosca del vinagre, levadura y seres humanos) contienen distintos tipos de elementos de transposición.

Como ejemplo del funcionamiento de estos genes egoístas, consideremos un tipo bien estudiado, llamado **elemento nuclear intercalado largo (LINE),** presente en el ser humano y otros eucariotas. Como los LINE son tan parecidos a los retrovirus, presentados en el Capítulo 19, los biólogos proponen la hipótesis de que derivan de ellos, evolutivamente. Tu genoma contiene decenas de miles de LINE, cada uno de 1.000 a 5.000 bases.

Un LINE activo contiene todas las secuencias necesarias para producir copias de sí mismo e insertarlas en un lugar distinto del genoma (**Figura 20.5,** paso 1): un gen que codifica la enzima transcriptasa inversa, un gen que codifica la enzima integrasa y un único promotor que es reconocido por la RNA polimerasa II (paso 2). Una vez que un LINE se transcribe a un mRNA, los ribosomas del citoplasma sintetizan la transcriptasa inversa y la integrasa (pasos 3 y 4). La transcriptasa inversa hace una versión en cDNA del mRNA del LINE, y la integrasa inserta el DNA del LINE recién sintetizado en un lugar distinto del genoma (paso 5). De esta forma, la secuencia parásita se reproduce (paso 6). Si este tipo de transposición tiene lugar en células reproductoras que van a convertirse en óvulos o espermatozoides, el LINE copiado se transmitirá a la descendencia. Si el LINE se inserta dentro de un gen o una secuencia reguladora, causa una mutación que, casi con total certeza, disminuirá la eficacia biológica del huésped.

La mayoría de los LINE observados en el genoma humano no funcionan, sin embargo, porque carecen de promotor o de los genes de la transcriptasa inversa o la integrasa. Para explicar esta observación, los investigadores proponen la hipótesis de que el proceso de inserción ilustrado en los pasos 6 y 7 de la Figura 20.5 suele interrumpirse de alguna manera. Los análisis del genoma humano han revelado que solo unos pocos de nuestros LINE parecen estar completos y ser potencialmente activos.

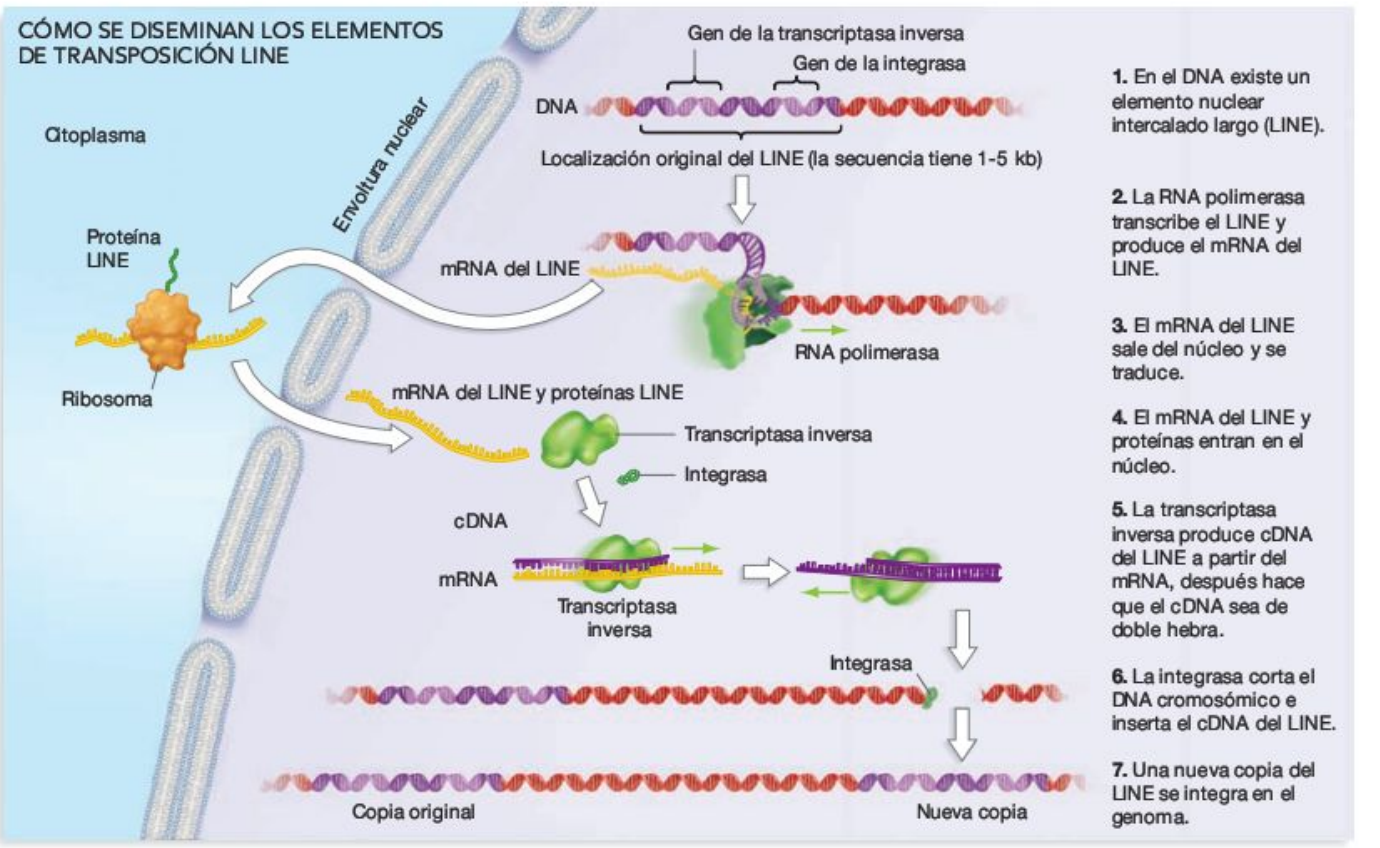


FIGURA 20.5 Los elementos de transposición se diseminan en un genoma.

Prácticamente todos los genomas eucariotas y procariotas estudiados hasta ahora contienen al menos algunos elementos de transposición.

Varían enormemente en tipo y número, no obstante, y los genomas de bacterias y arqueas tienen relativamente pocos elementos de transposición, en comparación con la mayoría de los eucariotas estudiados hasta ahora. Esta observación ha suscitado la hipótesis de que bacterias y arqueas tienen medios eficaces de eliminar secuencias parásitas o bien pueden impedir de algún modo las inserciones. Hasta la fecha, sin embargo, esta hipótesis no ha sido verificada con rigor.

La investigación sobre los elementos de transposición y la transferencia lateral de genes ha revolucionado la concepción que los biólogos tenían del genoma. Muchos genomas están plagados de secuencias parásitas, y otros han sufrido un cambio radical en respuesta a las transferencias laterales de genes. Los genomas son mucho más dinámicos y complejos de lo que se creía. Su tamaño y composición puede cambiar enormemente a lo largo del tiempo.

Secuencias repetidas y perfil de huellas del DNA Además de contener secuencias repetidas de los elementos de transposición, los genomas eucariotas tienen varios miles de *loci* llamados repeticiones en tándem simples (STR). Estas son pequeñas secuencias repetidas una y otra vez a lo largo de un cromosoma. Hay dos clases principales de STR: unidades repetidas que solo tienen de 1 a 5 bases y se conocen como **microsatélites** o **repeticiones de secuencia simples;** y unidades repetidas de 6 a 500 bases llamadas **minisatélites** o **repeticiones en tándem de número variable** (**VNTR**). Ambos tipos de secuencias repetidas componen el 3 por ciento del genoma humano. El tipo más común de microsatélites es un fragmento repetido del dinucleótido AC, que produce la secuencia ACACACAC... Se cree que los microsatélites se originan cuando la DNA polimerasa se salta bases o añade por error algunas bases extras durante la replicación; el origen de los minisatélites sigue siendo desconocido.

Poco después de que se describieran estas secuencias, Alec Jeffreys y sus colaboradores establecieron que los *loci* de microsatélites y minisatélites son «hipervariables», lo que significa que varían entre los individuos mucho más que cualquier otro tipo de secuencia. La **Figura 20.6** ilustra una hipótesis de por qué los microsatélites y minisatélites tienen tantos alelos diferentes: estos fragmentos altamente repetitivos a menudo se alinean incorrectamente cuando los cromosomas homólogos sinapsan y se sobrecruzan en la profase de la meiosis I. En vez de alinearse exactamente por el mismo lugar, los dos cromosomas se juntan de tal forma que se emparejan bases de distintos segmentos repetidos. Por esta alineación incorrecta se produce un **sobrecruzamiento desigual.** Los cromosomas producidos por sobrecruzamiento desigual contienen distintos números de repeticiones. La observación clave es que si un *locus* de un microsatélite o minisatélite concretos tiene un número exclusivo de repeticiones, representa un alelo exclusivo. Cada alelo tiene una longitud única. Como todos los alelos, los alelos de microsatélites y minisatélites se transmiten de los progenitores a su descendencia.

Los errores de alineación o los cometidos por la DNA polimerasa son tan frecuentes en estos *loci* que, en la mayoría de los eucariotas, el genoma de prácticamente todos los individuos tiene al menos un alelo nuevo. Esta variación en el número de repeticiones en el individuo es la base del perfil de huellas del DNA. El **perfil de huellas del DNA** se refiere a cualquier técnica para identificar individuos basándose en las características exclusivas de sus genomas. Como los *loci* de microsatélites y minisatélites varían tanto en los individuos, son ahora los *loci* de elección para realizar el perfil de huellas del DNA. Para hacer un perfil de huellas de un individuo, los

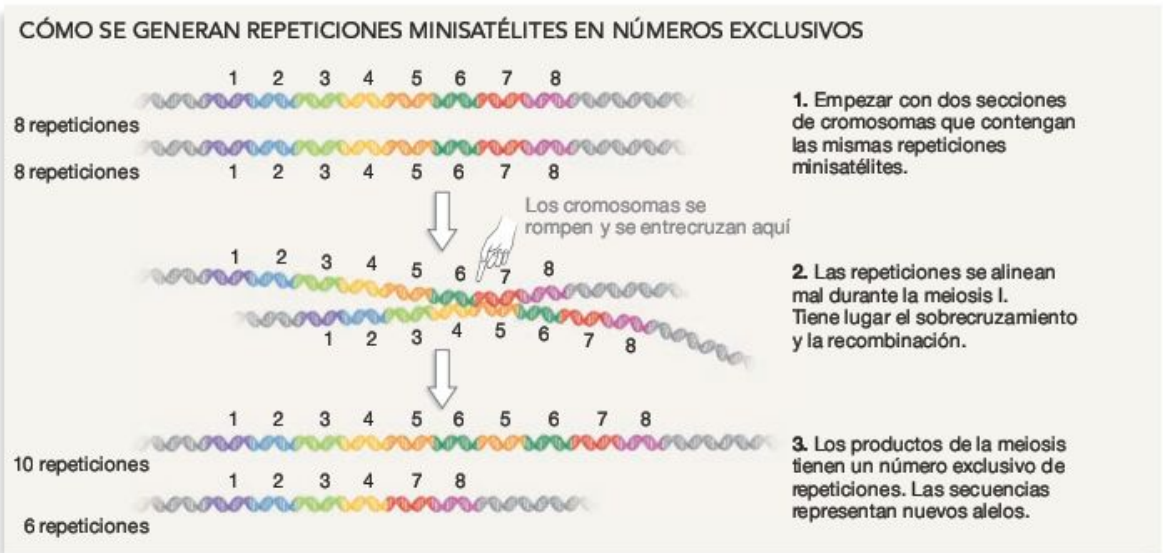
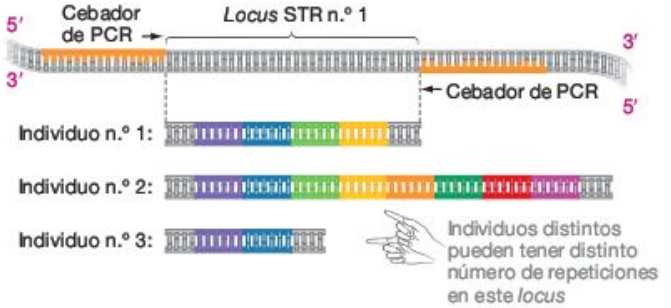
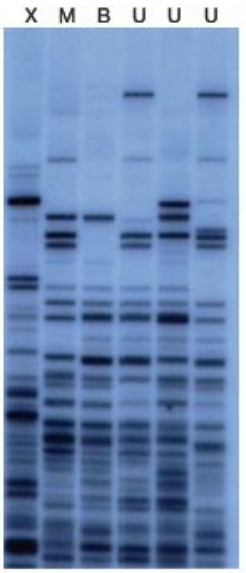


FIGURA 20.6 El sobrecruzamiento desigual cambia el número de repeticiones de secuencias simples. La alineación de los cromosomas homólogos durante la profase de la meiosis I se produce por la similitud de secuencias entre homólogos. Como las repeticiones de secuencias simples son tan parecidas, es probable que se alineen mal durante la sinapsis.

(a) Usar PCR para amplificar *loci* de minisatélites y microsatélites.



(b) Gel que muestra secuencias de un minisatélite de individuos no emparentados y emparentados.



Fuentes de las franjas:
X: Individuo no emparentado
M: Madre
B: Niño que la madre asegura que es su hijo
U: Hijo indiscutido de la madre

FIGURA 20.7 Se puede usar el perfil de huellas del DNA para identificar padres. (a) Si el *locus* de un minisatélite contiene distintos números de repeticiones en distintos individuos, entonces los fragmentos de DNA de esos individuos tendrán longitudes diferentes. **(b)** Se sondeó un gel con fragmentos de DNA de la madre, un supuesto hijo biológico de la mujer y de varios de sus hijos biológicos confirmados con secuencias del locus de un minisatélite. Los individuos emparentados suelen compartir patrones de los fragmentos.

● **EJERCICIO** Rodea los fragmentos de las franjas M, B y U que apoyan la hipótesis de que el niño en cuestión es realmente hijo de M.

investigadores obtienen una muestra de DNA y realizan la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), utilizando cebadores que flanquean una región que contiene un STR. Una vez que están listas muchas copias de la región, se pueden analizar para determinar el número de repeticiones presentes (**Figura 20.7a**). Ahora hay cebadores para muchos *loci* STR distintos, de modo que los investigadores pueden analizar eficazmente los alelos presentes en muchos STR.

La investigación sobre secuencias repetidas ha revelado que la probabilidad de obtener un alelo nuevo es mayor para las repeticiones cortas que para las largas. Para algunas repeticiones de dos pares de bases, el número de repeticiones presentes cambia tan rápidamente con el tiempo que es probable que solo los parientes más cercanos compartan alguno de los alelos. Esta observación tiene importantes aplicaciones prácticas. Por ejemplo, se ha utilizado el perfil de huellas del DNA en la sangre o el semen presente en la escena del crimen para demostrar que personas acusadas del crimen eran realmente inocentes. El perfil de huellas del DNA también se ha usado como prueba para condenar delincuentes o asignar paternidades en pájaros, seres humanos y otras especies que tienen secuencias de microsatélites o minisatélites bien caracterizadas (**Figura 20.7b**).

Ahora que hemos revisado las características de algunos tipos de secuencias no codificadoras especialmente importantes en eucariotas, es el momento de considerar la naturaleza de las secuencias codificadoras de estos genomas. Empezaremos por la pregunta más básica de todas: ¿de dónde vienen los genes eucariotas?

Duplicación de genes y el origen de las familias génicas

En eucariotas, la fuente principal de nuevos genes es la duplicación de genes previos. Los biólogos deducen que los genes se han duplicado recientemente cuando encuentran conjuntos de genes similares agrupados en el mismo cromosoma. Los genes suelen ser parecidos en aspectos estructurales, como la disposición de exones e intrones, y en su secuencia de bases. El grado de similitud en la secuencia de estos genes agrupados es variable. En los genes que codifican RNA ribosómicos (rRNA) en vertebrados, las secuencias son prácticamente idénticas, lo que significa que cada individuo tiene muchas copias exactas del mismo gen. En otros casos, sin embargo, la proporción de bases idénticas es del 50 por ciento o menos.

Dentro de una especie, se considera que los genes que son extremadamente parecidos entre sí en estructura y función pertenecen a la misma **familia génica.** La hipótesis es que los genes que componen familias génicas derivan de una secuencia ancestral común a través de la duplicación de genes. Cuando se produce la **duplicación de genes,** se añade una copia extra de un gen al genoma.

El tipo más común de duplicación de genes resulta del sobrecruzamiento en la meiosis. Como muestra la **Figura 20.8,** segmentos de cromosomas del tamaño de un gen pueden eliminarse o duplicarse si los cromosomas homólogos se alinean mal en la profase de la meiosis I y se produce un sobrecruzamiento desigual. Los segmentos duplicados que resultan del sobrecruzamiento desigual se disponen en tándem, uno al lado del otro.

La duplicación de genes es importante porque el gen original sigue siendo funcional y fabrica un producto normal. Como resultado, los fragmentos nuevos y duplicados de la secuencia son redundantes. En algunos casos los genes duplicados conservan su función original y proporcionan cantidades adicionales del mismo producto. Pero si las mutaciones en la secuencia duplicada alteran la proteína producto, y si la proteína alterada realiza una nueva función útil para la célula, entonces se ha creado un gen nuevo e importante. El gen dupli-

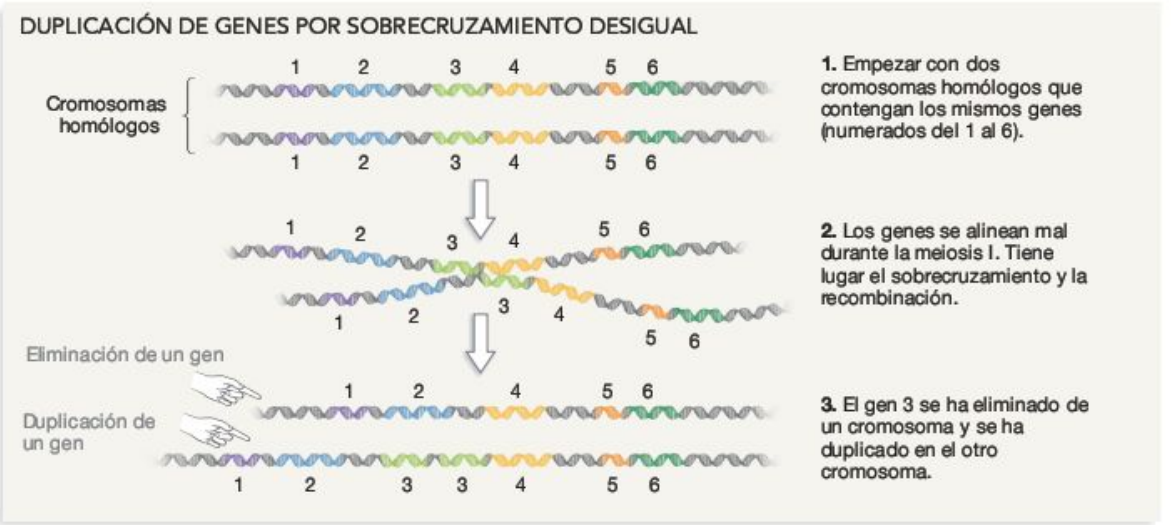


FIGURA 20.8 El sobrecruzamiento desigual cambia el número de genes en un cromosoma. Si ocurre un sobrecruzamiento desigual como el mostrado aquí, los cromosomas resultantes contienen un gen menos que el cromosoma original o una copia adicional de un gen.

cado también puede ser regulado de distinta manera, de modo que se exprese en una nueva localización o en momentos distintos. En todo caso, las secuencias duplicadas representan nuevos genes y pueden conducir a la evolución de nuevos rasgos. La duplicación de genes produce nuevos genes y crea familias de genes.

Pero también las mutaciones en la región duplicada pueden hacer que la expresión del gen nuevo sea imposible. Por ejemplo, una mutación podría producir un codón de fin en mitad de un exón. Un miembro de una familia génica que se parece a un gen funcional pero no codifica un producto funcional, debido a codones de fin adelantados o a otros defectos, se llama **pseudogén.** Los pseudogenes no tienen ninguna función.

Como ejemplo de una familia génica, consideremos los genes de la globina humana ilustrados en la **Figura 20.9.** Estos genes codifican proteínas que forman parte de la hemoglobina (la molécula transportadora de oxígeno de los glóbulos rojos). El análisis de los genes de la globina ilustra varios puntos importantes de las familias génicas. En seres humanos, la familia génica de la globina contiene varios pseudogenes, junto con varios genes que codifican proteínas transportadoras de oxígeno. Los distintos genes codificadores de la familia tienen funciones ligeramente diferentes. Por ejemplo, algunos genes solo son activos en el feto o en el adulto. Trabajos de seguimiento demostraron que el oxígeno se une mucho más a las proteínas codificadas por los genes fetales que a las proteínas expresadas en los adultos. Como resultado, el oxígeno puede pasar de la sangre materna a la fetal (véase el Capítulo 44).

Además de las duplicaciones de genes resultantes del sobrecruzamiento desigual, todo el complemento de cromosomas se puede duplicar por un error en la mitosis o meiosis. En este caso, la célula resultante contiene el doble del complemento normal de cromosomas. Recuerda del Capítulo 12 que a las especies con complementos de cromosomas duplicados se las llama **poliploides.** Cuando se produce la poliploidía, todos los genes del genoma duplicado son redundantes. Como resultado, cada gen puede sufrir mutaciones que conduzcan a nuevas funciones o a la pérdida de función y creación de un pseudogén.

Comparando cuántas copias de familias génicas hay en eucariotas cuyos genomas se han secuenciado completamente, los investigadores han concluido que una duplicación de todo el genoma ocurrió al inicio de la evolución de los vertebrados.

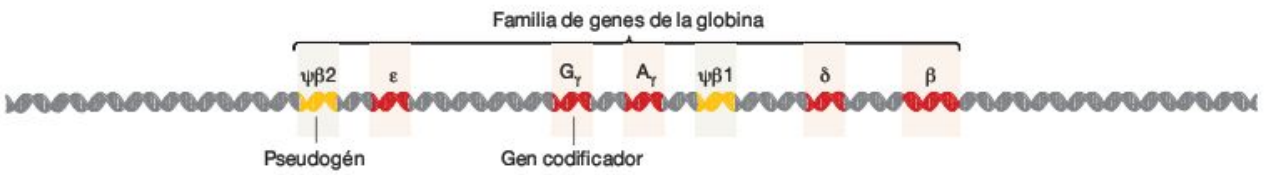


FIGURA 20.9 Las familias de genes son grupos de genes estrechamente relacionados. Genes de la familia de la globina. Los segmentos rojos representan genes funcionales, y los segmentos amarillos son pseudogenes. Los miembros de una familia de genes se disponen uno detrás de otro o en tándem. La mayoría de estos genes se expresan en distintos momentos del desarrollo.

EJERCICIO Imagina que, durante la profase de la meiosis I, el *locus* β de un cromosoma se alineara con el *locus* $\upsilon\beta 2$ de otro cromosoma, y después tuviera lugar un sobrecruzamiento exactamente a su izquierda. Dibuja los cromosomas que resultarían.

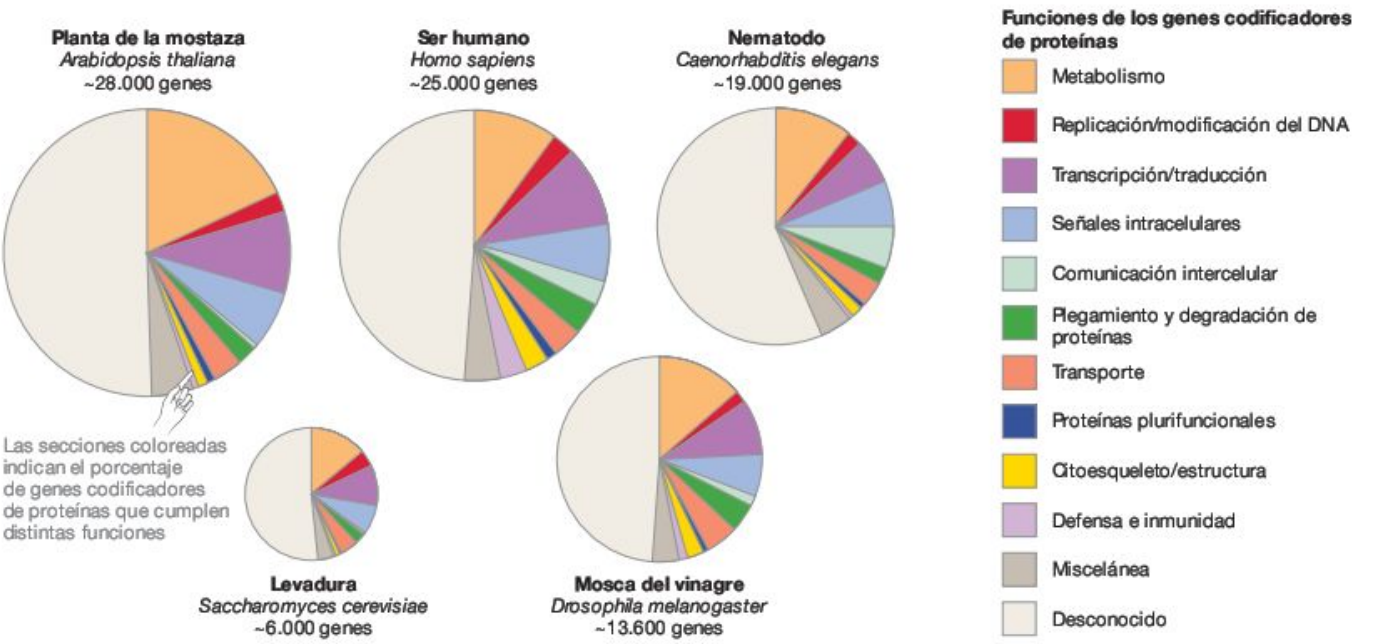


FIGURA 20.10 Comparación entre funciones de genes en distintos eucariotas. [Adaptado de Fig. 9.34, H. Lodish et al., *Molecular Cell Biology*, 5.ª ed., 2004. © W. H. Freeman and Company.]

PREGUNTA En los organismos mostrados, ¿qué porcentaje de los genes, aproximadamente, tiene una función desconocida?

Además, dedujeron que otra duplicación del genoma tuvo lugar al inicio de la evolución de los peces *Actinopterygii* (de aletas rayadas), un linaje de más de 24.000 especies, que incluyen grupos tan conocidos como la trucha, el atún y el guppy. La duplicación de genomas también ha sido una fuente de nuevos genes en las plantas especialmente importante.

¿Qué hemos aprendido del Proyecto del genoma humano?

El genoma humano se está convirtiendo rápidamente en el más estudiado de todos los genomas eucariotas. En muchos o incluso en la mayoría de los casos, los investigadores están conociendo cómo funciona el genoma humano comparándolo con los genomas de otras especies. La **Figura 20.10,** por ejemplo, muestra la proporción relativa de genes dedicados a distintas funciones en seres humanos y en otras cuatro especies eucariotas. Si observas atentamente esta figura deberías convencerte de que una proporción especialmente grande de nuestros genomas está dedicada a la inmunidad (defensa frente a bacterias, virus y otros parásitos) y que las personas y el nematodo *Caenorhabditis elegans* tienen un mayor porcentaje de sus genomas dedicado a las señales intercelulares que otros eucariotas estudiados hasta ahora. Pero incluso una rápida ojeada a estos gráficos arroja un importante mensaje: nadie conoce la función de la mayoría de los genes presentes en seres humanos y otros eucariotas.

Aunque está claro que queda mucho por saber del genoma humano, de los primeros estudios han surgido dos cuestiones importantes. Vamos a plantearlas una por una.

¿Por qué los seres humanos tenemos tan pocos genes?

De todas las observaciones acerca de la naturaleza de los genomas eucariotas, quizá la más sorprendente sea que los organismos con morfología y conducta complejas no parecen tener un número de genes especialmente grande. La **Tabla 20.1** indica el número estimado de genes presentes en eucariotas seleccionados. Observa que el número total de genes en el *Homo sapiens*, considerado un organismo especialmente complejo, no es mucho mayor que el número total de genes de las moscas del vinagre. El número de genes en el ser humano es prácticamente el mismo que el de nematodos, ratas, ratones, pez globo y pollos, y sustancialmente menor que el del arroz y la débil planta de la mostaza *Arabidopsis thaliana*. Antes de que se secuenciara el genoma humano, muchos biólogos presuponían que el ser humano tendría al menos 100.000 genes. Ahora sabemos que solo tenemos la quinta parte de ese número, quizá menos.

¿Cómo puede ser esto? En procariotas, hay una correlación entre el tamaño del genoma, el número de genes, la capacidad metabólica de la célula y la capacidad de la célula de vivir en distintos hábitats. Del mismo modo, es lógico observar que las plantas tienen un número de genes excepcionalmente grande porque sintetizan muchísimas moléculas distintas y complejas a partir de únicamente dióxido de carbono, iones nitrato, iones fosfato y otros nutrientes simples. La idea es que grandes números de genes permiten a las plantas producir grandes números de enzimas. Pero, ¿por qué no hay una correlación más fuerte entre número de genes y complejidad morfológica y conductual en los animales?

La hipótesis prevaleciente se acoge al **ayuste alternativo** *(alternative splicing)*. Recuerda del Capítulo 18 que los exones de

TABLA **20.1** **Número de genes en algunos eucariotas**

Especie	Descripción	Tamaño del genoma (millones de pares de bases)	Número estimado de genes
Saccharomyces cerevisiae	Levadura del pan y la cerveza; hongo unicelular; importante organismo modelo en bioquímica y genética.	12	6.000
Plasmodium falciparum	Eucariota unicelular, parásito; causa la malaria en el hombre.	30	6.500
Drosophila melanogaster	Mosca del vinagre; importante organismo modelo en genética y biología del desarrollo.	180	13.600
Caenorhabditis elegans	Nematodo; importante organismo modelo en biología del desarrollo.	97	19.000
Canis familiarus	Perro doméstico.	2.410	19.300
Gallus gallus	Pollo.	1.050	20.000–23.000
Homo sapiens	Ser humano.	3.000	20.000
Rattus norvegicus	Rata de Noruega; importante organismo modelo en fisiología y conducta.	2.750	21.000
Mus musculus	Ratón doméstico; importante organismo modelo en genética y biología del desarrollo.	2.500	–30.000
Arabidopsis thaliana	Planta de la mostaza; importante organismo modelo en genética y biología del desarrollo.	119	28.000
Oryza sativa	Arroz.	389	37.500

un gen concreto pueden cortarse y empalmarse de distintas formas que producen diferentes mRNA maduros. Como resultado, un único gen eucariota puede codificar múltiples transcritos y por tanto múltiples proteínas. La hipótesis del ayuste alternativo propone que al menos ciertos eucariotas pluricelulares no necesitan un número enorme de genes distintos. En cambio, el ayuste alternativo crea distintas proteínas a partir del mismo gen. Las formas alternativas podrían producirse en distintos estadios del desarrollo o en respuesta a diferentes condiciones ambientales.

En apoyo de la hipótesis del ayuste alternativo, los investigadores han analizado los mRNA producidos por genes humanos y han calculado que cada gen produce en promedio algo más de tres transcritos diferentes.

Si este resultado es válido para el resto del genoma, el número real de proteínas distintas que pueden producirse es más del triple del número de genes. Quizá las personas tengamos menos de 20.000 genes, según las últimas estimaciones, pero estos genes podrían ser capaces de producir 100.000 transcritos diferentes. Actualmente, los investigadores están intentando determinar si el ayuste alternativo es tan frecuente también en otros eucariotas.

¿Cómo pueden ser tan parecidos los genomas del hombre y del chimpancé? La comparación del número de genes en personas y ratones produjo una paradoja que podría resolverse por la hipótesis del ayuste alternativo. Comparar las secuencias de bases de genes humanos y de otras especies ha producido una paradoja análoga.

Esta es la cuestión: a nivel de secuencias de bases, los seres humanos y los chimpancés son idénticos en un 98,8 por ciento en promedio. De los genes homólogos analizados en seres humanos y chimpancés, el 29 por ciento son idénticos en la secuencia de aminoácidos; la diferencia promedio entre proteínas homólogas es tan solo de dos aminoácidos. Si los seres humanos y los chimpancés son tan parecidos genéticamente, ¿por qué su morfología y su conducta son tan distintas?

La hipótesis prevalente para resolver esta paradoja acude a la importancia de los genes reguladores y las secuencias reguladoras. Recuerda del Capítulo 18 que una **secuencia reguladora** es un fragmento de DNA implicado en el control de la actividad de otros genes; puede ser un promotor, un elemento próximo al promotor, un intensificador o un silenciador. El término **gen estructural,** en cambio, hace referencia a una secuencia que codifica un tRNA, rRNA, una proteína o bien otro tipo de producto. Los **genes reguladores** codifican factores reguladores de la transcripción que alteran la expresión de genes concretos.

Para resolver la paradoja de la similitud de secuencias, los biólogos proponen que, aunque muchos genes estructurales de especies estrechamente relacionadas, como seres humanos y chimpancés, son idénticos o casi idénticos, las secuencias reguladoras y los genes reguladores podrían tener importantes diferencias entre las dos especies. Supongamos que el gen estructural de la hormona del crecimiento humana y la hormona del crecimiento del chimpancé tuvieran una secuencia de bases idéntica. Pero si las variaciones en los factores de transcripción, intensificadores o promotores cambian el patrón de expresión de ese gen, quizá activándolo más tarde y durante más tiempo en seres humanos que en chimpancés, su altura y otras características serán distintas aunque el gen estructural sea el mismo. Basándose en análisis actuales, los biólogos señalan que el genoma humano contiene unos 3.000 factores reguladores de la transcripción distintos. Sutiles mutaciones en estas proteínas y en los lugares reguladores a los que se unen podrían tener un efecto significativo sobre la expresión génica y por tanto sobre el fenotipo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los genomas eucariotas están plagados de secuencias parásitas que no contribuyen a la eficacia biológica del organismo.
- Las secuencias simples repetidas también son frecuentes en los genomas eucariotas.
- En eucariotas, muchas secuencias codificadoras están organizadas en familias de genes con funciones relacionadas.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué los elementos de transposición se consideran genes egoístas.
2) Explicar por qué las repeticiones de secuencias simples hacen posible realizar el perfil de huellas del DNA.
3) Explicar por qué el sobrecruzamiento desigual conduce a secuencias duplicadas.
4) Explicar por qué los investigadores proponen la hipótesis de que la evolución humana ha estado dominada por el ayuste alternativo y otros tipos de cambios reguladores.

La hipótesis reguladora es ciertamente lógica, y resulta coherente con los datos que indican que la regulación del ayuste alternativo subyace a la complejidad fenotípica del *Homo sapiens* y otros grandes vertebrados. Podría ser cierto que la mayoría de los cambios genéticos responsables de la rápida evolución de los seres humanos en los últimos 5 millones de años se deba a cambios en los genes y secuencias reguladores y el ayuste alternativo en vez de a cambios en los genes estructurales. Hasta la fecha, sin embargo, no hay ejemplos concretos de cambios en las secuencias reguladoras responsables de las diferencias fenotípicas observadas entre seres humanos y chimpancés u otras especies estrechamente relacionadas. La hipótesis reguladora sigue necesitando una verificación exhaustiva.

20.4 Genómica y proteómica funcionales

Para explicar el impacto de la genómica en el futuro de la Biología, Eric Lander ha comparado la secuenciación del genoma humano con el establecimiento de la tabla periódica de los elementos. Una vez establecida y validada la tabla periódica, los químicos se centraron en conocer cómo los elementos se combinan para formar moléculas. De un modo parecido, los biólogos quieren conocer ahora cómo se combinan los elementos del genoma humano para producir un individuo.

Básicamente, una secuencia genómica es una lista de partes. Una vez que esa lista se ensambla, los investigadores profundizan para entender cómo interaccionan los genes para producir un organismo. Vamos a explorar de qué maneras los biólogos utilizan los datos de genomas completos para responder preguntas fundamentales acerca del funcionamiento de los organismos.

¿Qué es la genómica funcional?

Durante décadas, los biólogos han intentado conocer cómo y cuándo se expresan genes concretos. La investigación sobre el operón *lac* y el operón *trp*, revisados en el Capítulo 17, son un ejemplo de este intento. Pero ahora, con catálogos completos de los genes presentes en una variedad de organismos, cuyos genomas se han secuenciado, los investigadores pueden preguntarse cómo y cuándo se expresan *todos* los genes de un organismo. Estos tipos de análisis a gran escala de la expresión génica se llaman a veces genómica funcional. La investigación está motivada por la intuición de que los productos de los genes no existen en un vacío. En cambio, grupos de RNA y proteínas actúan juntos para responder a amenazas ambientales como calor o sequía extremos. De un modo parecido, grupos concretos de genes se transcriben en distintas fases a medida que un eucariota pluricelular crece y se desarrolla.

Una de las herramientas más básicas usadas en la genómica funcional se llama micromatriz. Una **micromatriz de DNA** consiste en un gran número de DNA de hebra simple fijado permanentemente a un portaobjetos de cristal. Por ejemplo, el portaobjetos mostrado en la **Figura 20.11** tiene miles de puntos, cada uno de los cuales contiene el DNA de hebra simple de un único exón presente en el genoma humano.

Para experimentar con una micromatriz de DNA, los investigadores siguen el protocolo esbozado en la **Figura 20.12.** El primer paso consiste en aislar los mRNA producidos por dos tipos contrastados de células. En este ejemplo, las células control están funcionando a temperatura normal. Las otras células, por el contrario, han sido expuestas a altas temperaturas. El objetivo de este experimento es comparar los genes que se expresan durante la actividad celular normal con aquellos expresados bajo la amenaza del calor.

Una vez han purificado los mRNA de las dos poblaciones de células, los investigadores usan la transcriptasa inversa

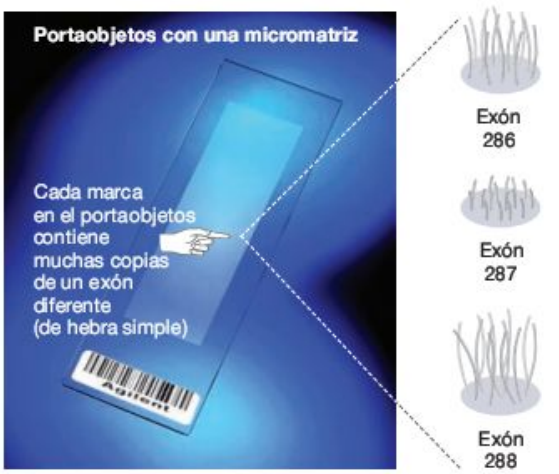


FIGURA 20.11 Las micromatrices de DNA representan todos los genes de un genoma. Para crear una micromatriz de DNA, los investigadores colocan miles de secuencias de DNA, cortas y de hebra simple, de secuencias codificadoras, en una placa de cristal. Los DNA representan característicamente todos los exones del genoma de una especie determinada.

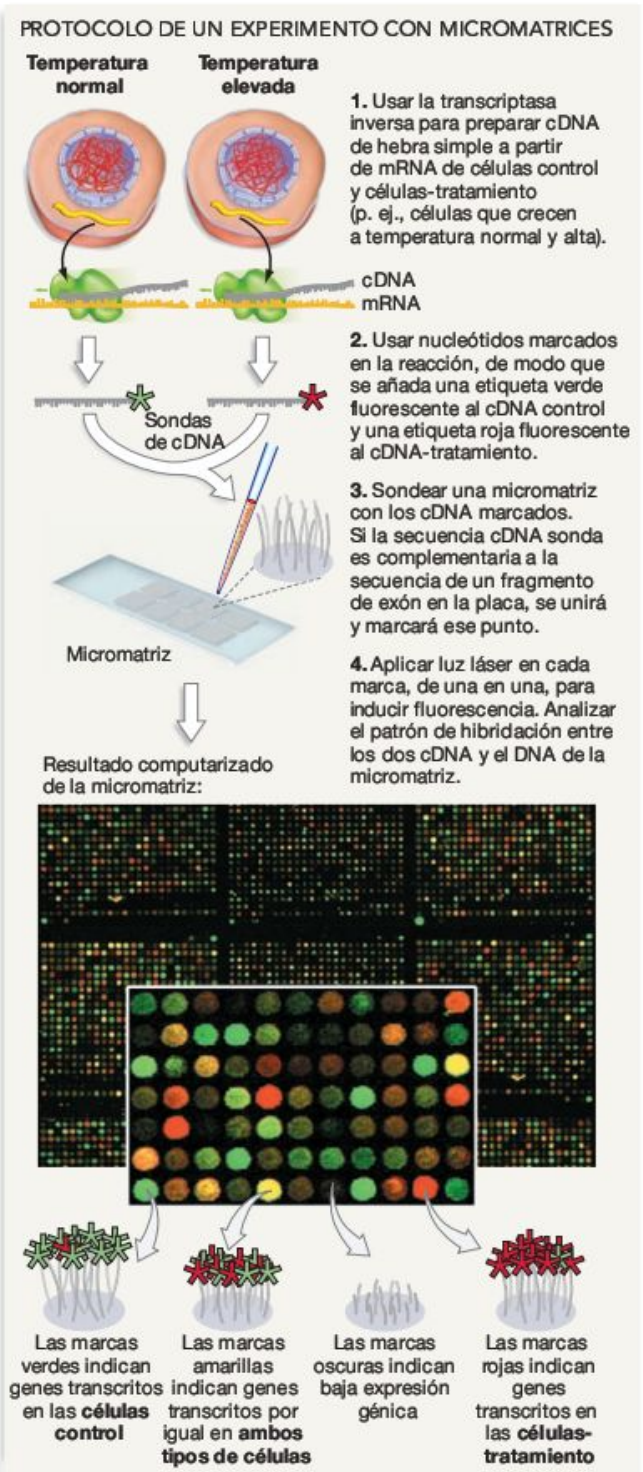


FIGURA 20.12 Las micromatrices de DNA se usan para estudiar cambios en la expresión génica. Sondeando una micromatriz con cDNA marcados sintetizados a partir de mRNA, los investigadores pueden identificar qué secuencias codificadoras se están transcribiendo. Aquí, los mRNA de células que crecen a temperatura normal son verdes, mientras que los mRNA de células que crecen a altas temperaturas son rojos.

PREGUNTA Si cada marca de una micromatriz representa un exón distinto, ¿cómo podría documentar un experimento como este la existencia del ayuste alternativo?

para producir una versión de cDNA de hebra simple de cada RNA de las muestras (véase el Capítulo 19). Además de los cuatro dNTP estándar, uno de los ladrillos del DNA usado en esta reacción lleva un marcaje fluorescente. El marcaje usado para las células normales emite luz verde, mientras que el elegido para las células amenazadas por el calor es rojo.

Los cDNA marcados se pueden usar entonces para sondear la micromatriz. Como señaló el Capítulo 19, una sonda permite al investigador encontrar una molécula concreta en una muestra que contenga muchas moléculas diferentes. En este caso, los cDNA marcados se unirán a los DNA de hebra simple de la placa mediante el emparejamiento de bases complementarias. De todos los exones del genoma, entonces, solo se marcarán los exones que se estén expresando. En nuestro ejemplo, los genes expresados en condiciones normales se marcarán de verde, mientras que los expresados bajo la amenaza del calor se marcarán de rojo. Si uno de los exones de la micromatriz se expresa en ambas condiciones, entonces se unirán a ese punto cDNA marcados de verde y rojo, y harán que parezca amarillo. De este modo, una micromatriz permite a los investigadores estudiar la expresión de miles de genes a la vez. Como resultado, pueden identificar qué grupos de genes se expresan en unas condiciones determinadas.

Una vez usada una micromatriz, las sondas de cDNA unidas pueden eliminarse. Los DNA originales se quedan en su sitio, de modo que el portaobjetos se puede reutilizar entonces para valorar la expresión génica en un tipo distinto de células, o en el mismo tipo en distintas condiciones. Los investigadores pueden usar micromatrices para establecer qué genes se transcriben en distintos órganos y tejidos, en el crecimiento canceroso, o en respuesta a cambios de las condiciones ambientales, como ausencia de nutrientes, toxinas, o una infección vírica. Si entiendes cómo se usan las micromatrices, deberías ser capaz de diseñar un experimento que empleara una micromatriz de DNA para comparar los genes expresados en las células cerebrales con los de las células hepáticas de un adulto humano.

¿Qué es la proteómica?

La raíz griega *-oma*, que significa «todo», inspiró el término *genoma*. De un modo similar, los biólogos usan el término **transcriptoma** para referirse al grupo completo de genes transcritos en una célula determinada, y **proteoma** para denotar todo el conjunto de proteínas producidas. Por tanto, la **proteómica** es el estudio a gran escala de la función proteica. Los estudios proteómicos empiezan identificando las proteínas presentes en una célula u organela; después, los investigadores intentar determinar las localizaciones e interacciones de las proteínas y documentar cómo cambian con el tiempo o compararlas con otras células.

La proteómica se puede considerar como una rama de la genómica funcional. En vez de estudiar proteínas individuales o cómo dos proteínas interaccionan, los biólogos pueden estudiar todas las proteínas presentes a la vez. Una táctica para estudiar las interacciones entre proteínas es similar al uso de micromatrices de DNA, excepto en que son muchas proteínas las que están fijadas a una placa de cristal, en vez de secuencias de DNA. Esta micromatriz de proteínas se trata entonces

con una colección de proteínas producidas por el mismo organismo. Estas proteínas están marcadas con una etiqueta fluorescente o radiactiva. Si alguna proteína marcada se une a las proteínas de la micromatriz, las dos moléculas también podrían interaccionar en la célula. De este modo, los investigadores esperan identificar proteínas que se unan físicamente a otras, como las proteínas G y las enzimas asociadas descritas en el Capítulo 8, o la ciclina y las moléculas Cdk presentadas en el Capítulo 11. La tecnología de las micromatrices está permitiendo a los biólogos estudiar las interacciones entre proteínas a gran escala.

20.5 ¿Puede ayudar la genómica a mejorar la salud y el bienestar humanos?

Con la llegada de la tecnología de micromatrices, las «tablas periódicas» obtenidas de los proyectos del genoma están teniendo un gran impacto sobre la investigación de la expresión génica y las interacciones entre proteínas. Pero los gobiernos y empresas que patrocinan los proyectos del genoma han corrido con los gastos básicamente por el beneficio potencial para mejorar la salud y el bienestar humanos. A este respecto, ¿está cumpliendo su promesa la genómica?

Aunque los datos de secuencias del genoma solo llevan unos pocos años disponibles en grandes cantidades, los primeros indicios apuntan a que la inversión ciertamente podría verse recompensada con avances importantes en biomedicina. Consideremos cómo los datos de genomas completos están alimentando la creación de nuevos fármacos y vacunas, y después analizaremos un proyecto basado en la búsqueda de alelos asociados a enfermedades hereditarias.

Identificación de posibles dianas farmacológicas

Actualmente, docenas de proyectos de secuenciación de genomas completos se dedican a especies que pueden causar enfermedades a las personas o al ganado y las cosechas de las que vivimos. Cuando se completa cada uno de estos proyectos, los biólogos empiezan a comparar los genomas de las cepas patógenas con especies estrechamente relacionadas que son inocuas. El objetivo es conocer en detalle las bases genéticas de la **virulencia,** o tendencia de un parásito a hacer daño a su huésped.

Una de las primeras tareas que los biólogos acometen es identificar los genes que solo están presentes en los patógenos y que podrían ser necesarios para la virulencia. En particular, los biólogos están descubriendo que los «genes de virulencia» codifican proteínas que permiten a las células parásitas adherirse a las células huésped, producir enzimas que rompen las membranas o paredes celulares del huésped o segregar toxinas que invalidan las enzimas del huésped. Es importante identificar estos genes porque proporcionan a los investigadores dianas para la creación de nuevos fármacos. Si se pueden elaborar fármacos que destruyan las proteínas producto de esos genes, podrían inhibir las células patógenas sin dañar las especies estrechamente relacionadas pero útiles. Por ejemplo, la comparación de los genomas de las cepas benignas de *E. coli* con las cepas de *E. coli* que causan intoxicaciones alimentarias permitió a los investigadores encontrar los genes de virulencia de la cepa patógena. Estos genes codifican proteínas que lesionan las células del intestino humano y causan diarrea grave. Si se pueden elaborar fármacos que neutralicen esas proteínas, podrían ser un tratamiento eficaz de las intoxicaciones alimentarias.

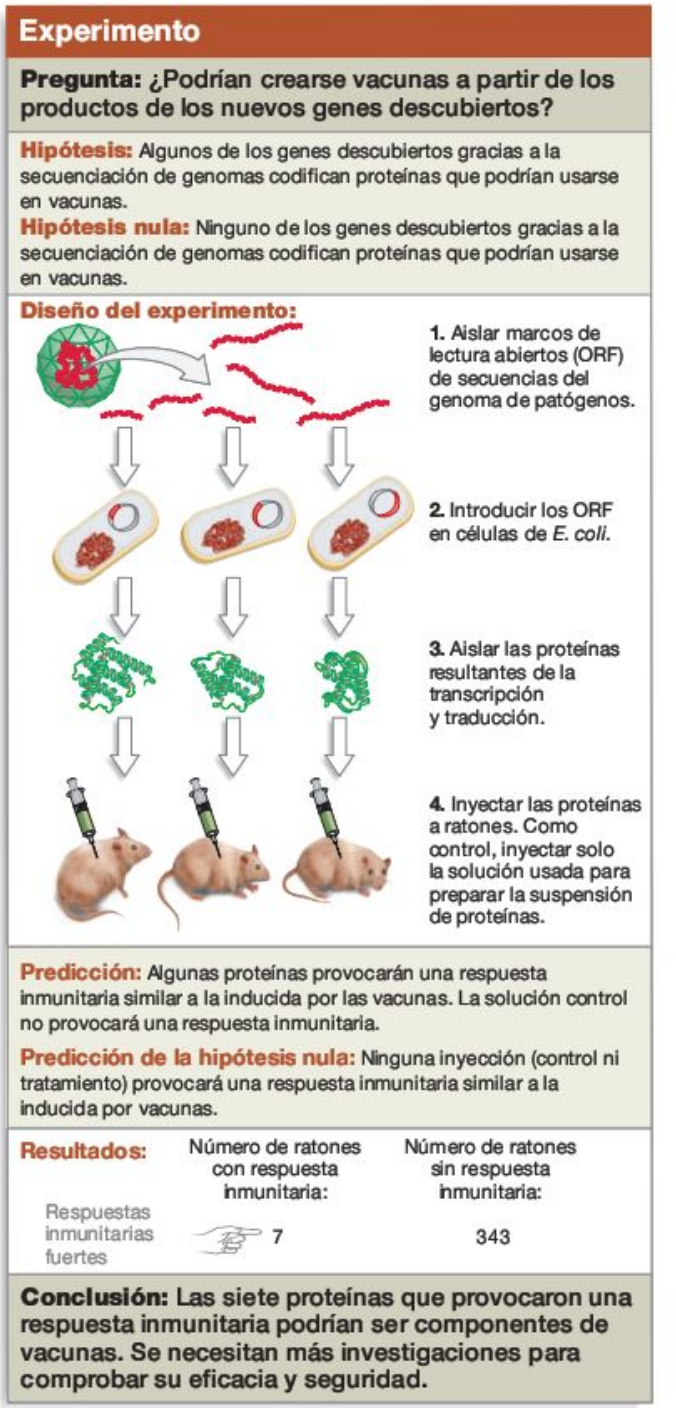


FIGURA 20.13 Las nuevas proteínas descubiertas pueden ponerse a prueba en la creación de vacunas. Como al secuenciar el genoma completo se identifican todos los posibles genes, prácticamente todas las proteínas producidas por un patógeno pueden ponerse a prueba para comprobar su capacidad de provocar una respuesta inmunitaria y servir como vacunas.

Disponer del catálogo completo de genes de especies patógenas está proporcionando a los investigadores biomédicos nuevas dianas para la creación de fármacos y nuevas posibilidades terapéuticas. Este trabajo es especialmente urgente, porque las bacterias causantes de diarrea siguen desarrollando resistencias a muchos de los antibióticos utilizados actualmente (véase el Capítulo 24).

Diseño de vacunas

Aunque los intentos de explotar los datos de genomas en el diseño de fármacos siguen estando en pañales, la genómica ya ha propiciado importantes avances en la creación de vacunas. Básicamente, los investigadores están poniendo a prueba proteínas identificadas por la secuenciación de genomas para ver si las moléculas estimulan el sistema inmunitario lo suficiente como para servir de vacunas.

Para ilustrar cómo se está realizando este trabajo, consideremos las investigaciones recientes con la bacteria *Neisseria meningitidis*. Esta especie es una causa principal de meningitis y de infecciones en la sangre (sepsis) en niños, y fue una de las primeras bacterias cuyo genoma fue secuenciado. Aunque los antibióticos pueden tratar eficazmente las infecciones por *N. meningitidis*, el organismo se desarrolla tan rápido que a menudo provoca lesiones o incluso la muerte del paciente antes de llegar al diagnóstico y administrar fármacos. Como resultado, los investigadores biomédicos están intentando desarrollar una vacuna que activaría el sistema inmunitario y permitiría a los niños protegerse de las infecciones.

El desarrollo de una vacuna ha sido complicado en este caso, no obstante. Como se explicará en detalle en el Capítulo 49, el sistema inmunitario suele responder a moléculas de la superficie externa de bacterias o virus. Cuando una célula inmunitaria reconoce una de estas moléculas de superficie como extraña, la bacteria o partícula vírica invasora es destruida. Sin embargo, este reconocimiento por parte del sistema inmunitario lleva tiempo, y la vacunación lo acelera. Las vacunas contienen moléculas de la superficie de una bacteria o virus. Aunque la vacuna es inocua, las células inmunitarias siguen su secuencia habitual de reconocimiento. De este modo, la administración de una vacuna alerta o activa el sistema inmunitario. Si después tiene lugar una infección real, las células están listas para saltar a la acción y destruir a los patógenos antes de que puedan multiplicarse y causar enfermedad.

Desgraciadamente, *N. meningitidis* está cubierta por un polisacárido idéntico a un compuesto presente en la superficie de las células cerebrales. Las células del sistema inmunitario normalmente no atacan compuestos presentes en las células del organismo, de modo que una vacuna compuesta por el polisacárido de *N. meningitidis* no provocaría ninguna respuesta.

Para resolver este problema, los biólogos analizaron la secuencia del genoma de *N. meningitidis* y comprobaron la capacidad de codificar posibles componentes vacunales en 600 marcos de lectura abiertos. Los investigadores insertaron las 600 secuencias de DNA en células de *E. coli*, siguiendo los pasos mostrados en la **Figura 20.13.** Después consiguieron aislar 350 proteínas distintas de *N. meningitidis* en las células transformadas. Los biólogos inyectaron estas proteínas a ratones y analizaron si se había producido una respuesta inmunitaria. Sus resultados demostraron que siete de las proteínas probadas provocaban una fuerte respuesta inmunitaria. Actualmente se están realizando trabajos de seguimiento para determinar si una o más de estas proteínas podrían servir como vacuna segura y eficaz en seres humanos.

Búsqueda de genes asociados a enfermedades hereditarias: el proyecto HapMap

En el Capítulo 19 se explicó cómo los buscadores de genes analizaron marcadores genéticos para encontrar el alelo responsable de la enfermedad de Huntington. Los datos de la secuenciación del genoma humano han hecho que esta estrategia para encontrar genes de enfermedad sea mucho más potente.

Al utilizar el DNA de muchos individuos como fuente de material durante el proyecto del genoma humano, y como los segmentos de genes que se superponen se secuenciaron de rutina, los investigadores pudieron identificar 1,42 millones de lugares donde las bases varían entre los individuos. Donde tú podrías tener una «C» en un lugar concreto, otros pueden tener una «T». Recuerda que estos lugares variables se llaman **polimorfismos de un único nucleótido,** o **SNP,** y que pueden servir de marcadores genéticos (lugares localizados en el genoma que varían en los individuos).

Con la secuenciación de muestras de DNA de docenas de personas, pertenecientes a cuatro grupos étnicos de áreas geográficas muy dispersas, un reciente trabajo de investigación llamado proyecto HapMap ha ampliado ese catálogo inicial de SNP a un total de 10 millones de lugares, actualmente, que varían en las personas. HapMap es la abreviatura de mapa de haplotipos (en inglés, *haplotype mapping*). Un **haplotipo** es el conjunto de alelos presentes en un único cromosoma o segmento cromosómico. Construyendo un mapa de SNP, los investigadores esperan ser capaces de determinar el haplotipo de cualquier individuo en cualquiera de sus cromosomas.

Para los buscadores de genes de enfermedades, este nuevo catálogo de SNP es un recurso extraordinariamente potente. La idea fundamental es comparar los haplotipos de individuos que tienen una enfermedad hereditaria con los haplotipos de personas no afectadas. Si ciertos SNP son muy frecuentes en individuos afectados pero raros o inexistentes en individuos no afectados, es probable que esos SNP estén cerca o incluso dentro del gen que contribuye a la enfermedad.

La posibilidad de analizar la herencia de millones de lugares polimórficos por todo el genoma, en vez de solo unos pocos cientos muy diseminados como los utilizados en la búsqueda del gen de la enfermedad de Huntington, hace mucho más probable que los investigadores puedan encontrar genes asociados con enfermedades como Alzheimer, trastorno bipolar, diabetes, artritis reumatoide y enfermedades cardiovasculares. La base de datos promete ser especialmente importante para conocer la base genética de enfermedades en las que participan muchos genes distintos, en vez de un único alelo como la enfermedad de Huntington. Como los biólogos siguen trabajando para explicar el genoma humano, es muy probable que puedan encontrar los genes responsables de muchas o incluso la mayoría de las enfermedades hereditarias.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Una vez que un genoma se ha secuenciado por completo, los investigadores usan distintas técnicas para identificar qué secuencias codifican productos y cuáles funcionan como lugares reguladores.

Avances técnicos recientes han permitido a los investigadores secuenciar el DNA mucho más rápidamente y con menor coste que antes, lo que ha dado como resultado una catarata de datos del genoma. Los investigadores anotan secuencias del genoma encontrando genes y determinando su función. Para identificar genes en bacterias y arqueas, los investigadores usan ordenadores para buscar codones de inicio y fin en el genoma que estén en el mismo marco de lectura y que estén separados por fragmentos de secuencias del tamaño de un gen. En eucariotas es difícil encontrar esos marcos de lectura abiertos (ORF), porque los exones están interrumpidos por intrones y porque la mayoría del DNA eucariota no codifica productos. Una estrategia para encontrar genes eucariotas consiste en analizar las secuencias de los DNA complementarios (cDNA) sintetizados a partir de mRNA y después emparejar esas secuencias con el DNA del propio genoma.

Deberías ser capaz de describir cómo un grupo de investigación que descubriera el gen del color del pelaje en ratones podría determinar si existe un gen homólogo en el genoma humano.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Human Genome Sequencing Strategies

En bacterias y arqueas, hay una correlación positiva entre el número de genes de una especie y la capacidad metabólica de esa especie. También es frecuente la transferencia de genes entre especies.

Con frecuencia se eligen especies de bacterias y arqueas para secuenciar todo su genoma porque causan enfermedades o tienen capacidades metabólicas interesantes. En estos grupos, el tamaño del genoma de un organismo y su complejidad morfológica o capacidades bioquímicas están relacionados. Los parásitos suelen tener genomas pequeños; los organismos que viven en muchos hábitats distintos o pueden alimentarse de una gran variedad de nutrientes suelen tener genomas más grandes. Aún no conocemos la función de muchos de los genes identificados en bacterias y arqueas, no obstante, y un porcentaje significativo de ellos son muy parecidos a otros genes del mismo genoma. Otra generalización sobre los genomas procariotas es que los genes a menudo se transfieren lateralmente o entre especies. La transferencia lateral de genes parece ser frecuente en los genes responsables de causar enfermedades.

Deberías ser capaz de describir dos mecanismos responsables de la transferencia lateral de genes en bacterias y arqueas.

En eucariotas, los genomas están dominados por secuencias que no afectan (o afectan muy poco) a la eficacia biológica del organismo.

Comparados con los genomas procariotas, los genomas eucariotas son grandes y contienen un gran porcentaje de elementos de transposición, secuencias repetidas y otras secuencias no codificadoras. No hay una correlación obvia entre complejidad morfológica y número de genes en eucariotas, aunque el número de transcritos diferentes producidos puede ser mucho mayor que el número real de genes en ciertas especies, como resultado del ayuste alternativo. La duplicación de genes y la poliploidía han sido las fuentes más importantes de genes nuevos en eucariotas.

Deberías ser capaz de explicar lo que quieren decir los biólogos cuando hablan del «DNA basura», y si estas secuencias carecen de función y no son interesantes, como se propuso originalmente.

Los datos obtenidos en los proyectos de secuenciación de genomas se están usando ahora para el desarrollo de nuevos fármacos y vacunas, y para buscar los alelos asociados a enfermedades hereditarias.

La disponibilidad de secuencias de genomas completos está inspirando nuevos programas de investigación. Los biólogos están fijando exones o proteínas a micromatrices para estudiar cambios en la expresión génica e interacciones entre proteínas. Además, la disponibilidad de datos de genomas completos ha permitido a los investigadores descubrir nuevas dianas farmacológicas, nuevas proteínas que podrían servir de vacunas, y nuevos marcadores genéticos que deberían ayudar en la búsqueda de alelos asociados a enfermedades humanas.

Deberías ser capaz de explicar la diferencia entre estudios de expresión génica con genes únicos y con micromatrices, y la expresión de proteínas individuales frente a las micromatrices.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué es un marco de lectura abierto?
   a. Un gen cuya función ya es conocida.
   b. Una sección de DNA que se cree que codifica una proteína porque es similar a un DNA complementario (cDNA).
   c. Una sección de DNA que se cree que codifica una proteína porque tiene un codón de inicio y un codón de fin flanqueando cientos de pares de bases.
   d. Cualquier miembro de una familia de genes.
2. ¿Cuál describe mejor el método de la secuenciación en perdigonada?
   a. Romper el genoma en fragmentos minúsculos. Secuenciar cada fragmento. Usar los extremos que se superponen para ensamblar los fragmentos en el orden correcto.
   b. Empezar con un extremo de cada cromosoma. Secuenciar directamente hasta el otro extremo del cromosoma.
   c. Usar distintas técnicas para identificar genes y ORF. Secuenciar estos segmentos, no las secuencias repetidas ni las que no codifican productos.
   d. Romper el genoma en fragmentos. Localizar en un mapa cada fragmento. A continuación, secuenciar los fragmentos.

3. ¿Qué son los minisatélites y los microsatélites?
   a. Bucles pequeños y extracromosómicos de DNA que son similares a plásmidos.
   b. Partes de virus que han quedado integrados en el genoma de un organismo.
   c. Restos incompletos o «muertos» de elementos de transposición en una célula huésped.
   d. Secuencias repetidas, cortas y simples, en el DNA.
4. ¿Cuál es la hipótesis prevalente para explicar la paradoja de que eucariotas grandes y morfológicamente complejos como los humanos tengan relativamente pocos genes?
   a. La transferencia lateral de genes de otras especies.
   b. El ayuste alternativo de los mRNA.
   c. La poliploidía, o duplicación de todo el conjunto de cromosomas del genoma.
   d. La expansión de las familias de genes mediante la duplicación de genes.
5. ¿Qué evidencia usan los biólogos para deducir que un gen pertenece a una familia génica?
   a. Su secuencia es exactamente igual a la de otro gen.
   b. Su estructura (su patrón de intrones y exones) es idéntica a la de un gen presente en otra especie.
   c. Su composición, en lo que se refiere al porcentaje de pares A-T y G-C, es única.
   d. Su secuencia, estructura y composición son similares a los de otro gen del mismo genoma.
6. ¿Qué es un pseudogen?
   a. Una secuencia codificadora originada en una transferencia lateral de genes.
   b. Un gen cuya función aún no está determinada.
   c. Un gen polimórfico, es decir, que hay más de un alelo en una población.
   d. Un gen cuya secuencia es similar a la de genes funcionales pero cuyo producto no es funcional.

Respuestas: 1. c; 2. a; 3. d; 4. b; 5. d; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica cómo se identifican marcos de lectura abiertos en los genomas de bacterias y arqueas. ¿Por qué es más difícil encontrar marcos de lectura abiertos en eucariotas?
2. ¿Por qué es lógica la observación de que los organismos parásitos suelen tener genomas relativamente pequeños?
3. Repasa cómo una secuencia LINE transmite una copia de sí misma a un nuevo lugar del genoma. ¿Por qué se conoce a las LINE y a otras secuencias repetidas como «parásitos genómicos»?
4. ¿Cómo funciona el perfil de huellas del DNA? O dicho de otro modo, ¿cómo permite la variación en el tamaño de los *loci* de minisatélites y microsatélites identificar individuos a los investigadores?
5. Los investigadores pueden crear micromatrices de DNA cortos y de hebra simple que representen muchos o todos los exones de un genoma. Explica cómo se usan estas micromatrices para registrar cambios en la transcripción de genes a lo largo del tiempo o en respuesta a amenazas ambientales.
6. Explica el concepto de homología y cómo la identificación de genes homólogos ayuda a los investigadores a identificar la función de genes desconocidos. ¿Son homólogas las secuencias duplicadas que forman familias de genes? Explícalo.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

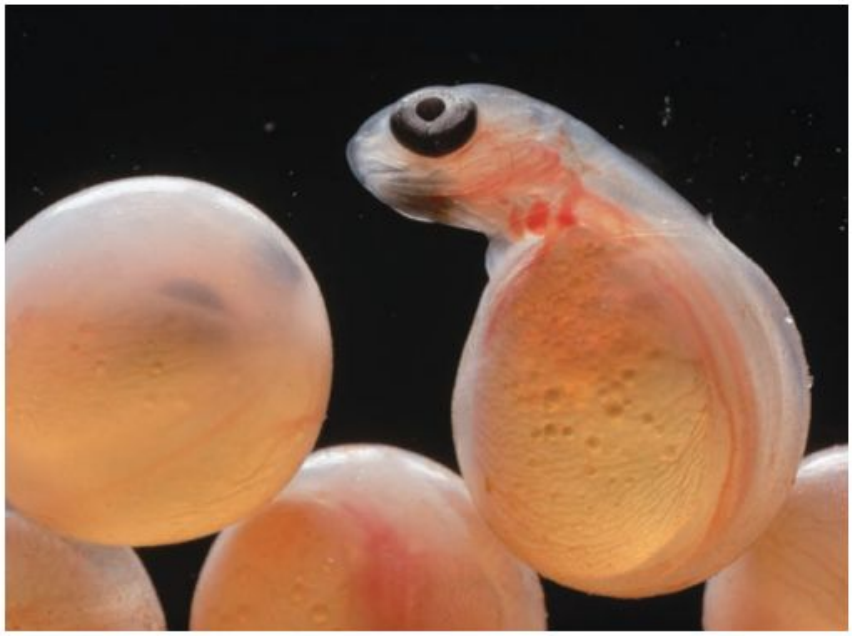
1. Los parásitos carecen de genes para muchas de las enzimas presentes en sus huéspedes. La mayoría de los parásitos, sin embargo, han evolucionado de ancestros no parásitos que tenían grandes genomas. Basándose en estas observaciones, W. Ford Doolittle asegura que la pérdida de genes en los parásitos representa una tendencia evolutiva. Él resume su hipótesis en la expresión «úsalo o piérdelo». ¿Qué quiere decir con esta broma?
2. Según relatos de testigos, los revolucionarios comunistas ejecutaron a Nicolás II, el último zar de Rusia, junto con su esposa y sus cinco hijos, el médico de la familia y varios sirvientes. Muchas décadas después de este suceso, se identificó una tumba en la que supuestamente se encontrarían los restos de la familia real. Se pidió a los biólogos que analizaran DNA de todos los esqueletos, de adultos y jóvenes, y que determinaran si los cuerpos eran realmente los de varios hermanos jóvenes, ambos padres y varios adultos no relacionados. Si la tumba fuera auténtica, describe la similitud que resultaría entre los perfiles de huellas del DNA de cada esqueleto respecto a los perfiles de huellas de los demás individuos de la tumba.
3. El genoma humano contiene un gen que codifica una proteína llamada sincitina. El gen se expresa en las células de la placenta durante la gestación. El gen de la sincitina es casi idéntico en su secuencia de DNA al gen de un virus que infecta al ser humano. En este virus, el gen parecido al de la sincitina codifica una proteína presente en la cubierta exterior del virus. Aventura una hipótesis que explique la similitud entre los dos genes.
4. Un estudio reciente utilizó micromatrices para comparar los patrones de expresión génica activos en el cerebro, hígado y sangre de chimpancés y seres humanos. Aunque los patrones globales de expresión génica eran similares en el hígado y la sangre de las dos especies, los patrones de expresión resultaron llamativamente distintos en el cerebro. ¿Cómo se relaciona este estudio con la hipótesis de que la mayoría de las diferencias entre seres humanos y chimpancés se deben a cambios en la regulación génica?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

21 Principios del desarrollo

CONCEPTOS CLAVE

- A medida que un embrión se desarrolla, las células tienen que proliferar, moverse o expandirse de una manera ordenada e interactuar con otras células.
- Las células se especializan porque expresan genes diferentes, no porque contengan distintos genes.
- Las células interactúan continuamente durante el desarrollo mediante señales célula a célula.
- Las primeras señales desencadenan una cascada de efectos, entre los que se encuentran la producción de factores de transcripción y otras señales. Las interacciones entre estas señales, los factores de transcripción y las secuencias de regulación del DNA hacen que se diferencien las células a medida que avanza el desarrollo.
- Es posible la evolución de nuevos tamaños, formas y estructuras en el organismo cuando las mutaciones alteran los genes responsables del desarrollo.



Un joven pez saliendo de su huevo. Este capítulo habla de los procesos responsables de la transformación de un óvulo fecundado en un ser con células, tejidos y órganos especializados.

En 1859, Charles Darwin hizo referencia al origen de las especies como «el misterio de los misterios». En aquel momento, la tarea más urgente a la que se enfrentaban los biólogos era la de explicar cómo habían llegado las especies a su ser actual. Hoy, sin embargo, la teoría de la evolución de Darwin mediante la selección natural explica y contesta la mayoría de las preguntas fundamentales sobre cómo surgen nuevas especies y cómo cambian con el tiempo. ¿Qué pregunta se puede considerar en la actualidad como el misterio de los misterios en la Biología moderna? Aunque haya muchos candidatos, uno de los que tienen más peso es el tema que se trata en esta unidad: ¿cómo se desarrolla un ser multicelular a partir de una sola célula que es el óvulo fecundado?

Es importante pensar en la magnitud de esta cuestión. Por ejemplo, en un momento dado, tú también fuiste una sola célula. Si hubieras podido observar tu propio desarrollo, habrías visto que las células se dividían rápidamente y formaban una bolita de células minúsculas e iguales. En ese punto, el óvulo fecundado habría dado lugar a un **embrión,** es decir, a un organismo joven en desarrollo. Tras dividirse las células de forma continuada, grandes grupos de ellas empezarían a moverse hacia el interior del embrión, en una serie de movimientos coordinados pero misteriosos. La división celular continuaría rápidamente. Después de una semana o dos, el embrión se alargaría y aparecería una parte que se podría reconocer como cabeza y otra como cola. En ese momento, serían visibles los pequeños precursores de tus vértebras, junto

con los ojos. Por último, emergerían unas formas que originarían tus brazos y piernas. A medida que el desarrollo continuara, ese embrión acabaría por ser tú.

Los biólogos que han observado este proceso en humanos o en otros organismos nunca dejan de maravillarse al verlo. La pregunta es: ¿cómo ocurren la formación y el crecimiento del cuerpo? En muchas especies, el cuerpo adulto contiene miles de millones de células y docenas de distintos tipos de células de tejidos y órganos altamente organizados. ¿Cómo puede desarrollarse una persona totalmente formada que puede moverse, comer y reproducirse a partir de una minúscula masa de células de apariencia informe?

Las personas han reflexionado sobre esta pregunta durante siglos. Mediante el uso de microscopios ópticos, los primeros investigadores observaron el desarrollo de los óvulos fecundados y documentaron lo que ocurre a medida que un ser crece y pasa de ser un embrión hasta convertirse en adulto. Según estos estudios, el patrón físico de desarrollo demostró ser muy variable dependiendo de las especies. Ya se han visto los hechos que acontecen al comienzo del desarrollo humano. Pero piensa que el óvulo fecundado de un roble tarda unos cuatro meses en convertirse en un **embrión** que se encuentra recubierto por una bellota. Después de pasar el invierno en estado aletargado, el embrión crece convirtiéndose en una plántula. El organismo continuará creciendo y desarrollando nuevas hojas, raíces, flores y semillas cada año durante los siguientes 250-300 años. En el otro extremo, un huevo fecundado de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* solo necesita un día para desarrollarse en una larva parecida a una oruga que se puede mover y alimentar. Unos cinco días después, la larva deja de alimentarse y forma una pupa inmóvil de aspecto similar a un capullo. En otros cuatro días más, emerge una mosca adulta del envoltorio de la pupa. El adulto vuela, se alimenta, busca pareja y se aparea, comenzando el ciclo de nuevo.

La variación de los patrones de desarrollo que se observan en las distintas especies añade otra capa de complejidad al misterio de los misterios de hoy en día. Los biólogos tienen que explicar el enigma fundamental de cómo individuos altamente integrados, tanto grandes como pequeños, pueden desarrollarse a partir de una sola célula. Además, tienen que dar sentido a la enorme variabilidad que existe entre especies en cuanto a ritmo y patrón de desarrollo.

Afortunadamente, un siglo de investigación ha culminado en la comprensión de uno de los mayores misterios de la Biología contemporánea: todas las secuencias de desarrollo observadas en los organismos multicelulares se rigen por unos pocos principios fundamentales que les son comunes. El desarrollo es como el jazz, en el que los distintos miembros de una banda tocan variaciones sobre el mismo tema. Si se entiende el tema y cómo se combinan los acordes y las escalas, se puede entender lo que hace cada solista y cómo lo hace. Aunque quedan muchos elementos de gran importancia por aclarar, el descubrimiento de los principios generales que subyacen en el desarrollo ha unificado la gran variación observada en la manera de crecer de los embriones. Y ha dado a los biólogos un marco para explicar cómo una sola célula puede dar lugar a un individuo multicelular y complejo.

El objetivo de este capítulo es explorar los principios comunes que subyacen en el desarrollo. A medida que estudies este material, tendrás que recurrir a lo que ya has aprendido sobre las interacciones intercelulares, la regulación de la expresión genética y un montón de temas más. Parte de lo excitante de tratar temas de desarrollo es que se utilizan conocimientos de bioquímica, biología celular, genética y evolución. La biología del desarrollo está entre los campos más amplios de toda la Biología. A continuación se profundizará en ello.

21.1 Cuatro procesos esenciales del desarrollo

A nivel de la célula, tienen lugar cuatro procesos generales a lo largo del desarrollo. Las células se dividen, se mueven o se expanden de una manera dirigida y ordenada, comienzan a expresar ciertos genes en vez de otros y se mandan señales unas a otras sobre dónde se encuentran, lo que están haciendo y en qué tipo de célula se están convirtiendo (**Tabla Resumen 21.1**). Se considerará cada uno de estos cuatro procesos y después se profundizará sobre temas más específicos acerca de la especialización celular y las interacciones intercelulares.

Proliferación celular y muerte celular programada

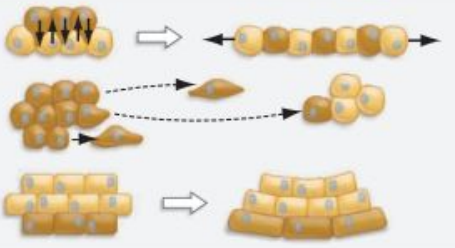
Para que un organismo crezca y se desarrolle, sus células tienen que proliferar, dividirse y fabricar más células. Esta afirmación parece obvia. Tal vez es menos obvio pero igualmente importante el hecho de que para que un individuo se desarrolle a partir de una masa indiferenciada de células, se tienen que controlar estrechamente la situación, la coordinación y el alcance de la división celular.

El Capítulo 11 expuso los procesos de mitosis y citocinesis, responsables de la proliferación celular en eucariotas. Ese capítulo también explicó las fases del ciclo celular y cómo se controlan. Puede que te acuerdes de que las células inician la mitosis en respuesta a un complejo proteínico regulador llamado factor promotor de la mitosis (MPF), de que cada fase del ciclo celular tiene controles regulados cuidadosamente y de que las células siguen creciendo o dejan de hacerlo en respuesta a lo que a los biólogos les gusta llamar «controles sociales», refiriéndose a señales de otras células. Durante el desarrollo, todos estos niveles de regulación interactúan para determinar cuándo, dónde y cuánto prolifera cada célula embrionaria.

Lo que el Capítulo 11 no mencionaba es que la muerte también es un aspecto altamente regulado de la vida para algunas células. La muerte celular programada en animales, o lo que los biólogos llaman **apoptosis** (literalmente, «caída aparte»), ocurre cuando toman forma ciertos tejidos y órganos. A medida que se forman la mano y el pie humanos, por ejemplo, las células que están presentes inicialmente entre los dedos de la mano y del pie han de morir para que se formen los dedos separadamente. En las plantas, la muerte celular programada hace que los pétalos de las flores se caigan después de haber tenido lugar la polinización y que se pierdan las hojas o los tallos enteros en otoño.

En estos y otros muchos casos, la muerte celular es una parte normal del desarrollo, es programada y regulada cuidadosamente. El **Cuadro 21.1** muestra los mecanismos genéticos

TABLA RESUMEN **21.1 Cuatro procesos esenciales del desarrollo**

Proliferación celular y muerte celular programada		Las células se dividen por mitosis y citocinesis. La programación, ubicación y cantidad de división y muerte celular son reguladas.
Movimiento celular o expansión diferencial		Las células pueden moverse unas entre otras dentro de un bloque de células animales, causando cambios drásticos de forma dentro del embrión. Ciertas células animales pueden separarse de un bloque de células y migrar hacia nuevos lugares. Las células vegetales pueden dividirse en ciertos planos y expandirse en direcciones específicas, sufriendo cambios extraordinarios de forma.
Diferenciación celular		Las células no diferenciadas se especializan en momentos y lugares concretos de manera escalonada. Aquellas que no se diferencian reciben el nombre de células madre en los animales. Muchas células vegetales son capaces de desdiferenciarse.
Interacciones intercelulares		Las células embrionarias crecen, se mueven o se diferencian en respuesta a las señales procedentes de otras células.

responsables de la apoptosis y resalta cómo los defectos en los patrones normales de muerte celular programada pueden conducir a un desarrollo anormal y a la enfermedad.

Para resumir, hay complejas estructuras que se desarrollan en los organismos multicelulares debido, en parte, al crecimiento de algunas células y a la pérdida regulada de otras. Juntas, la proliferación celular y la muerte celular programada son esenciales para que surjan estructuras complejas a partir de la masa inicial de células embrionarias.

Movimiento y expansión celulares

Además de crecer, dividirse (y morir), muchas células animales tienen que moverse para que haya un desarrollo normal. Algunos de los movimientos celulares más espectaculares tienen lugar en una fase temprana del desarrollo animal, después de que las rápidas divisiones celulares hayan producido una masa de células de aspecto similar. Durante el proceso de **gastrulación,** las células de distintas partes de la masa se disponen en tres tipos distintos de tejido embrionario, que dan lugar a la piel, el intestino y otras partes básicas del organismo (véase el Capítulo 22). A lo largo del desarrollo, ciertas células animales se separan de sus ubicaciones originales y migran a nuevos lugares en el embrión. Allí dan lugar a muchos tipos de células diferentes, incluidas células germinales (espermatozoides y óvulos), células que contienen pigmentos, precursoras de las células sanguíneas o ciertas células nerviosas. Si se inhibe cualquiera de estos movimientos celulares o si las células migratorias terminan en lugar equivocado o se mueven en un momento que no es el adecuado, el embrión puede deformarse o morir antes de que el desarrollo sea completo.

Las células vegetales, por el contrario, están recubiertas por paredes celulares rígidas y no se mueven. En su lugar, las células vegetales controlan cómo se orienta el plano de segmentación durante la división celular y la dirección del crecimiento celular que tiene lugar posteriormente. Esta capacidad de orientación en la división y el crecimiento celular da como resultado la formación adecuada de tallos rectos y ramificados, limbos de hojas y otras estructuras.

Diferenciación celular

Para que haya desarrollo, muchas células tienen que proliferar, algunas tienen que morir y otras tienen que dirigirse a otros lugares o crecer en direcciones específicas. Además, es esencial que la mayoría de las células pasen por la **diferenciación,** el proceso de convertirse en un tipo especializado de célula. A medida que te desarrollabas, algunas de tus células embrionarias se diferenciaron para formar células musculares que se contraen y se relajan, mientras que otras se convirtieron en células nerviosas que conducen las señales eléctricas por el organismo. Cuando un roble se desarrolla, algunas células generan paredes engrosadas y transportan agua como parte de un tronco leñoso, mientras que otras se aplanan y segregan el recubrimiento ceroso que se encuentra en la superficie de las hojas. En la mayoría de los eucariotas multicelulares, el óvulo fecundado da lugar a cientos de tipos celulares distintos.

La diferenciación puede ser el proceso más básico del desarrollo de un organismo multicelular y probablemente se puede considerar el más intensamente estudiado. Además del análisis más detallado que se puede constatar en las Secciones 21.2 y 21.3, es importante comentar algunos puntos generales sobre la diferenciación.

- *La diferenciación es un proceso progresivo que se realiza paso a paso.* Inicialmente, las células están determinadas para convertirse en un cierto tipo de célula, lo que significa que están abocadas a seguir un camino específico de desarrollo. Solo después se diferencian, es decir, empiezan a mostrar el aspecto y el comportamiento de una célula especializada.

CUADRO 21.1 El lado humano de la investigación

¿Cómo ocurre la muerte celular programada? La respuesta a esta pregunta surgió a partir de los estudios de la lombriz intestinal *Caenorhabditis elegans*. Esta especie se utiliza con mucha frecuencia en la biología del desarrollo porque tiene toda una serie compleja de órganos y tejidos pero con solo unas mil células. Además, las células son transparentes (**Figura 21.1**). Como resultado, los biólogos son capaces de identificar células individuales tanto en embriones como en adultos. Gracias a estas características, los biólogos saben el destino de cada célula del embrión en cada fase de su desarrollo.

A medida que un individuo de *C. elegans* madura, 131 de sus 1.090 células somáticas originales, células que no están implicadas en la formación de gametos, sufren apoptosis. Para explorar cómo ocurre este proceso, Hillary Ellis y Robert Horvitz se pusieron a identificar mutantes que no siguen el patrón normal de muerte celular. Puede que recuerdes de la Unidad 3 que esta es una estrategia de investigación bastante común en Genética. Para encontrar los genes responsables de una característica, los investigadores buscan los mutantes que no presentan esa característica.

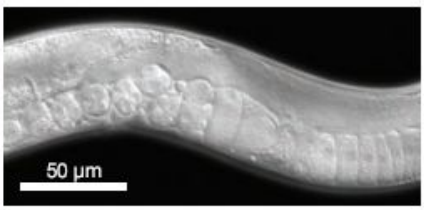


FIGURA 21.1 *Caenorhabditis elegans* es un organismo que se utiliza como modelo. *C. elegans* tiene un número concreto de células transparentes. Cada una de ellas puede ser identificada y seguida durante el desarrollo.

El trabajo inicial de Ellis y Horvitz reveló que hay dos genes esenciales para la apoptosis. Si una lombriz es portadora de mutaciones que inactivan cualquiera de esos genes, sobrevivirán las células que normalmente morirían. Los investigadores sugirieron que esos genes son parte de un programa genético que ejecuta la apoptosis, en suma, que son genes que hacen que las células se suiciden.

Buscando bases de datos de secuencias conocidas de DNA, los biólogos encontraron genes en los ratones similares a los genes de la lombriz. Para probar la hipótesis de que estos genes y sus productos son importantes para el desarrollo del ratón, un equipo de investigación utilizó técnicas de ingeniería genética para producir ratones en los que se deterioraran las dos copias de uno de sus genes causantes del suicidio celular. En contraposición al embrión normal en la **Figura 21.2a,** los embriones mutantes como el de la **Figura 21.2b** mostraron una malformación grave en el cerebro. El defecto ocurrió porque las células que normalmente morirían en una fase temprana del desarrollo sobrevivieron.

Aparte, es interesante mencionar que los embriones mutantes de ratón tuvieron una separación de los dedos normal, aun cuando sus cerebros fueran anormales. Basándose en esta observación, los investigadores sugirieron que son otros genes causantes del suicidio celular los que están implicados en la muerte celular programada durante la formación de los dedos de los pies de los ratones.

¿Se encuentran estos mismos genes en los humanos? La respuesta es sí. Se han identificado en el genoma humano genes homólogos a los que causan el suicidio celular en lombrices y ratones. (Recuerda de capítulos anteriores que los genes homólogos tienen estructura y funciones similares porque derivan del mismo gen en un ancestro común). La apoptosis normal es importante en el desarrollo de los embriones humanos y la apoptosis anormal ha estado implicada en algunas enfermedades de adultos. Por ejemplo, una activación inapropiada de la muerte celular programada es la causa de algunas enfermedades neurodegenerativas, como la ALS (enfermedad de Lou Gehrig). El trabajo en los genes de las lombrices abrió un nuevo mundo en la biología del desarrollo, arrojando luz sobre algunas enfermedades humanas devastadoras.

(a) Embrión de ratón con genes normales causantes del suicidio celular. **(b)** Embrión de ratón con genes defectuosos causantes del suicidio celular.

FIGURA 21.2 Hay defectos cuando la muerte celular programada falla. **(a)** Embrión de ratón normal. **(b)** Embrión de ratón con dos alelos defectuosos en un gen causante del suicidio celular.

PREGUNTA Si la versión defectuosa del gen causante del suicidio celular es recesiva, ¿qué aspecto tendría el embrión (b) si fuera heterocigótico en vez de homocigótico?

- *Algunas células no se convierten en células adultas especializadas.* Las células no diferenciadas son comunes en los embriones, pero incluso los organismos adultos tienen poblaciones de células que mantienen la capacidad de dividirse y dar lugar a una serie de células especializadas. Las células animales que poseen esta capacidad se denominan **células madre.** Los productos de la división de las células madre animales se pueden diferenciar para ayudar a curar heridas, sustituir células que mueren de la piel o de la sangre, o realizar cualquier otra función que mantenga el organismo en buen estado. En las plantas, las poblaciones de células no diferenciadas, llamadas **meristemas,** dan lugar a las flores, las raíces, las hojas y otras estructuras que se desarrollan a lo largo de la vida.

- *Muchas o incluso la mayoría de las células vegetales son capaces de «desdiferenciarse»*, lo que significa que pueden cambiar su estructura y su función, aun después de haberse especializado. Por ejemplo, si la rama de un cedro se comba tanto que toca el suelo, algunas células de la rama se desdiferenciarán y después volverán a diferenciarse para formar células radicales. Crecerá una raíz totalmente formada en el punto donde inicialmente la rama hacía contacto con el suelo.

Interacciones intercelulares

El Capítulo 8 trató el tema de las interacciones intercelulares examinando la matriz extracelular que se encuentra entre las células. Ese mismo capítulo también exploró cómo las células adyacentes están juntas e intercambian materiales y cómo las células responden a señales de otras células. Durante el desarrollo, las interacciones intercelulares implican el envío y la recepción de señales. Tal vez recuerdes de la Sección 8.3 que cuando una señal llega a la superficie de una célula, su mensaje se convierte (transduce) en una nueva forma molecular y se amplifica dentro de la célula receptora. El Capítulo 8 concluía comentando que las células cambian de actividad en respuesta a las señales que reciben. Lo que el capítulo no explicaba es que las señales intercelulares son esenciales para modificar la actividad celular durante el desarrollo.

Como mostrará la Sección 21.3, las células embrionarias crecen, se mueven o se diferencian en respuesta a las señales de otras células. En muchos casos, las vías de transducción de señales presentadas en el Capítulo 8 desencadenan la producción de los factores de transcripción de los que se hablaba en el Capítulo 18. Como resultado, la llegada de señales intercelulares modifica los patrones de expresión de los genes y, por tanto, la estructura y el comportamiento de las células embrionarias.

21.2 El papel de la expresión genética en el desarrollo

La **expresión genética diferencial** es la esencia de la diferenciación celular durante el desarrollo. Las células musculares de tu organismo son diferentes de las células nerviosas porque expresan genes distintos. Lo mismo ocurre en las plantas. Las células encargadas del transporte de agua en un roble son diferentes de las de la superficie de sus hojas por este motivo y porque producen distintas proteínas.

Si piensas en estas afirmaciones, te darás cuenta de que han de ser verdad. La única manera de que las células puedan tener estructuras y funciones diferentes es que contengan moléculas diferentes. Lo que es menos obvio es si las células expresan genes distintos porque contienen genes diferentes o si todas las células de un organismo contienen los mismos genes solo que expresan un subconjunto especializado.

Aparentemente, los investigadores encontraron una respuesta relativamente sencilla a esta pregunta en el caso de las plantas. Ya has aprendido, por ejemplo, que las células del tronco de un cedro pueden desdiferenciarse para formar raíces. Esta diferenciación solo es posible si las células de una rama también contienen los genes que necesitan las células radicales. Los jardineros y los agricultores saben desde hace siglos que, de muchas especies vegetales, se pueden producir nuevos individuos completos a partir de un trocito de raíz o de brote. Basándose en observaciones como esta, los investigadores sospecharon que todas las células vegetales contienen los mismos genes, lo que significa que son genéticamente equivalentes. Este resultado se confirmó en la década de 1950, cuando los biólogos pudieron cultivar plantas enteras de tabaco o zanahorias a partir de una única célula diferenciada de un adulto (véase el Capítulo 39).

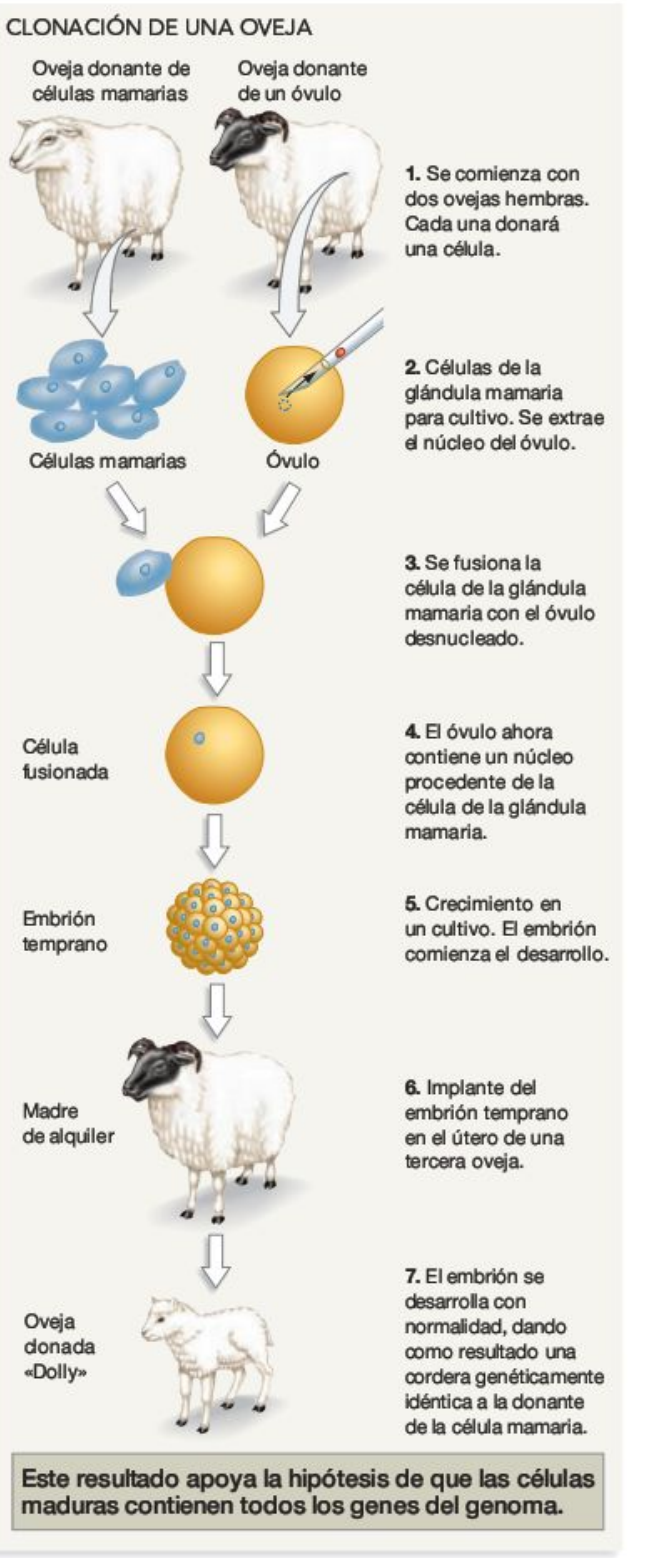


FIGURA 21.3 Se puede clonar a los mamíferos transplantándoles núcleos de células maduras. La cordera resultante del experimento de transferencia de núcleo aquí mostrado se asemeja a la raza de la que proviene el *núcleo* de la donante, no a la raza de la que proviene el óvulo ni a la de la madre de alquiler. La prueba de DNA también mostró que la cordera era idéntica genéticamente a la oveja que donó el núcleo.

En contraposición a las plantas, sacar una equivalencia genética fue algo muy difícil de resolver en el caso de los animales. Aunque los trabajos experimentales serios sobre este asunto comenzaron en la década de 1950, la pregunta no se pudo contestar hasta finales de la de 1990.

¿Son equivalentes las células animales diferenciadas genéticamente?

Los primeros experimentos sobre equivalencia genética en animales se centraron en transferir núcleos de células diploides de renacuajos o de ranas adultas a óvulos no fecundados cuyos núcleos se habían extirpado. Por lo menos, algunos de estos núcleos transplantados pudieron dirigir el desarrollo de los renacuajos con éxito. Estos resultados proporcionaron una clara evidencia de que todas las células maduras son genéticamente equivalentes.

FIGURA 21.4 Dolly con una descendiente propia.

En 1997 Ian Wilmut y su equipo de colaboradores reforzaron esta conclusión mediante experimentos de transferencia de núcleo en ovejas. Como muestra la **Figura 21.3,** estos investigadores extirparon células de la glándula mamaria de una hembra gestante de seis años de edad y las pusieron a crecer en un cultivo (pasos 1 y 2). Más tarde, fusionaron estas células con óvulos desnucleados, es decir, óvulos a los que se había extirpado el núcleo. Este procedimiento dio como resultado óvulos que contenían núcleos de las células de la glándula mamaria (pasos 3 y 4). Como muestran los dibujos de la página anterior, los óvulos procedían de una raza de oveja de cara negra, mientras que los núcleos de una raza de cara blanca. Después de desarrollarse en un cultivo, los embriones resultantes se implantaron en los úteros de madres de alquiler (pasos 5 y 6). En uno de los varios centenares de intentos de transferencia, nació una cordera de cara blanca a la que se llamó Dolly (paso 7). Genéticamente, Dolly era un clon de la oveja de cara blanca que había donado la célula de la glándula mamaria. (Recuerda del Capítulo 12 que un **clon** es una copia genéticamente exacta de uno de los padres). Dolly creció hasta convertirse en una adulta fértil y, mediante un apareamiento normal, concibió y dio vida a su propia cordera llamada Bonnie (**Figura 21.4**). En 1998, otros grupos de investigación informaron de resultados similares en ratones y vacas; desde entonces, se han clonado gatos, caballos, un mono y varios individuos de otras especies (pero véase el **Cuadro 21.2**).

Considerándolo en conjunto, el trabajo de clonación de plantas y animales ha mostrado que, en la mayoría de los casos, el proceso de diferenciación celular no implica cambios en la estructura genética de las células. En su lugar, está basado en la expresión genética diferencial. Sin embargo, hay al-

CUADRO 21.2 ¿Clonación humana?

Los biólogos pueden cultivar núcleos de las células somáticas de ratones, vacas y ovejas y utilizarlos para producir embriones. Estos experimentos producen una descendencia genéticamente idéntica al individuo que dona el núcleo. Los clones son organismos genéticamente idénticos y el proceso de crear individuos mediante la transferencia de núcleos a óvulos desnudeados se denomina clonación. ¿Se puede clonar seres humanos?

Antes de tratar las posibilidades técnicas de clonar humanos, consideremos un asunto más práctico. ¿Por qué iba nadie a querer clonar un ser humano? Los defensores de esta técnica sostienen que la clonación mediante transferencia de núcleo permitiría a parejas que de otro modo serían infértiles, tener una descendencia genéticamente relacionada, de hecho idéntica, a uno de los padres. A los detractores les preocupa el que, en un intento de alcanzar la inmortalidad, los dictadores o millonarios excéntricos pudieran financiar clones de sí mismos a perpetuidad.

Incluso los usos benignos de la clonación humana crean dilemas éticos que aún tienen que resolverse. ¿Qué efectos tendría en una familia tener hijos genéticamente idénticos a uno de los padres? ¿Se limitaría la clonación a individuos con características «deseables»? Dada la cantidad y la gravedad de las preguntas que se plantean, varias naciones han propuesto una moratoria de toda investigación relacionada con la clonación de seres humanos.

Además de los asuntos legales y éticos implicados, se deben salvar importantes obstáculos técnicos antes de que la clonación humana sea factible. De las especies que se han clonado con éxito, son los monos y los ratones las más cercanas al hombre. Sin embargo, menos del 3% de las transferencias nucleares resultaron viables en ratones. En la actualidad, la tasa de éxitos es parecida en la clonación de ovejas y vacas, produciéndose recién nacidos deformes. La mayor parte de las personas considera que una proporción tan alta de fracasos es inaceptable en el caso de los humanos, especialmente dada la gran probabilidad de producir descendencia con enormes malformaciones.

No obstante, a medida que las técnicas de clonación mejoren, la clonación humana puede convertirse en algo tecnológicamente factible. Mientras tanto, los países del mundo debaten los méritos de esta técnica y deciden si puede ser regulada o bien totalmente prohibida.

gunas excepciones importantes a esta regla. Por ejemplo, en una fase tardía del desarrollo, hay pequeños tramos de DNA que se vuelven a ordenar en ciertas células del sistema inmunitario de los humanos y de otros mamíferos. Como resultado, muchas células de este sistema son genéticamente únicas. El Capítulo 49 explica cómo ocurre.

¿Cuál es el nivel de control más importante sobre la expresión genética?

Como señalaba el Capítulo 18, las células eucarióticas controlan la expresión de los genes a varios niveles diferentes. Un gen puede ser regulado dando paso o no a la transcripción, cortando y empalmando RNA mensajeros alternativamente, destruyendo selectivamente los RNA mensajeros, acelerando o ralentizando la traducción y activando o desactivando proteínas después de que hayan sido traducidas. Todos estos procesos ocurren durante el desarrollo. Pero, ¿cuál es el más importante?

La respuesta es el control de la transcripción. Para entender por qué, pregúntate si una célula muscular debería producir RNA mensajeros o proteínas que las células nerviosas necesitan específicamente. Si así fuera, también tendría que producir microRNA que discapacitaran a los RNA mensajeros de las células nerviosas o proteínas reguladoras que mantuvieran inactivadas las proteínas de las células nerviosas. Es mucho más lógico suponer que las células musculares transcriben solo genes que necesitan las células musculares. Esto es exactamente lo que los investigadores han descubierto. La transcripción es el nivel de control fundamental en la expresión genética diferencial durante el desarrollo. En eucariotas, la transcripción se controla principalmente mediante la presencia de **factores de transcripción reguladores** que influyen en la remodelación de la cromatina y que se unen a elementos promotores-proximales, activadores de la transcripción, silenciadores, u otros puntos de regulación en el DNA (véase el Capítulo 18).

Esto es de extrema importancia. Para entender la diferenciación, los investigadores han de entender cómo y por qué varían estos factores de transcripción entre las células.

Comprueba si lo has entendido

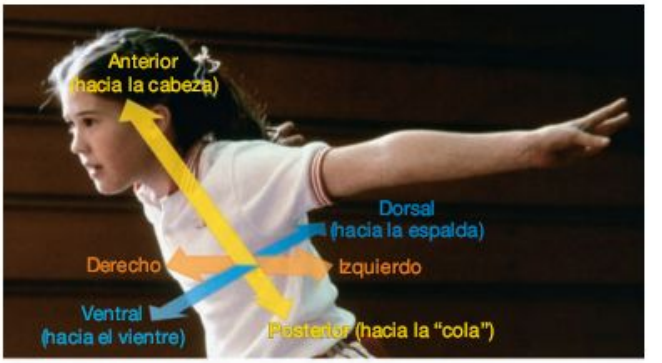
Si entiendes que...

- La diferenciación ocurre porque las células embrionarias expresan diferentes subconjuntos de genes, no porque contengan genes distintos.
- La expresión genética diferencial está predominantemente basada en el control de la transcripción.
- La esencia de la diferenciación es la producción de conjuntos diferentes de factores de transcripción.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar la evidencia de la equivalencia genética tanto en células vegetales como animales.
2) Explicar por qué es lógico observar que la diferencia clave entre distintas células en desarrollo son los factores de transcripción reguladores que contienen.

(a) Los tres ejes del cuerpo observados en humanos y en otros animales...



(b) ... se establecen desde el comienzo en los embriones (como este ratón).

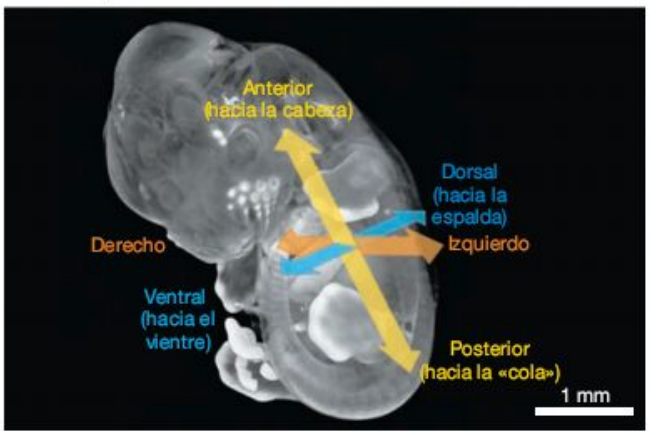


FIGURA 21.5 La mayoría de animales tiene tres ejes corporales principales.

21.3 ¿Qué desencadena la expresión genética diferencial?

Para entender el desarrollo, tienes que pensar como una célula. Supón que fueras uno de los cientos de miles de células de un embrión animal en desarrollo. Tu destino, esto es, si terminarás como parte de un brazo o un riñón y si te diferenciarás en una célula nerviosa o sanguínea, dependería de tu posición en cuatro dimensiones: tiempo (es decir, la fase de desarrollo que está teniendo lugar ahora) más las tres dimensiones espaciales de los ejes del organismo. La **Figura 21.5** ilustra estos tres ejes.

1. Un eje corre de la parte **anterior** (hacia la cabeza) a la **posterior** (hacia la cola).
2. Un eje corre de la parte **ventral** (hacia el vientre) a la **dorsal** (hacia la espalda).
3. Un eje corre de izquierda a derecha.

Las células «saben» cuándo están en el momento oportuno y en el lugar adecuado porque están constantemente interactuando mediante señales intercelulares. En efecto, gran parte del desarrollo se organiza a través de señales que las células envían y reciben. Estas señales activan los factores de

transcripción que activan y desactivan genes específicos. A medida que avanza el desarrollo, la serie de genes que se activa en fases sucesivas determina el destino de cada célula. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar (1) cómo una célula podría «saber» dónde está en relación con los tres ejes del cuerpo, y (2) cómo podría recibir la misma célula cierta información en fases tempranas del desarrollo y otra información más tarde.

Consideremos cómo funciona este proceso, comenzando con una de las primeras señales de desarrollo nunca descubiertas. Al analizar lo que ocurre a medida que se desarrolla un embrión de mosca de la fruta, hay que recordar algo muy importante: los principios que se descubrió que funcionan en el caso de las moscas de la fruta son aplicables a casi todos los organismos multicelulares estudiados hasta la fecha, desde la planta de la mostaza hasta los seres humanos.

Los reguladores maestros establecen los principales ejes corporales

Los biólogos hacen referencia a los acontecimientos que determinan la organización espacial de un embrión con el término **formación de patrones.** Si una molécula señala que una célula objetivo está en la cabeza del embrión, en su cola o en su parte dorsal o en la ventral, es que esa molécula está implicada en la formación de patrones. Parece ser que ciertas señales tempranas hacen de reguladores maestros que establecen los ejes generales anterior-posterior, dorsal-ventral e izquierdo-derecho de un embrión. Entonces, una red de genes activada mediante estos reguladores maestros envía señales con información más específica acerca de la ubicación de las células en el espacio. El proceso ocurre una y otra vez: a medida que avanza el desarrollo, llega una serie de señales y activa genes que especifican un control cada vez más preciso de lo que va a ser una célula.

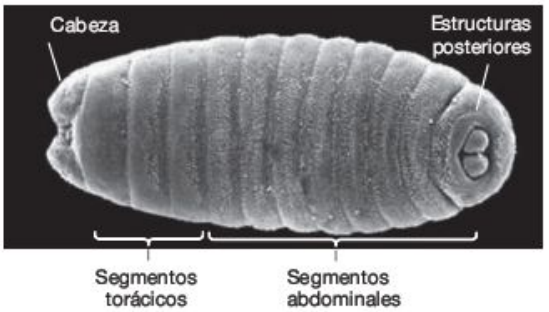
El descubrimiento del gen *bicoid* Se comenzó a comprender todo lo anterior a partir del trabajo realizado en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster,* la especie utilizada con tanta frecuencia en experimentación genética (véase el Capítulo 13). Gracias a que la mosca de la fruta produce gran número de descendientes rápidamente, los investigadores pudieron estudiar las poblaciones en laboratorios buscando los escasos embriones mutantes en los que la relación espacial normal entre las células se hubiera deteriorado. Una larva de *Drosophila* a la que le faltara la cabeza, por ejemplo, probablemente tendría una mutación en un gen de los que ayudan a conformar la cabeza. Dicho de otro modo, los biólogos adoptaron un enfoque genético para estudiar el desarrollo. Este enfoque ha resultado ser extraordinariamente productivo. Por ejemplo, los estudios sobre moscas de la fruta mutantes identificaron señales intercelulares que también dirigen el patrón de formación en ratones, humanos y otros animales.

El esfuerzo por diseccionar la formación de patrones en *Drosophila* comenzó en la década de 1970, cuando Christiane Nüsslein-Volhard y Eric Wieschaus expusieron moscas adultas a tratamientos que causan mutaciones y después examinaron los embriones o las larvas que descendían de estos individuos buscando defectos en su plan corporal. Tras muchos esfuerzos, Nüsslein-Volhard y Wieschaus pudieron identificar más de 100 genes que desempeñan un papel fundamental en la formación de patrones.

Una de las mutaciones más espectaculares que Nüsslein-Volhard y Wieschaus encontraron altera la disposición normal de segmentos en el embrión. Un **segmento** es una región distintiva del cuerpo de un animal que se repite a lo largo de su organismo. En los embriones de mosca, los segmentos se agrupan en tres amplias regiones: cabeza (anterior), tórax (media) y abdominal (posterior); estos segmentos se muestran en la **Figura 21.6a.** A los embriones que sufren esta mutación tan drástica les faltaban todos los segmentos y otras estructuras que normalmente se encontraban en el extremo anterior (**Figura 21.6b**), las cuales habían sido sustituidas por estructuras posteriores duplicadas. Por tanto, el gen responsable de este fenotipo recibió el nombre de *bicoid,* lo que quiere decir «con dos colas». Basándose en su fenotipo, Nüsslein-Volhard y Wieschaus sospecharon que el producto del gen *bicoid* debía proporcionar información posicional. La hipótesis fue que el gen *bicoid* codificaba una señal que informa a las células dónde están situadas a lo largo del eje anteroposterior.

Cuando hicieron que las moscas que portaban el alelo mutante *bicoid* se aparearan, Nüsslein-Volhard y Wieschaus descubrieron que el alelo mutante era autosómico recesivo. Lo que es más importante, encontraron un patrón interesante en la heren-

(a) Un embrión normal de mosca de la fruta.



(b) Un mutante *bicoid*.

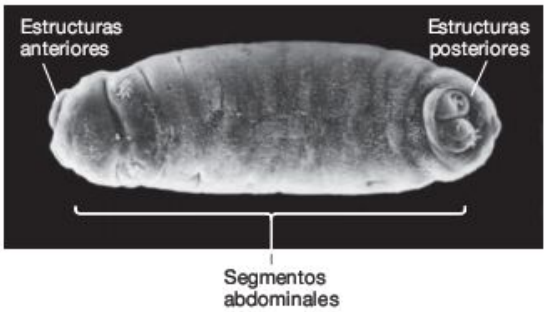


FIGURA 21.6 Los mutantes de formación de patrones tienen cuerpos deformes.
(a) Los embriones normales tienen cabeza, tórax y regiones abdominales distintivas. **(b)** En los mutantes *bicoid,* los embriones carecen de cabeza o segmentos torácicos. En su lugar, tienen la región más posterior duplicada, haciendo que tengan «dos colas».

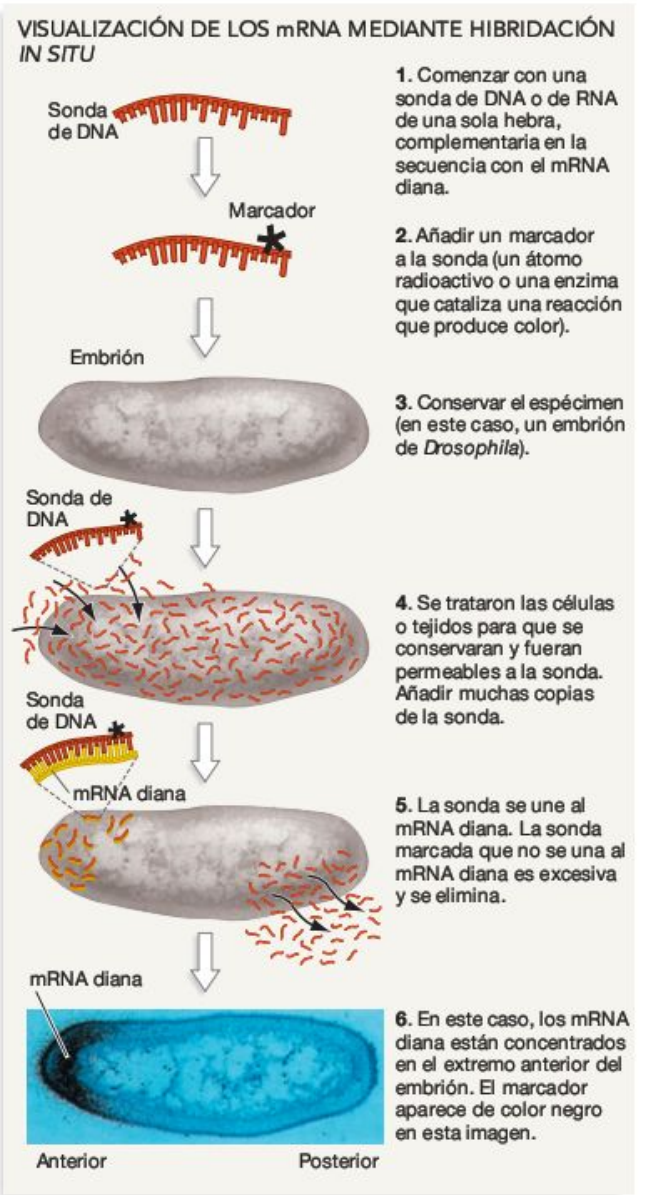


FIGURA 21.7 La hibridación *in situ* permite a los investigadores localizar con exactitud un mRNA específico. La microfotografía del último paso muestra la localización de mRNA desde el gen *bicoid* en un huevo de mosca de la fruta.

PREGUNTA La hibridación *in situ* se suele utilizar para identificar células que expresan un gen particular. ¿Por qué este método es válido?

cia y la expresión de este gen. Supón que *b* representa el alelo mutante *bicoid*. Los investigadores descubrieron que algunos descendientes *bb* eran normales, aunque tuvieran dos copias del alelo defectuoso. Por el contrario, la apariencia de todas las madres que tenían el genotipo *bb* era normal, pero toda su descendencia era deforme. Para interpretar esto, Nüsslein-Volhard y Wieschaus formularon la hipótesis de que el gen *bicoid* no se expresa en los embriones, sino en las madres, cuando se están formando los huevos. Las madres *bb* no añadieron ningún producto *bicoid* normal a sus huevos, con lo que su descendencia no se desarrolló con normalidad. Esto significaba que el mRNA *bicoid* o la proteína tenía que estar presente en los huevos. Nüsslein-Volhard y Wieschaus pensaron que habían encontrado un regulador maestro que las madres cargaban en sus huevos.

¿Dónde se encuentra el producto del gen *bicoid*? Para determinar cómo funciona el producto del gen *bicoid* de dotación materna, Nüsslein-Volhard y su equipo clonaron y secuenciaron el gen usando técnicas comentadas en el Capítulo 19. Después emplearon la **hibridación *in situ*** para localizar los RNA mensajeros *bicoid* en los embriones. Como muestra la **Figura 21.7,** los investigadores realizan una hibridación *in situ* añadiendo un marcador a las copias de las moléculas de RNA o DNA de una sola hebra que son complementarias en la secuencia al mRNA que quieren encontrar. En este caso, las sondas se designaron para unirse al mRNA *bicoid* dentro del embrión, marcando la situación de los RNA mensajeros.

La hibridación *in situ* es importante en biología del desarrollo porque permite determinar dónde y cuándo se expresan los genes específicos y visualizar cómo varía la expresión genética entre las células en el espacio. Gracias a realizarla con embriones de distintas edades, también se puede realizar un seguimiento de cómo la expresión genética cambia con el tiempo. La expresión genética diferencial es la esencia del desarrollo y la hibridación *in situ* una forma importante de documentarla.

Cuando el grupo de Nüsslein-Volhard trató los huevos y los embriones tempranos con copias marcadas de una sonda que se unió al RNA *bicoid,* descubrió que el mRNA está muy localizado en el extremo anterior (véase el paso 6 de la Figura 21.7). Su tarea siguiente fue determinar dónde y cuándo se produce la proteína Bicoid. Para ello, produjeron proteína Bicoid a partir de DNA *bicoid* (paso 1 en la **Figura 21.8**) y generaron anticuerpos que se unen específicamente a la proteína Bicoid (paso 2). Recuerda que los anticuerpos son proteínas que se unen a segmentos específicos de una molécula. Añadieron un compuesto fluorescente a los anticuerpos Bicoid para marcar la posición de la proteína Bicoid en embriones (paso 3). Estos experimentos indicaron que la proteína Bicoid se produjo a partir de RNA mensajeros situados en el extremo anterior. Después, la proteína se difundió desde el extremo anterior del embrión. Como muestra la fotografía de los «Resultados» en la Figura 21.8, se produce un gradiente de concentración considerable: la proteína es abundante en el extremo anterior pero desciende progresivamente a concentraciones más bajas en el extremo posterior.

Para reunir estas observaciones, Nüsslein-Volhard y sus colaboradores formularon la hipótesis de que las altas concentraciones de proteína Bicoid ocasionaban la formación de estructuras anteriores como la cabeza, con concentraciones progresivamente menores dando lugar a segmentos torácicos y a los primeros segmentos abdominales. Por el contrario, la ausencia de Bicoid contribuía a la formación de estructuras posteriores. Esta hipótesis proporcionó una explicación a los mutantes *bicoid* originales que los investigadores habían observado. Las larvas que carecían de mRNA *bicoid* tenían estructuras posteriores en su extremo anterior.

¿Cómo funciona la proteína *Bicoid*? Los estudios de secuenciación del DNA proporcionaron una importante visión acerca de cómo la proteína Bicoid actúa como regulador maestro. El gen *bicoid* contiene secuencias típicas de los fac-

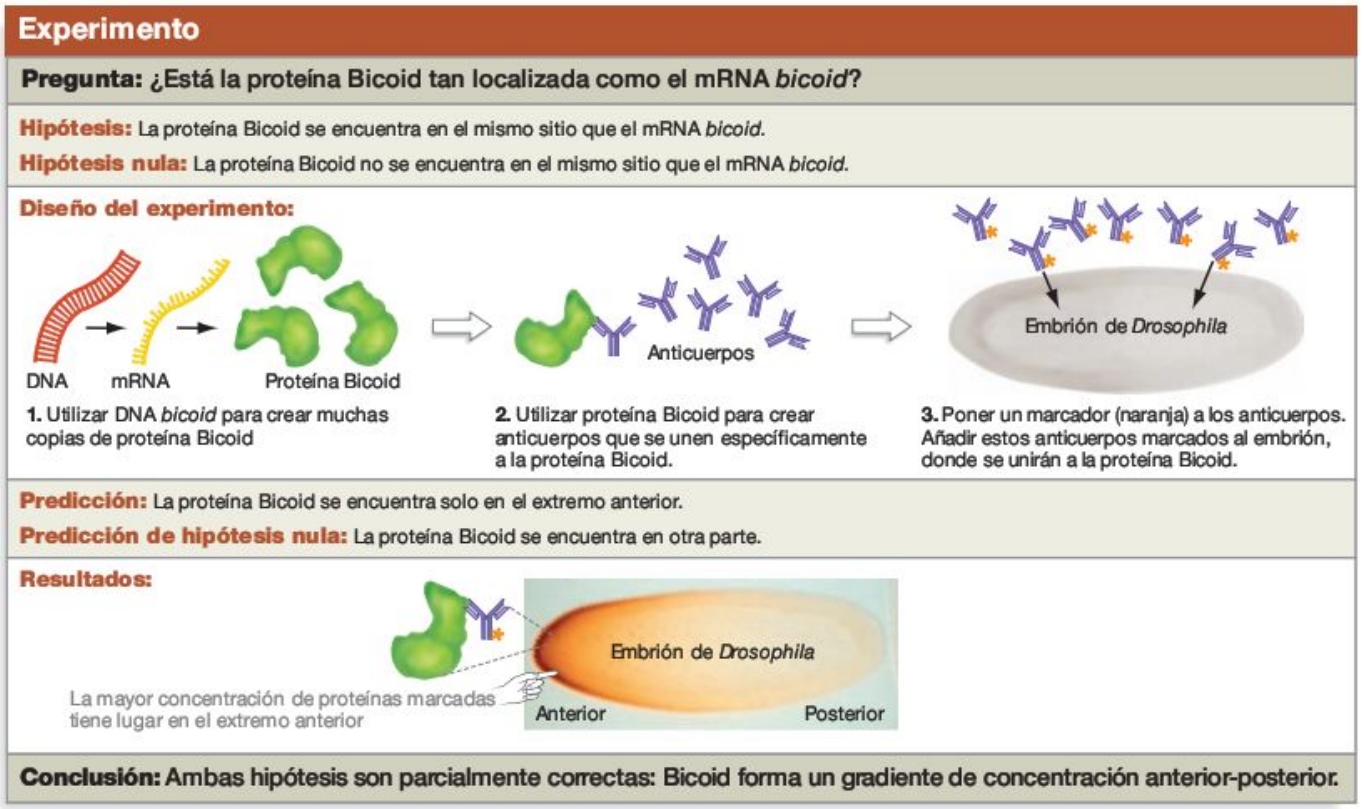


FIGURA 21.8 El mRNA *bicoid* se localiza y la proteína Bicoid forma un gradiente de concentración. La proteína Bicoid forma un gradiente de concentración anterior-posterior.

tores de transcripción reguladores (véase el Capítulo 18). Basándose en esta observación, los biólogos formularon la hipótesis de que la proteína Bicoid debe introducir núcleos, unirse a sitios de regulación en el DNA y cambiar la expresión de los genes específicos (**Figura 21.9**). El trabajo de seguimiento mostró que Bicoid activa a los genes responsables de la formación de estructuras anteriores.

Para resumir, la proteína Bicoid es un regulador maestro. Como está presente en un gradiente de concentración, proporciona información a las células acerca de su posición a lo largo del eje anteroposterior. Otras señales iniciales se encuentran en gradientes de concentración que informan a las células de dónde se encuentran a lo largo de los ejes izquierdo-derecho y dorsal-ventral. Gracias a esta información, las células tienen un sentido general de dónde están en una fase temprana del desarrollo. A medida que continúa la división celular y el embrión crece y cambia, ¿cómo consiguen los descendientes de estas células información más específica acerca de dónde están y en lo que deben convertirse?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Early Pattern Formation in *Drosophila*

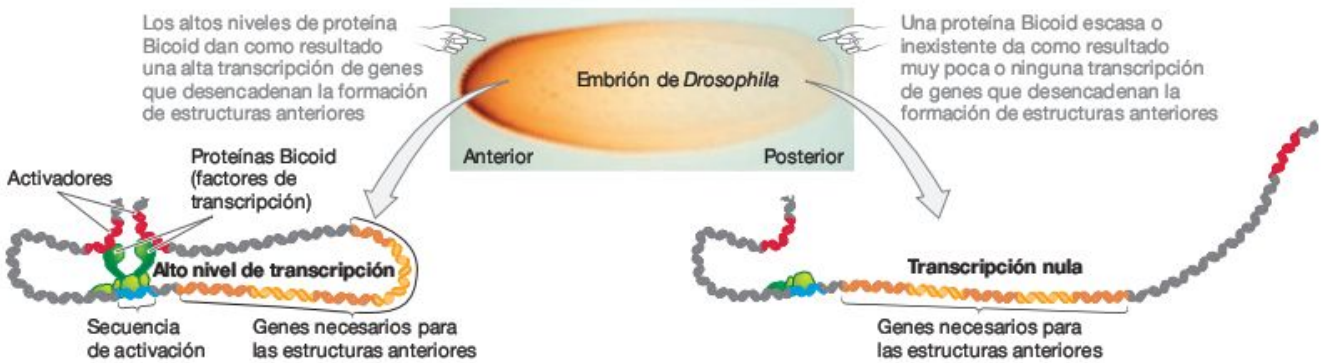


FIGURA 21.9 La expresión genética diferencial está basada en la presencia o ausencia de factores de transcripción reguladores. La proteína Bicoid es un factor de transcripción regulador. Se une al DNA y desencadena la expresión de genes específicos, los implicados en la formación de las estructuras anteriores. Como Bicoid está presente en un gradiente, los distintos genes están expresados en la parte anterior del embrión frente a la posterior.

Los genes reguladores proporcionan una información posicional cada vez más específica

El trabajo inicial sobre *bicoid* ilustró la importancia de las señales intercelulares y las interacciones como tema general en el desarrollo de animales y plantas. El trabajo de seguimiento desempeñó un papel decisivo en atraer la atención sobre un segundo principio fundamental del desarrollo, común tanto para plantas como para animales: la diferenciación es un proceso progresivo que tiene lugar paso a paso.

Junto a los «monstruos de dos colas» a los que llamaron mutantes *bicoid*, Nüsslein-Volhard y Wieschaus descubrieron una serie de embriones que tenían patrones anterior y posterior pero defectos en cómo sus segmentos corporales se organizaban más tarde en el desarrollo. Estos mutantes tenían **genes de segmentación** defectuosos.

Los defectos en estos genes aparecieron más tarde en el desarrollo de embriones de mosca porque los genes actúan más allá de *bicoid*, es decir, más tarde en la secuencia de desarrollo. La investigación sobre las relaciones entre estos genes ayudó a descubrir uno de los grandes principios generales del desarrollo: los genes reguladores actúan en una secuencia que proporciona progresivamente una información detallada sobre dónde están las células en el tiempo y el espacio. Una señal lleva a otra y las señales interactúan con otras señales para comunicar a las células cómo se tienen que diferenciar. Este es otro caso en el que un trabajo minucioso sobre las moscas de la fruta estableció principios que también son aplicables a otros organismos. Echemos un vistazo con más detalle.

¿Qué es lo que hacen los genes de segmentación?

Los primeros investigadores que identificaron los genes de segmentación se dieron cuenta de que están expresados en secuencia. Las secuencias llamadas genes *gap* se expresan primero. Los experimentos de tinción de las proteínas de los genes *gap* con anticuerpos mostraron que los genes se expresan en amplias regiones a lo largo del eje cabeza-cola (**Figura 21.10a**), sugiriendo que definen la posición general de los segmentos en la parte anterior, media o posterior del cuerpo. Los genes *pair-rule* (también llamados genes de la norma par) son los que se expresan a continuación. Los experimentos de hibridación *in situ* mostraron que sus RNA mensajeros se sitúan en bandas alternas (**Figura 21.10b**). Este patrón de expresión sugiere que los genes *pair-rule* demarcan los límites de los segmentos individuales dentro de cada región general. Los genes de polaridad de segmento son los que se expresan después, en bandas más restringidas (**Figura 21.10c**). Este patrón implica que conforman límites dentro de los segmentos individuales.

La observación general es que los genes *gap*, *pair-rule* y de polaridad de segmento se expresan por orden y en regiones cada vez más restringidas. Así, el eje anteroposterior establecido por la señal Bicoid se divide progresivamente en lo que se torna un organismo segmentado.

Estos datos también sugerían que los genes de segmentación podrían interactuar directamente. En concreto, los investigadores formularon la hipótesis de que los genes *gap* podían activar la transcripción de los genes *pair-rule* que, a su vez, podían desencadenar la expresión de otros genes *pair-rule* y de los genes de polaridad de segmento.

Aunque continúa la investigación sobre las interacciones entre los productos de los genes de segmentación, ya se ha realizado un enorme progreso. Uno de los descubrimientos clave más tempranos fue que la proteína Bicoid activa directamente la transcripción de un gen *gap*. Este gen *gap* no se expresa hasta que la proteína Bicoid se una a sus secuencias reguladoras de DNA. Como resultado, la proteína y el mRNA del gen *gap* se encuentran en grandes concentraciones en la parte anterior del embrión, donde la proteína Bicoid es abundante.

Los trabajos posteriores mostraron que estos y otros genes *gap* codifican los factores de transcripción que regulan la expresión de los genes *pair-rule*. El producto de cada gen *gap* regula la producción de un conjunto definido de proteínas *pair-rule*. Además, varios de los productos de los genes *gap* regulan la expresión de otros genes *gap* o incluso su propia expresión. Los genes *pair-rule* activados mediante los genes *gap* también codifican los factores de transcripción reguladores y algunos de los genes a los que regulan son genes de polaridad de segmento. De

FIGURA 21.10 Una serie de genes demarca los segmentos del cuerpo de la mosca de la fruta. La hibridación *in situ* o la tinción con anticuerpos muestran la localización de los productos de los genes de segmentación en embriones de la mosca de la fruta. Los embriones en **(a)** y **(b)** se tiñeron para dos productos diferentes de genes. El embrión en **(c)** se tiñó para un producto de gen.

PREGUNTA De (a) a (c) estas fotografías muestran embriones en fases progresivamente más tardías del desarrollo. ¿Por qué es lógica la secuencia?

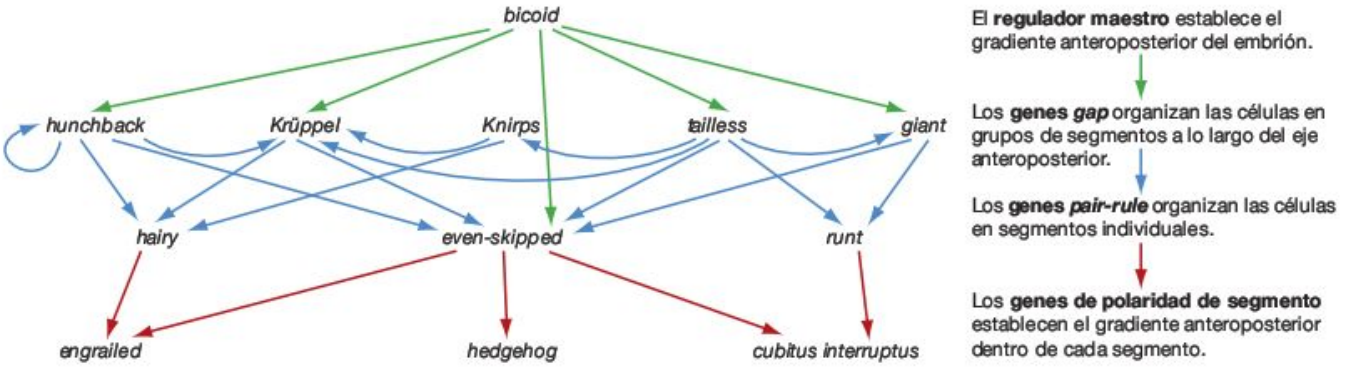


FIGURA 21.11 Los genes de segmentación se regulan unos a otros. Las flechas indican un pequeño subconjunto de las interacciones conocidas entre los genes de segmentación y sus productos. En cada caso, el resultado depende de la concentración de cada proteína implicada. En realidad, hasta ahora se han descrito 9 genes *gap*, 8 genes *pair-rule* y 9 genes de polaridad de segmento. Las interacciones entre todos sus productos están siendo estudiadas en la actualidad. Es importante darse cuenta de que se establecen redes análogas a lo largo de los ejes dorsal-ventral e izquierdo-derecho de un embrión.

este modo, el destino de las células a lo largo del eje anteroposterior del embrión se determina por un proceso gradual.

Los genes reguladores forman cascadas y están en red

Como muestra la **Figura 21.11,** las interacciones entre *bicoid* y los genes de segmentación se pueden describir como una jerarquía denominada **cascada de regulación.** Cada uno de los genes *bicoid*, de los genes *gap*, de los genes *pair-rule* y de los genes de polaridad de segmento define un nivel de la cascada, que se desencadena gracias a la concentración inicial de proteína Bicoid y es modificada más tarde por otras señales. Por ejemplo, algunos de los genes de polaridad de segmento codifican para proteínas secretadas por la célula. Estas proteínas se unen a los receptores de las células cercanas, que modifican la expresión de sus genes como respuesta.

Para ilustrar cómo funciona una cascada de regulación, considera que una célula está situada en un extremo del embrión de mosca. Al principio del desarrollo, la proteína Bicoid que se une a su DNA hace de señal cuyo significado es: «estás en el extremo anterior». Como respuesta, la célula empieza a expresar solo los genes que están expresados en las células anteriores. Sus descendientes hacen lo mismo. Más tarde, el producto de un gen *gap* indica «eres parte de los segmentos anteriores», desencadenando otros cambios en la transcripción. Posteriormente, los productos de los genes *pair-rule* y de polaridad de segmento envían señales que especifican «aquí está el límite del segmento de la cabeza y aquí está el límite de su parte anterior». Paso a paso, los descendientes de la célula obtienen información cada vez más específica sobre dónde se encuentran. Como respuesta, se ven comprometidos progresivamente a convertirse en células del cerebro u otros componentes del segmento de la cabeza. Si entiendes la relación entre las cascadas de regulación y la segmentación, deberías ser capaz de describir la secuencia de acontecimientos que tiene lugar en una célula en la parte posterior de un embrión de mosca, donde se expresa una proteína reguladora diferente, análoga a Bicoid.

Todo el ámbito de las interacciones que ocurren en esta y otras cascadas de regulación es maravillosamente complejo y sigue siendo estudiado. Pero algunos mensajes generales están claros y se pueden aplicar al maíz, a los ratones y a otros eucariotas igual que se aplican a las moscas:

- La expresión genética diferencial resulta de cascadas de regulación que comienzan muy temprano en el desarrollo: los reguladores maestros desencadenan la producción de otras señales reguladoras y de factores de transcripción que, a su vez, desencadenan la producción de otro conjunto de señales y proteínas reguladoras, etc.
- Como la identidad y la concentración de señales y factores de transcripción varía a lo largo de los tres ejes principales del cuerpo, las células de diferentes ubicaciones reciben una información posicional única.
- Cada nivel de una cascada de regulación proporciona información más específica acerca de dónde se encuentra una célula.
- A medida que las cascadas de regulación avanzan con el tiempo, el destino de una célula se determina de una manera cada vez más precisa.

Genes homeóticos: ¿qué son y dónde se colocan?

Una vez que los genes *gap*, los genes *pair-rule* y los genes de polaridad de segmento han establecido la identidad de cada segmento a lo largo del eje anteroposterior de un embrión de mosca, la cascada de regulación continúa con la activación de los **genes homeóticos.** Los genes de segmentación establecen los límites de cada segmento y los genes homeóticos identifican qué segmento es cada uno. En concreto, los genes homeóticos desencadenan el desarrollo de estructuras apropiadas para cada tipo de segmento, como las antenas, las alas o las patas.

Estos genes fueron descubiertos cuando los investigadores encontraron moscas de la fruta adultas que tenían partes del cuerpo en sitios incorrectos. Por ejemplo, una serie de mutaciones homeóticas puede transformar el segmento torácico número 3 de las moscas en el segmento torácico número 2. En lugar de llevar el par de pequeños apéndices de estabilización llamados balancines (o halterios) que se suelen encontrar en el segmento torácico 3, el segmento transformado lleva un par de alas. La mosca mutante tiene, por tanto, cuatro alas en vez

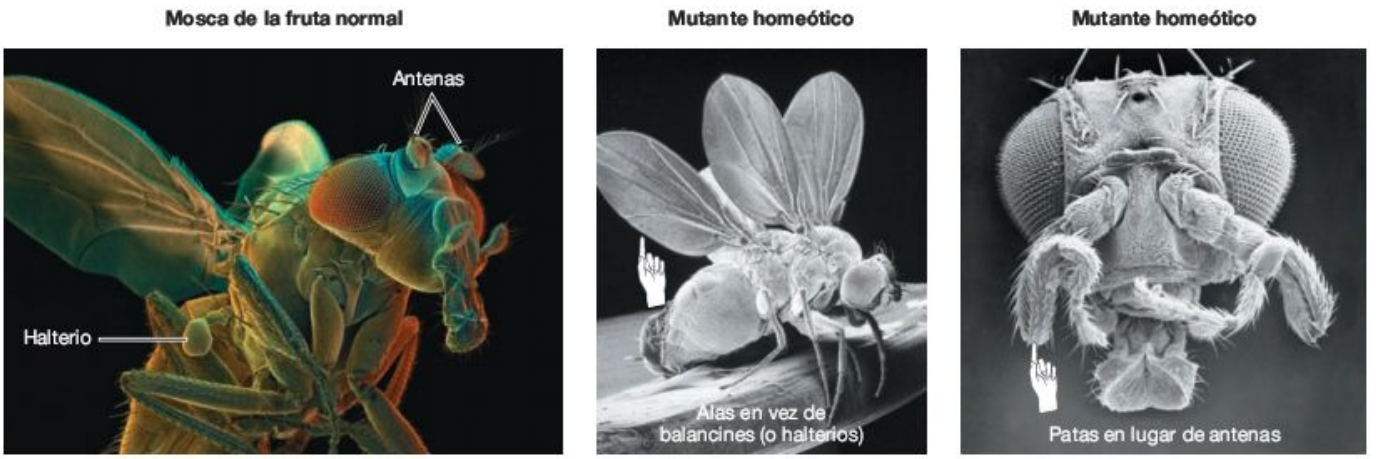


FIGURA 21.12 Los mutantes homeóticos de *Drosophila* tienen estructuras en sitios incorrectos. Entre las mutaciones homeóticas más espectaculares de moscas de la fruta se hallan individuos a los que les crecen alas donde debería haber unos pequeños apéndices de estabilización llamados halterios, o bien patas donde deberían tener las antenas.

de dos (**Figura 21.12**). Este tipo de sustitución de una estructura por otra recibe el nombre de **homeosis.** Esta tiene lugar cuando las células obtienen una información incorrecta acerca de su situación en el organismo.

Los estudios realizados durante las décadas de 1970 y 1980 identificaron inicialmente ocho genes en el genoma de *Drosophila* que ocasionaban homeosis cuando eran defectuosos.

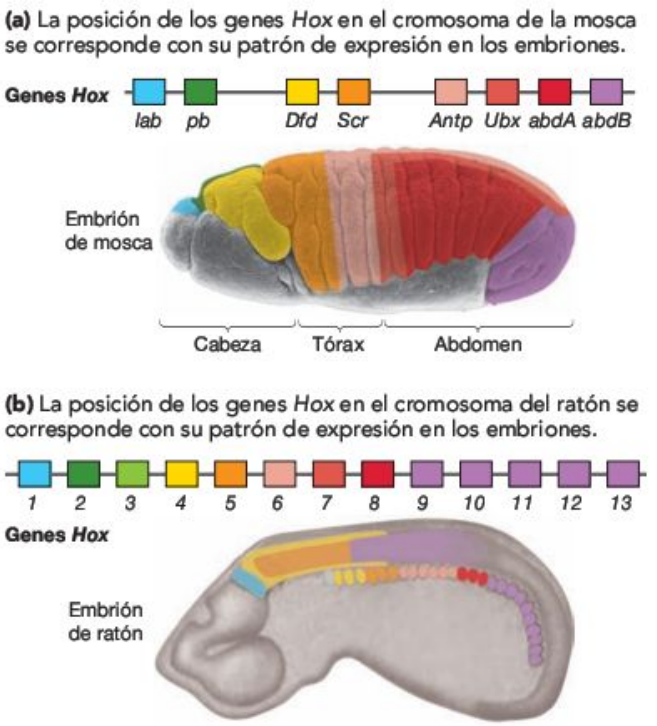


FIGURA 21.13 Organización y expresión de los genes *Hox*.

PREGUNTA Supón que alguien afirmara que la expresión anteroposterior de los genes *Hox* en un embrión de ratón se corresponde con sus posiciones a lo largo del cromosoma, así como con la expresión de los genes homólogos en las moscas. ¿Estos datos apoyan estas afirmaciones o las contradicen?

Como muestra la **Figura 21.13a,** los ocho genes se encuentran en dos grupos del mismo cromosoma. Juntos, estos ocho genes recibieron la denominación de complejo homeótico o **genes *Hox*.** Una vez que se establecen los segmentos corporales en un embrión de *Drosophila*, los genes *Hox* se expresan en un patrón distintivo a lo largo del eje anteroposterior. Estos genes codifican para los factores de transcripción que desencadenan la producción de las estructuras concretas de cada segmento. Los trabajos posteriores revelaron que no todos los genes *Hox* causan homeosis cuando son defectuosos.

Aunque fue emocionante establecer que los genes homeóticos forman el vínculo siguiente en la cascada de regulación responsable de la formación de una mosca de la fruta, el motivo por el que se han convertido en uno de los grupos de genes más estudiados en la biología del desarrollo es que ayudaron a esclarecer varios principios clave adicionales del desarrollo.

Las señales intercelulares y los genes reguladores se han conservado evolutivamente

Tras el descubrimiento de los genes homeóticos en la mosca de la fruta, los investigadores empezaron a buscar genes similares en otros animales. Los resultados han sido espectaculares. Se han descubierto grupos de genes *Hox* casi en cada animal examinado hasta la fecha, incluyendo ranas, crustáceos (cangrejos y similares), aves, gusanos, ratones y humanos. Aunque el número de genes *Hox* varía mucho entre especies, su organización cromosómica es parecida a la de los genes homeóticos de la mosca que se muestran en la Figura 21.13a.

Los estudios recientes sobre genes *Hox* han revelado que se expresan a lo largo del eje cabeza-cola del embrión de ratón en la misma secuencia que en las moscas de la fruta (**Figura 21.13b**). Además, los experimentos han demostrado que cuando los genes *Hox* de los ratones se alteran por mutación, hay defectos en la formación de patrones. Basándose en estos datos, los biólogos concluyen que en moscas, ratones, humanos y la mayoría de animales, los genes *Hox* desempeñan un papel clave en la identificación de la posición de las células a lo largo del eje cabeza-cola del cuerpo. Esta conclusión se respaldó

cuando los investigadores del laboratorio de William McGinnis introdujeron el gen *Hoxb6* de ratón en los huevos de mosca de la fruta, el cual tiene una estructura y una secuencia similares al gen *Antp* de la mosca. Debido a que se introdujo sin sus secuencias reguladoras normales, el gen *Hoxb6* se expresó en los embriones tratados de mosca. Las larvas resultantes tenían defectos idénticos a los observados en mutantes naturales de mosca, en los que el gen *Antp* se expresa por error en el embrión. El resultado fue sorprendente: el alelo de un ratón afectó el desarrollo de una mosca e imitó el efecto de un alelo concreto de mosca.

Los biólogos formularon la hipótesis de que los genes de los complejos *Hox* de animales son homólogos, es decir, que son similares porque descienden de genes de un ancestro común. Si esta hipótesis es correcta, significa que los primeros genes *Hox* surgieron antes del origen de los animales. Durante los mil millones de años pasados, los productos de los genes *Hox* han estado ayudando a dirigir el desarrollo de los animales.

Los genes *Hox* no son un ejemplo aislado de señales o proteínas reguladoras que dirigen el desarrollo y se han conservado evolutivamente. Un gen estudiado a fondo llamado *Pax* tiene una estructura y una función similares en muchos animales; está implicado en la formación de los ojos en especies tan diversas como las moscas de la fruta y los seres humanos. Igualmente, se han encontrado homólogos de ciertos genes de polaridad de segmentos en gran variedad de animales, donde realizan funciones parecidas de señalización intercelular durante el desarrollo.

El mensaje de estos estudios es que al menos algunos de estos mecanismos moleculares de formación de patrones se han conservado muy bien durante la evolución animal. El descubrimiento de estos mecanismos compartidos es uno de los resultados más significativos que han surgido a partir del estudio del desarrollo animal hasta la actualidad. Aunque los organismos animales son muy diversos en forma y tamaño, los mecanismos responsables de su desarrollo son similares. Lo que varía entre las especies no son los genes presentes, sino cuándo, dónde y en qué cantidad se expresan los genes parecidos.

Las vías comunes de señalización se utilizan en muchos contextos

La observación de que los factores de transcripción reguladores y las señales más importantes se conservan a lo largo de la evolución se ha convertido en un principio general del desarrollo de animales y plantas. Pero una observación derivada de lo anterior también se considera un principio general: durante el desarrollo, se utilizan los mismos factores de transcripción reguladores y las mismas señales intercelulares en varios contextos. Las proteínas reguladoras y las señales no solo se conservan, sino que también se reutilizan. Por ejemplo, los genes *Hox* están implicados en el desarrollo de una serie de estructuras animales, incluyendo apéndices como tus brazos y piernas, además de su papel en la definición del eje anteroposterior del cuerpo animal. Pero el ejemplo más espectacular de este fenómeno pueden ser los genes *wingless*, abreviados *Wnt*.

En humanos y otros mamíferos, el genoma contiene una familia de 15 genes *Wnt*. Cada uno de ellos codifica para proteínas responsables de las señales intercelulares durante el desarrollo. En concreto, están implicados en la cascada de regulación que ayuda a establecer el eje anteroposterior en el embrión, de forma parecida a como hacen los genes *Wnt* en la mosca de la fruta. Pero, además, las señales de los genes *Wnt* en mamíferos están implicadas en la formación de los músculos de la espalda, la región media del cerebro, las extremidades, las gónadas (testículos u ovarios), los folículos pilosos, partes del intestino y estructuras dentro de los riñones, entre otros. Para entenderlo, los biólogos dicen que los organismos multicelulares tienen una caja de herramientas de señales comunes, vías de transducción de señales y proteínas reguladoras que se utilizan durante el desarrollo. Esta caja de herramientas puede dirigir el desarrollo de estructuras totalmente diferentes porque sus herramientas se despliegan en momentos diferentes y en ubicaciones distintas.

Para crear una analogía humana para este principio, pensemos en una señal llamada «pellizco». Cuando eras pequeño, que tu abuela te diera un pellizco en la mejilla significaba algo distinto a si te lo daba tu madre en la oreja o un hermano en el brazo. El significado cambia si te lo da un amigo ahora que eres mayor. En la comunicación y el desarrollo humanos, el contexto en el que una señal se envía y se recibe, dónde se recibe, en qué momento y con qué intensidad, es fundamental.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las señales intercelulares desencadenan la producción de conjuntos específicos de factores de transcripción que cambian la expresión genética en las células receptoras.
- Las células diferentes expresan genes diferentes porque reciben distintas series de señales y producen distintos conjuntos de factores de transcripción como respuesta.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué el gradiente de proteína Bicoid facilita información acerca de dónde se encuentran las células a lo largo del eje anteroposterior de un embrión de mosca.
2) Describir cómo la cascada de factores de transcripción desencadenada por Bicoid motiva la diferenciación gradual de segmentos a lo largo del eje anteroposterior de un embrión de mosca.

21.4 Por debajo de los cambios en las vías de desarrollo subyacen cambios evolutivos

Para que se desarrolle un embrión, las células tienen que proliferar, moverse, diferenciarse e interactuar. La expresión genética diferencial es lo que causa la diferenciación como resultado de señales que informan a las células de dónde están tanto en tiempo como en espacio, y que desencadenan una compleja cascada de factores de transcripción que interactúan entre ellos.

Si cualquiera de estos procesos se ve perturbado, puede que el embrión muera. Pero si solo se modifica de una forma muy ligera, la estructura afectada probablemente tendrá otro tamaño, forma o actividad. Como consecuencia, el embrión desarrollará nuevas características y el adulto tendrá un fenotipo nuevo.

Una vez que los biólogos empezaron a descifrar las señales y las cascadas reguladoras de las que se ha hablado con

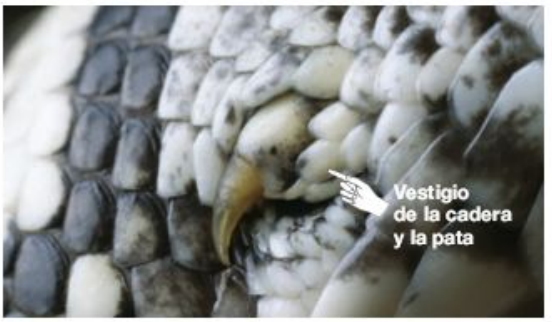


FIGURA 21.14 Algunas serpientes tienen miembros traseros rudimentarios. Esta garra, de una pitón sudafricana, está unida a un fémur y una cadera rudimentarios.

anterioridad en este capítulo, se dieron cuenta de que los cambios genéticos que alteran estos procesos de desarrollo deben constituir los cimientos del cambio evolutivo. Por ejemplo, el aumento del tamaño del cuerpo que ha tenido lugar durante la evolución humana debe haber sido el resultado de mutaciones que alteraron las señales, las secuencias reguladoras en el DNA o los factores de transcripción implicados en la cantidad y el momento de la proliferación celular en todo el organismo.

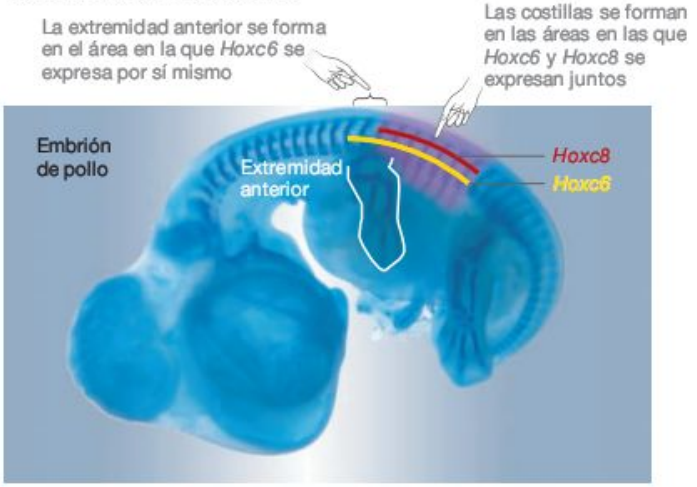
Un campo de investigación denominado evolución y desarrollo, o **evo-devo,** se centra en comprender cómo los cambios en los genes importantes para el desarrollo han ocasionado la evolución de nuevos fenotipos como las extremidades de los tetrápodos (anfibios, reptiles, mamíferos) y artrópodos (cangrejos, insectos, milpiés). Como muestra de cómo se realiza este trabajo, se considera un ejemplo de *pérdida* de extremidades.

Una serie de análisis ha demostrado que las serpientes son claramente tetrápodos y que pertenecen a la familia de los lagartos. Aunque algunas no desarrollan ningún tipo de extremidad anterior o posterior, las boas y las pitones poseen minúsculos huesos pélvicos (caderas) y un fémur rudimentario (fémur) con su garra, como muestra la **Figura 21.14.** Sin embargo, los ancestros de todas las serpientes tenían cuatro patas funcionales junto con sus pies y sus dedos de los pies. ¿Cómo perdieron las serpientes sus extremidades? ¿Qué cambios en el desarrollo fueron los responsables de esta evolución tan espectacular?

Los biólogos han sido capaces de contestar a esta pregunta porque las señales intercelulares y las cascadas reguladoras implicadas en el desarrollo del miembro tetrápodo son razonablemente conocidas. Por ejemplo, los investigadores sabían que dos genes *Hox*, *Hoxc6* y *Hoxc8* se expresan juntos en las vértebras que forman las costillas, pero que *Hoxc6* se expresa sin *Hoxc8* en la región que da lugar a las extremidades anteriores (**Figura 21.15a**). En las serpientes, sin embargo, descubrieron que *Hoxc6* y *Hoxc8* se expresan juntos en la parte del tronco en la que se deberían formar las extremidades anteriores (**Figura 21.15b**). Estos datos sugieren que un cambio en la regulación de *Hoxc8*, concretamente donde se expresa el gen, llevó a la pérdida evolutiva de la extremidad anterior. Por el contrario, la pérdida de la extremidad posterior parece que se debe a defectos en una molécula de señalización codificada por un gen denominado *Sonic hedgehog*. Este gen es homólogo al gen *hedgehog* de la mosca de la fruta, del que se ha hablado en la Sección 21.3. En serpientes, la pérdida de la extremidad posterior se debe a un cambio genético en parte de la cascada de señalización que establece el eje anteroposterior.

En ambos casos, los biólogos pueden apuntar a alteraciones en un factor de transcripción específico o en una señal intercelular concreta que explica un cambio evolutivo importante. Los cambios en una cascada de regulación motivaron cambios en el cuerpo adulto de un ancestro parecido a un lagarto. Desde entonces, las serpientes han carecido de patas.

(a) Patrón de la expresión genética en tetrápodos con extremidades anteriores.



(b) Patrón de la expresión genética en serpientes (sin extremidades anteriores).

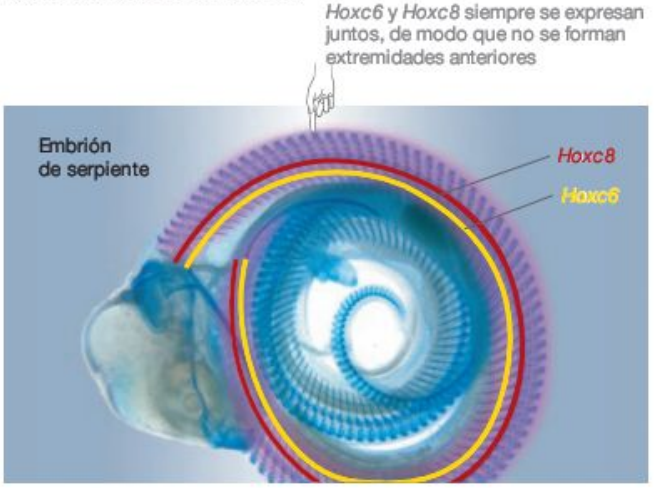


FIGURA 21.15 Los cambios en la expresión genética homeótica motivaron la pérdida de las extremidades en las serpientes. *Hoxc6* y *Hoxc8* codifican para factores de transcripción. Si ambos factores de transcripción están presentes en una población de células a lo largo del eje anteroposterior de un tetrápodo, se activan los genes que motivan la formación de las vértebras y las costillas. Pero si solo *Hoxc6* está presente, entonces se activan los genes que motivan la formación de las extremidades anteriores. Los patrones opuestos de expresión genética son responsables **(a)** del desarrollo de extremidades anteriores en la mayoría de los tetrápodos y **(b)** de la falta de extremidades anteriores en serpientes.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

A medida que se desarrolla un embrión, las células tienen que moverse o expandirse de una manera dirigida, especializarse e interactuar con otras células.

El desarrollo está compuesto por cuatro procesos esenciales: (1) Las células tienen que crecer y dividirse de una manera regulada a medida que el cuerpo se desarrolla y algunas células han de pasar por la muerte celular programada. (2) En animales, masas de células se mueven de un modo coordinado en el desarrollo temprano; más tarde, pequeñas poblaciones de células se dirigen a lugares específicos en el organismo. Las células vegetales no se mueven, pero el desarrollo normal depende de un control preciso del plano de división celular y la expansión dirigida de las células. (3) Las células pasan por un proceso paso a paso que conduce a la diferenciación o a la producción de un tipo especializado de célula. (4) Las señales intercelulares proporcionan un flujo constante de información acerca de dónde están las células en el tiempo y en el espacio.

Deberías ser capaz de predecir cómo el desarrollo de una plántula de roble se vería afectada por un fármaco que (1) reduce la tasa de división celular a la mitad, o (2) impide que las células se expandan después de la mitosis, o (3) obstruye el primer paso en la secuencia que induce la formación de flores o (4) bloquea la señal que establece el eje brote-raíz.

Las células se especializan porque expresan genes diferentes, no porque contengan genes diferentes.

En animales y plantas, las células se diferencian debido a la expresión genética diferencial, no a la pérdida diferencial de genes. Las células de varios tipos se especializan porque contienen factores de transcripción que activan ciertos genes y no otros. La diferenciación ocurre de una manera gradual porque las señales intercelulares desencadenan una cascada de efectos que motivan que ciertos factores de transcripción estén presentes en la célula todo el tiempo.

Deberías ser capaz de explicar por qué la estructura de la cromatina en una célula muscular es diferente de la estructura de la cromatina en una célula nerviosa.

Las células interaccionan continuamente durante el desarrollo mediante señales intercelulares.

Las células «saben» dónde se encuentran en el organismo y cuánto ha progresado el desarrollo porque producen y reciben una continua corriente de señales. Estas moléculas de señalización funcionan mediante vías de transducción de señales que alteran la expresión genética, principalmente la transcripción. Las células comienzan expresando un conjunto característico de proteínas y se diferencian porque reciben un conjunto característico de señales.

Deberías ser capaz de explicar por qué el desarrollo está basado en el control de la transcripción más que en el procesamiento del RNA, la estabilidad del RNA, la traducción o la modificación de las proteínas.

Las señales tempranas desencadenan una cascada de efectos, incluyendo la producción de factores de transcripción y otras señales. Las interacciones entre esas señales, los factores de transcripción y las secuencias de regulación del DNA hacen que las células se diferencien a medida que el desarrollo avanza.

En las moscas de la fruta, un regulador maestro denominado Bicoid es responsable del establecimiento de todo el eje anteroposterior del cuerpo. Bicoid dispara la producción de los factores de transcripción codificados por los genes *gap*, que activan la expresión de los genes *pair-rule*, que estimulan la transcripción de los genes de polaridad de segmento, que regulan la expresión de los genes homeóticos. A medida que continúa esta cascada, las señales intercelulares de genes como el *hedgehog* y el *wingless* moderan la serie de factores de transcripción producida en las células de todo el organismo. Las complejas interacciones entre esas señales y los factores de transcripción son las responsables de la diferenciación.

Deberías ser capaz de explicar por qué los mutantes *bicoid* mueren siendo embriones, cuando la mayoría de mutantes homeóticos pueden desarrollarse hasta llegar a adultos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Early Pattern Formation in Drosophila

La evolución de nuevos tamaños, formas y estructuras corporales es posible cuando las mutaciones alteran los genes responsables del desarrollo.

Si las señales intercelulares, los factores de transcripción y las secuencias reguladoras de DNA activas en el desarrollo cambian, entonces es probable que el fenotipo adulto cambie también. La variación de los fenotipos es la base del cambio evolutivo. En algunos casos, los investigadores han conseguido precisar con exactitud los cambios en las señales intercelulares, en los factores de transcripción o en las secuencias reguladoras del DNA que fueron responsables de los eventos más importantes de la evolución, como la pérdida de las extremidades en las serpientes.

Deberías ser capaz de explicar el significado del mutante homeótico de cuatro alas de la Figura 21.12 haciendo referencia a los esfuerzos que se han hecho para explicar los mecanismos genéticos responsables de la evolución de los insectos. (Los ancestros de la mosca de la fruta tenían dos pares de alas completas que funcionaban en vuelo).

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué es la apoptosis?
   a. Una técnica experimental que los biólogos utilizan para matar células específicas.
   b. La muerte celular programada necesaria para un desarrollo normal.
   c. Una enfermedad patológica observada solamente en organismos dañados o enfermos.
   d. Un mecanismo de desarrollo exclusivo de la lombriz *C. elegans*.
2. ¿Cuál es la función de las células madre en los mamíferos adultos?
   a. Algunas de sus células hijas siguen siendo células madre y continúan dividiéndose a lo largo de la vida.

b. Dan lugar al pelo, las uñas y otras estructuras que crecen a lo largo de la vida.
c. Producen componentes que evitan demasiada pérdida de sangre a través de las heridas.
d. Producen células que se diferencian para sustituir células muertas o dañadas.

3. ¿A qué se debe que las hibridaciones *in situ* sean una herramienta tan valiosa para el estudio del desarrollo?
a. Identifican la ubicación de los RNA mensajeros (mRNA) específicos, proporcionando así una visión de la expresión genética diferencial.
b. Posibilitan a los investigadores la comprensión de cómo interactúan las señales intercelulares y los factores de transcripción reguladores.
c. Proporcionan datos sobre la homología (la presencia de genes similares en distintas especies).
d. Se pueden realizar con sondas de RNA o de DNA.

4. ¿Por qué es lógico que la diferenciación esté basada en el control de la transcripción en vez de en el control de la traducción o el de la postraducción?
a. Hay que sacrificar un poco la velocidad para conseguir más eficiencia en los distintos niveles de control sobre la expresión genética.
b. La diferenciación está basada en la expresión genética diferencial.
c. La diferenciación suele ser permanente, para que las células no tengan que producir proteínas que nunca va a ser utilizadas.
d. El control de la transcripción es el único nivel de control que se puede regular cuidadosamente.

5. ¿Qué es un mutante homeótico?
a. Un individuo con una estructura situada en un lugar incorrecto.
b. Un individuo con un eje anormal cabeza-cola.
c. En moscas, un individuo al que le faltan segmentos; en *Arabidopsis*, un individuo al que le falta un hipocotilo u otra estructura embrionaria.
d. Un individuo con el doble del número normal de estructuras o segmentos.

6. ¿Por qué también se hace referencia a las cascadas de regulación en el desarrollo denominándolas redes?
a. La cascada no es lineal, dentro y entre los niveles de la cascada varios productos genéticos interactúan formando una red.
b. Tanto las señales como los factores de transcripción están implicados en la cascada.
c. Cada factor de transcripción y señal de la cascada tiene una esperanza de vida limitada.
d. Cada paso de la cascada lleva tiempo, por lo que los pasos de la cascada son secuenciales.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. a; 4. c; 5. a; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Cómo buscaron los investigadores moléculas que desempeñaran papeles importantes en el establecimiento del eje anteroposterior y de los segmentos corporales de *Drosophila*?
2. ¿Qué evidencia sugiere que por lo menos algunos de los mecanismos moleculares responsables de la formación de patrones se han conservado muy bien a lo largo de la evolución animal?
3. ¿Por qué es significativo que muchos de los genes implicados en el desarrollo codifiquen factores de transcripción reguladores?
4. Explica la conexión entre la existencia de genes reguladores y cascadas de señalización y el hecho observado de que la diferenciación es un proceso gradual.
5. Explica la lógica que subyace detrás de la experimentación con transplante de núcleos para demostrar la hipótesis de que todas las células animales del organismo son genéticamente equivalentes.
6. Explica por qué la proliferación y la muerte celulares, el movimiento o el crecimiento de las células, la diferenciación celular y las interacciones celulares son considerados como los cuatro procesos fundamentales del desarrollo.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

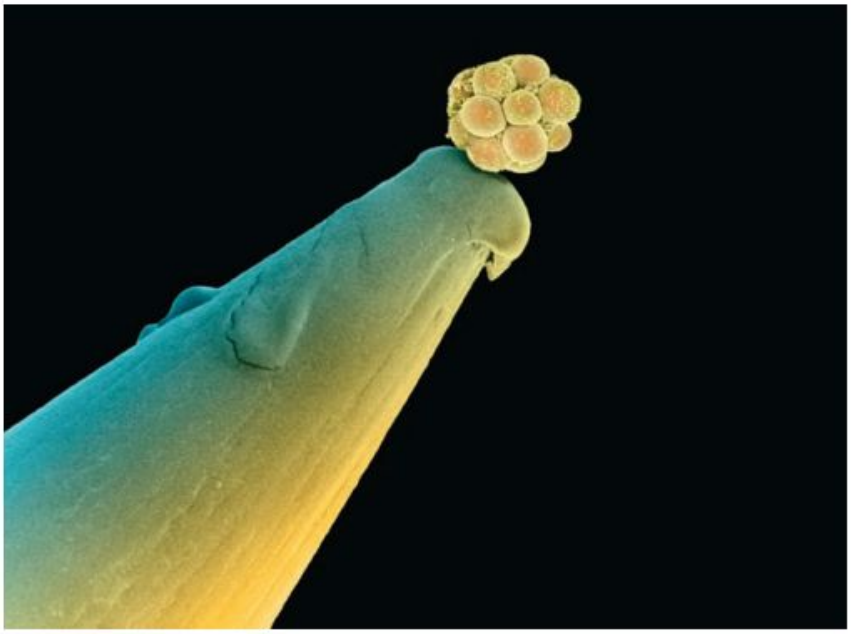
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Las investigaciones recientes han mostrado que los productos de dos genes distintos de *Drosophila* son necesarios para mantener el mRNA *bicoid* concentrado en el extremo anterior del huevo. En individuos con formas mutantes de estas proteínas, el mRNA *bicoid* se desplaza más de lo normal hacia el polo posterior. Pronostica qué efecto tendrán estas mutaciones en la segmentación de la larva.
2. En 1992, David Vaux y sus colaboradores utilizaron la ingeniería genética para introducir un gen humano activo para una proteína que inhibe la apoptosis en embriones de la lombriz *C. elegans*. Cuando el equipo examinó a los embriones, descubrió que las células que normalmente sufren la muerte celular programada sobrevivieron. ¿Cuál es el significado de esta observación?
3. Supón que los médicos implantaran células madre humanas en el cerebro de pacientes que tuvieran la enfermedad de Parkinson en el área del cerebro en la que los pacientes hubieran perdido muchas células nerviosas. ¿Qué tendría que ocurrir para que las células madre se diferenciaran y se convirtieran en células nerviosas funcionales?
4. Según los datos presentados en este capítulo, los genes de segmentación establecen el plan corporal segmentado de una mosca de la fruta mientras que los genes homeóticos desencadenen la producción de estructuras específicas de los segmentos tales como antenas, patas y alas. Haz un bosquejo del organismo de una mosca de la fruta al lado del cuerpo de una araña, un ciempiés y una lombriz de tierra. Genera hipótesis para explicar las diferencias entre los organismos de las moscas de la fruta y otras tres especies, basándote en los cambios en los genes de segmentación y los genes homeóticos.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Introducción al desarrollo animal

22



Un embrión humano, de unos tres días de vida, en la cabeza de un alfiler.

CONCEPTOS CLAVE

- En la mayoría de los animales, la fecundación depende de las interacciones específicas entre proteínas que tienen lugar en las membranas plasmáticas del espermatozoide y el óvulo.
- Las primeras divisiones celulares dividen el óvulo fecundado en una masa de células. El destino de esas células depende de los determinantes citoplasmáticos que contengan, de las señales que reciben o de una combinación de ambos.
- En las primeras fases, las células se mueven mucho y de una manera coordinada para formar distintas capas de tejido. Cada una de esas capas da lugar a grupos diferentes de tejidos y órganos en el adulto.
- A medida que avanza el desarrollo, la formación de órganos y otras estructuras especializadas depende de las señales intercelulares, de la proliferación celular, de los movimientos celulares y de la diferenciación.

Cuando el médico, investigador y escritor Lewis Thomas consideró cómo se desarrolla un ser humano a partir de un óvulo fecundado, no pudo por menos que quedarse perplejo: «Uno empieza como una simple célula derivada del acoplamiento entre un espermatozoide y un óvulo, que se divide en dos, luego cuatro, y luego ocho, etc., y en un momento dado surge una sola célula que tendrá como descendencia el cerebro humano. La mera existencia de esa célula debería ser una de las mayores maravillas del mundo. La gente debería estar caminando todo el día, paseando estupefacta y no hablar de otra cosa que de esa célula. Es algo increíble y, sin embargo, aquí está, apareciendo hábilmente en su sitio entre las células mezcladas de cada uno de los varios miles de millones de embriones humanos del planeta, como si fuera la cosa más fácil de hacer»[1].

Muchos biólogos comparten el sentir de Thomas. La experiencia de observar cómo un óvulo fecundado pasa por el desarrollo temprano inspira respeto y asombro. En los animales, el óvulo fecundado pasa por una rápida serie de divisiones celulares. Las células resultantes comienzan a moverse de una manera amplia y estrechamente coordinada y el embrión se reorganiza de forma espectacular. Solo unas pocas horas o días más tarde, aparece una criatura reconocible con órganos internos, una cabeza, ojos, espalda, vientre y otras partes del cuerpo.

[1]Lewis Thomas, *The medusa and the snail* (Nueva York: Viking Press, 1979), 156. Thomas se permitió una licencia poética en esta parte. De hecho, el cerebro surge a partir de un grupo de células en el embrión, más que de una sola célula.

En muchos casos, estas estructuras continúan creciendo y desarrollándose durante años después de que tenga lugar la salida de los polluelos del cascarón o el nacimiento.

Comprender cómo y por qué ocurren estos acontecimientos es uno de los desafíos más grandes de los biólogos hoy día. El Capítulo 21 introdujo este reto repasando los principios básicos que unifican el desarrollo de plantas y animales. El mensaje más importante del Capítulo 21 fue que las señales intercelulares causan la producción de conjuntos específicos de factores de transcripción en varias células del embrión, lo que resulta en expresión genética diferencial y la diferenciación.

El objetivo de este capítulo es aplicar los principios generales del desarrollo para entender la secuencia de eventos que ocurre a medida que se desarrolla un embrión animal. Se comenzará examinando la gametogénesis, proceso responsable de producir gametos. Recuerda del Capítulo 12 que los **gametos** son células reproductoras haploides. En animales y muchos otros organismos, los gametos masculinos reciben el nombre de **espermatozoides** y los gametos femeninos **óvulos.** Como muestra la **Figura 22.1,** a la gametogénesis le sigue la fecundación, o unión de un espermatozoide y un óvulo. En los animales, un óvulo fecundado se multiplica rápidamente en un proceso llamado segmentación, formando una masa de células conocida como blástula. A continuación, las células se mueven y se reordenan a sí mismas en el proceso de gastrulación. Durante esta fase del desarrollo, al embrión se le denomina gástrula. Estos acontecimientos del desarrollo temprano se analizan en las Secciones 22.1 a 22.3. Son ellos quienes establecen la fase del desarrollo de los tejidos y órganos especializados durante el proceso de organogénesis, del que trata la Sección 22.4.

La Figura 22.1 representa el ciclo de la vida en los animales. Cuando estudies cada paso, recuerda las señales intercelulares y las proteínas reguladoras que permiten que las células en desarrollo puedan dividirse, moverse, interaccionar y diferenciarse, es decir, que hagan lo necesario para que «se sitúen cada una en su sitio» y contribuyan a la formación de un nuevo individuo.

22.1 Gametogénesis

El desarrollo comienza con la **gametogénesis,** o la formación de gametos (espermatozoide y óvulo) en los órganos reproductores de los organismos adultos. El DNA y el citoplasma en estas células reproductoras son los componentes iniciales del nuevo individuo. Tanto el espermatozoide como el óvulo aportan el mismo número de cromosomas, normalmente un genoma haploide que contiene un alelo de cada gen, al descendiente. Pero, debido a que cada óvulo es miles de veces más grande que un espermatozoide, aquel aporta mucho más citoplasma.

La secuencia de divisiones celulares mitóticas y meióticas que ocasionan la producción de espermatozoides y óvulos se trata en el Capítulo 40 (reproducción de las plantas) y en el Capítulo 48 (reproducción animal). Aquí nos centraremos en la estructura de las células reproductoras maduras. Si se comprende cómo se unen estas células especializadas, se cimentarán las bases para tratar asuntos relativos a la fecundación y el desarrollo temprano.

Estructura y función del esperma

Los espermatozoides comienzan a desarrollarse después de que la meiosis haya dado como resultado la producción de un núcleo haploide. A medida que madura el espermatozoide, se desarrollan las cuatro regiones principales que se muestran en la **Figura 22.2:** la cabeza, el cuello, la parte media y la cola.

- La región de la cabeza contiene el núcleo y una estructura llena de enzimas (**acrosoma**). Los cromosomas dentro del núcleo se encuentran condensados mucho más densamente

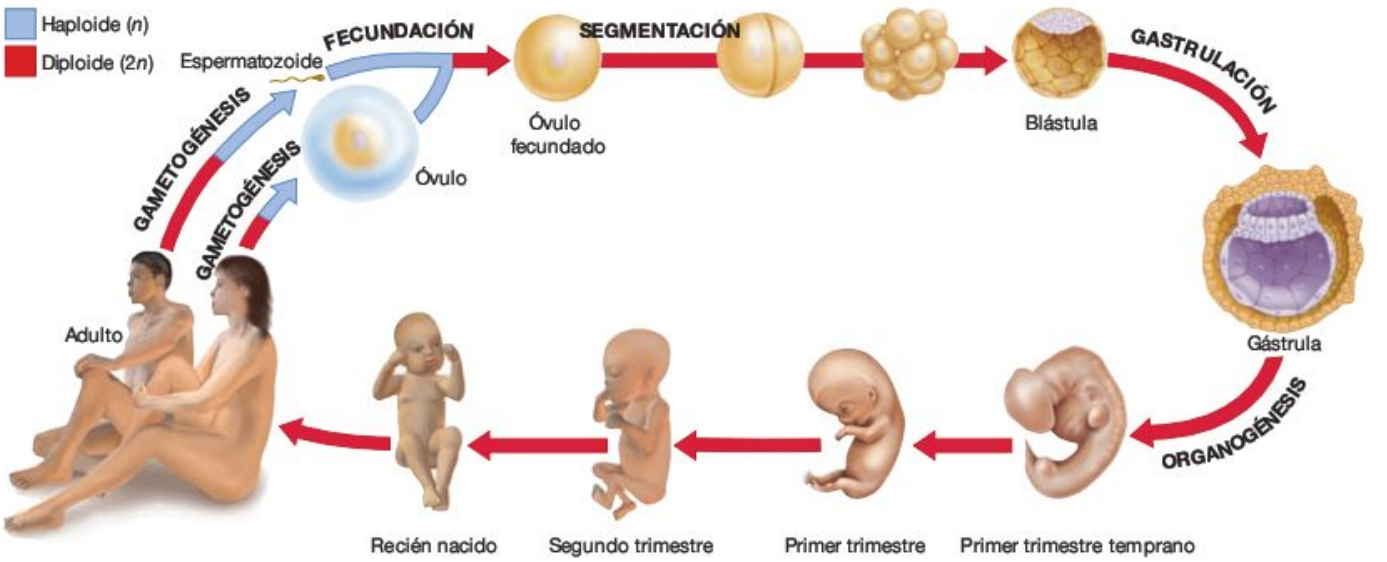


FIGURA 22.1 El desarrollo avanza por fases ordenadas. En animales, el desarrollo de un nuevo individuo comienza con la formación de los gametos y continúa con la fecundación y las primeras divisiones celulares (fase de segmentación), dando como resultado una blástula. Después, mediante la gastrulación, la blástula pasa a convertirse en una gástrula. Posteriormente tiene lugar la organogénesis, que ocasiona la formación de las estructuras y los tejidos adultos.

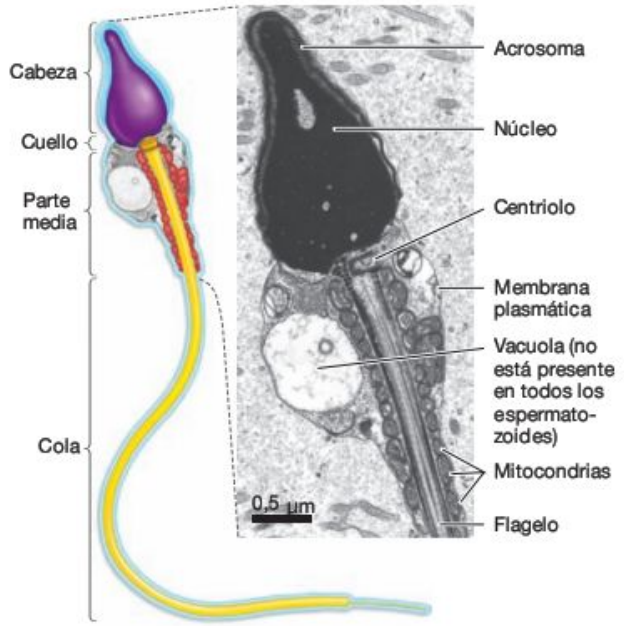


FIGURA 22.2 Estructura de un espermatozoide animal. La morfología del espermatozoide humano es característica de muchas especies animales.

PREGUNTA Si estuvieras examinando los gametos de un animal que nunca hubieras visto antes, ¿cómo decidirías qué células son espermatozoides y qué células son óvulos?

que en otras células. El acrosoma que se encuentra en la punta del espermatozoide se deriva de vesículas producidas por el aparato de Golgi (véase el Capítulo 7). Las enzimas almacenadas en el acrosoma posibilitan al espermatozoide penetrar barreras que existen alrededor del óvulo.

- El cuello rodea un **centriolo.** Recuerda del Capítulo 11 que los centriolos animales desempeñan un papel clave en la formación del huso mitótico, que desplaza los cromosomas a las células hijas durante la mitosis. El huevo fecundado hereda un centriolo del espermatozoide y otro del óvulo.
- La parte media está llena de **mitocondrias** (véase el Capítulo 9). Los espermatozoides nadan largas distancias para poder llegar al óvulo. Este movimiento está propulsado por las moléculas de ATP sintetizadas en las mitocondrias de la parte media.
- La región de la cola consiste en un **flagelo,** la larga estructura compuesta por microtúbulos y rodeada por la membrana plasmática de la que se habló en el Capítulo 7. Los espermatozoides son estructuras tan simples que se los puede caracterizar como «DNA con un propulsor». El «propulsor» es el flagelo, que surge del centriolo al principio de la maduración del espermatozoide. El flagelo se propulsa con un movimiento de látigo.

Los espermatozoides son coches de carreras: células aerodinámicas, desmontadas y tuneadas especializadas en competir con otros espermatozoides por llegar al óvulo en primer lugar. Los óvulos son como semirremolques: almacenes descomunales, cerrados e inmóviles con mercancías muy valiosas.

Estructura y función del óvulo

Es fácil distinguir los gametos animales: los espermatozoides son pequeños y móviles; los óvulos son grandes y carecen de movilidad. Los óvulos tienen mayor tamaño sobre todo porque contienen los nutrientes necesarios para el desarrollo temprano del embrión. Pero, además de nutrientes, los óvulos de muchas especies contienen unas moléculas clave reguladoras del desarrollo llamadas **determinantes citoplasmáticos,** como el mRNA *bicoid* del que se habló en el Capítulo 21, que controlan los primeros eventos del desarrollo.

La cantidad de nutrientes del óvulo varía mucho entre las especies. En mamíferos, los embriones comienzan a obtenerlos a través de un órgano materno llamado placenta una semana o dos después de la fecundación. Así, el óvulo solo tiene que proporcionar los nutrientes necesarios para el desarrollo temprano y puede permitirse tener un tamaño relativamente pequeño. Pero en especies en las que las hembras ponen los huevos en el medio externo, las reservas que hay en el huevo son la *única* fuente de nutrientes hasta que los órganos se hayan formado y un nuevo ser rompa el cascarón y comience a alimentarse. En estas especies, es la **yema** la que proporciona los nutrientes necesarios para el desarrollo temprano. La yema es un citoplasma rico en grasas y proteína que se forma en los óvulos a medida que maduran. Puede estar presente como una gran masa o como muchos gránulos pequeños.

La yema y los determinantes plasmáticos de algunas especies no son el único material o estructura dentro de los óvulos animales. Muchos de ellos también contienen orgánulos llamados **gránulos corticales,** pequeñas vesículas llenas de enzimas que se activan durante la fecundación. A medida que el óvulo madura, los gránulos corticales se sintetizan en el aparato de Golgi, se transportan a la superficie celular y se localizan justo debajo de la superficie interior de la membrana plasmática.

Rodeando la membrana plasmática de los óvulos, se forma una capa de glucoproteínas fibrosas llamada **membrana vitelina** (**Figura 22.3**). En los óvulos de los seres humanos y de otros mamíferos, esta estructura es inusualmente densa y recibe el nombre de **zona pelúcida.** En algunas especies, una gran matriz gelatinosa conocida como capa gelatinosa rodea la membrana vitelina para proteger aún más el óvulo.

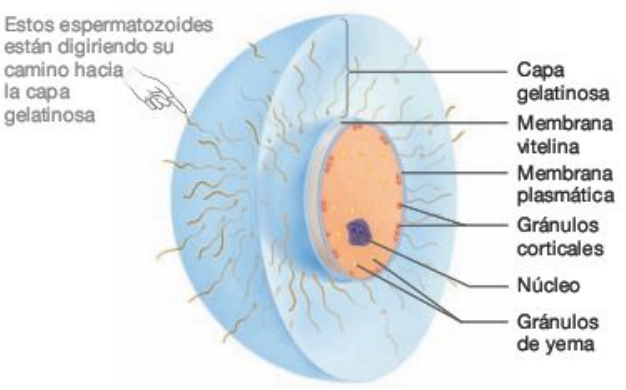


FIGURA 22.3 Los óvulos de erizo están cubiertos por una capa gelatinosa. Los animales que ponen sus huevos en el agua con frecuencia los rodean de una capa gelatinosa.

El óvulo está cargado de reservas ricas en nutrientes y protegido por una o más capas de material protector. ¿Cómo puede un espermatozoide atravesar estas envolturas para llegar a la membrana plasmática del óvulo y fecundarlo?

22.2 Fecundación

La **fecundación** parece un proceso simple: un espermatozoide se une a un óvulo para formar una célula diploide conocida como **cigoto** (un óvulo fecundado). Pero, si lo piensas, te darás cuenta de que el proceso es extraordinariamente complejo. Para que la fecundación tenga lugar, el espermatozoide y el óvulo han de estar en el mismo sitio a la vez. A continuación, tienen que reconocerse y unirse uno al otro. Después, deben unirse, aunque la mayoría de las demás células del organismo no se une con las células con las que tiene contacto. En la mayoría de las especies, la unión también tiene que limitarse a un solo espermatozoide, para que el cigoto no reciba cromosomas extra. Finalmente, la unión de los dos gametos tiene que desencadenar el comienzo del desarrollo. Esta complejidad ha hecho de la fecundación un tema de investigación fascinante. El contacto que tiene lugar entre el espermatozoide y el óvulo durante la fecundación ha sido la más estudiada de todas las interacciones intercelulares.

La fecundación en los erizos de mar

La investigación sobre la fecundación comenzó en serio a principios del siglo XX, cuando los biólogos empezaron a estudiar la interacción espermatozoide-óvulo en los erizos de mar, organismos marinos estrechamente relacionados con las estrellas de mar. Como la mayoría de los animales acuáticos, liberan sus gametos al agua circundante y la fecundación tiene lugar externamente (**Figura 22.4**). Para maximizar la probabilidad de que el espermatozoide y el óvulo se encuentren, el macho y la hembra del erizo de mar segregan enormes cantidades de gametos que los investigadores pueden estudiar en una probeta o un cultivo llenándolos de agua de mar. Los erizos de mar siguen siendo un sistema modelo muy estudiado en la investigación de la fecundación y el desarrollo.

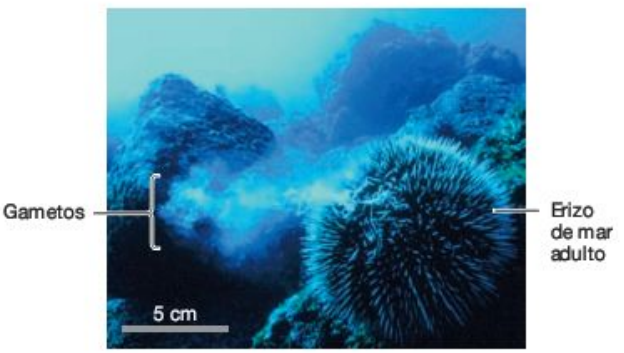


FIGURA 22.4 Muchas especies acuáticas tienen una fecundación externa. El erizo de mar libera sus gametos en el océano. La fecundación y el desarrollo temprano tienen lugar en aguas abiertas.

EJERCICIO Los erizos de mar son ciegos. Formula una hipótesis para explicar cómo es posible que muchos erizos de mar liberen sus gametos al mismo tiempo.

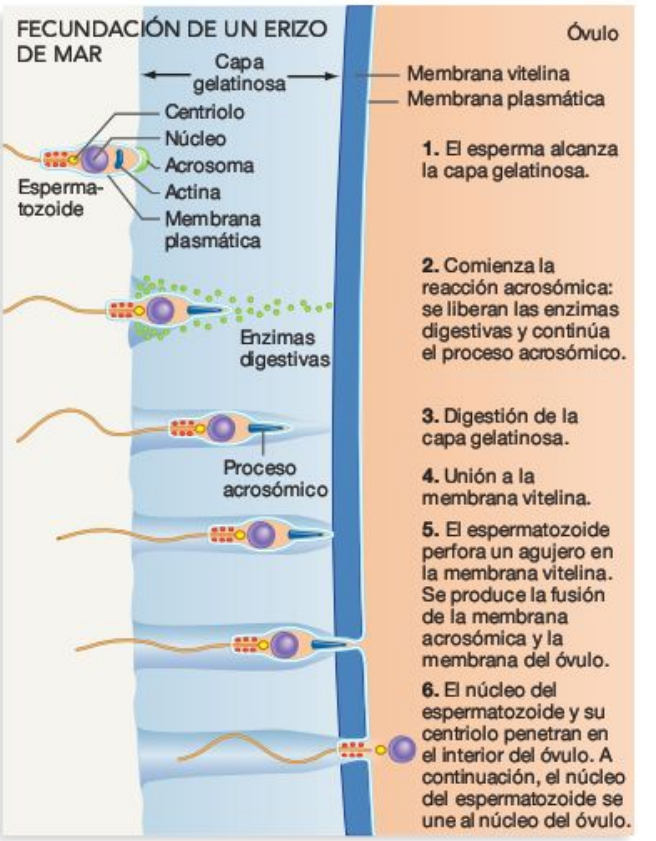


FIGURA 22.5 La secuencia de fecundación en el erizo de mar está basada en las interacciones intercelulares.

En los erizos de mar, la capa gelatinosa que rodea al óvulo contiene una molécula que atrae a los espermatozoides gracias a un pequeño péptido que el óvulo se esparce hacia el agua de mar circundante. Los espermatozoides responden a este estímulo de atracción nadando hacia zonas donde su concentración es alta. Se ha observado el mismo tipo de interacción entre los espermatozoides y los óvulos en una gran variedad de animales que ponen sus huevos en el agua de mar.

Cuando se encuentran el espermatozoide y el óvulo de erizo de mar, lo primero que halla la cabeza del espermatozoide es la capa gelatinosa del óvulo (**Figura 22.5**). Para alcanzar la membrana plasmática del óvulo, la cabeza del espermatozoide tiene que ir digiriendo su camino a través de la capa gelatinosa del óvulo y de la membrana vitelina. Este proceso comienza con la **reacción acrosómica,** que se desencadena gracias al contacto entre la cabeza del espermatozoide y la capa gelatinosa. En la primera parte de esta reacción, los contenidos del acrosoma, la estructura de la punta de la cabeza del espermatozoide, se liberan. Las enzimas que se difunden van digiriendo un camino a través de la capa gelatinosa del óvulo para que el espermatozoide pueda llegar a la membrana vitelina del óvulo. La segunda parte de la reacción acrosómica implica la polimerización de actina en los microfilamentos que componen el proceso acrosómico, una protuberancia que sale de la cabeza del esper-

matozoide hasta que hace contacto con la membrana vitelina. Finalmente, las membranas plasmáticas del óvulo y del espermatozoide se unen. El núcleo, las mitocondrias y el centriolo del espermatozoide penetran en el óvulo, aunque las mitocondrias se desintegran más tarde, y ambos núcleos se unen para formar el núcleo del cigoto. La fecundación se ha completado.

En 1910, Frank Lillie reconoció que había una pregunta importante escondida en estos acontecimientos: ¿qué evita una fecundación cruzada entre distintas especies y que, por tanto, se produzcan descendientes híbridos no funcionales? Después de todo, en muchos hábitats los espermatozoides y los óvulos de una especie concreta de erizo de mar están suspendidos en el agua junto a los de otras especies de erizos de mar y muchos otros organismos. El esfuerzo de contestar a esta pregunta creó una línea de investigación muy productiva.

¿Cómo se reconocen los gametos de la misma especie?

Lillie fue el primer investigador en identificar una sustancia en la superficie de los óvulos que parecía estar involucrada en la unión de los espermatozoides, a la que llamó *fertilicina*. Demostró que, si las moléculas purificadas se aplicaban a un grupo de espermatozoides, hacían que las células se apelotonasen. Este resultado apoyó la hipótesis de que la fertilicina está implicada en el acoplamiento espermatozoide-óvulo, porque los grupos de moléculas de fertilicina se unían al espermatozoide, haciendo que se agrupasen. También observó que ocurría solo cuando la fertilicina de los óvulos de una especie concreta de erizo de mar se combinaba con espermatozoides de la misma especie. Cada especie parecía tener su propia versión de fertilicina. Basándose en estas observaciones, Lillie propuso que la fertilicina de la superficie de un óvulo interaccionaba con una sustancia del espermatozoide del modo en que lo hacen una llave y su cerradura. Es más, Lillie sugirió que esta interacción era producto de la selección natural (véase el Capítulo 1), porque aumentaba la probabilidad de que hubiera fecundación entre un espermatozoide y un óvulo de la misma especie.

Sin embargo, pasaron varias décadas antes de que la hipótesis de Lillie se fuera extendiendo y se probara. Entonces, en la década de 1970, Victor Vacquier y sus colaboradores identificaron una proteína en la cabeza del espermatozoide del erizo de mar que se une a la superficie del óvulo de este animal de una manera específica para cada especie. La llamaron *bindina*. Un trabajo de seguimiento mostró que las proteínas de bindina incluso de especies muy emparentadas entre sí eran diferentes. Como resultado, la bindina debía ser lo que asegurara que un espermatozoide se una solo a los óvulos de la misma especie. La pregunta siguiente fue: ¿a qué se une la bindina? Si actúa como una llave, ¿cuál es la cerradura?

Para contestar a estas preguntas, Kathleen Foltz y William Lennarz formularon la hipótesis de que la fertilicina es la proteína que actúa como «cerradura», que se encuentra en la superficie de los óvulos de los erizos de mar y que actúa como receptor para la bindina. Para probarlo, aislaron este receptor. Su intención era aislar la parte de fertilicina expuesta en la parte externa del óvulo. Predijeron que esta región de la proteína interacciona con la bindina del espermatozoide.

La **Figura 22.6** ilustra el enfoque experimental de Foltz y Lennarz. Comenzaron tratando la superficie de los óvulos de erizo de mar con **proteasa,** enzima que rompe los enlaces peptídicos. Cuando los investigadores aislaron los fragmentos de proteína que se liberaron de la superficie del óvulo, descubrieron uno que se unió al espermatozoide y a las moléculas de bindina aisladas. Esta unión tuvo lugar de la manera específica de esa especie. Un fragmento de proteína de los óvulos de una especie se unió a un espermatozoide de su propia especie, pero no se unió a mimguno de una especie diferente. Los biólogos afirmaron que habían descubierto la porción externa de la proteína de los óvulos que funciona como receptora para el espermatozoide.

Estos experimentos proporcionaron una evidencia convincente de que existe un receptor para el espermatozoide en la superficie de los óvulos de erizo de mar. Foltz y Lennarz aislaron con éxito el compuesto que Lillie había denominado fertilicina. Al hacerlo, dieron un importante respaldo a la hipótesis

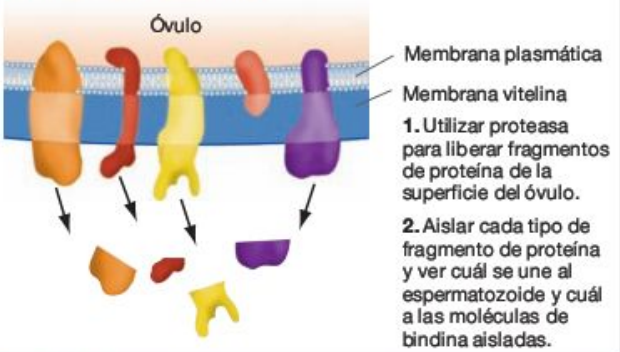
Experimento

Pregunta: Si la bindina es la proteína de la superficie del espermatozoide que hace de llave, ¿cuál es la «cerradura»?

Hipótesis: La cerradura es una proteína receptora que se encuentra en la superficie de los óvulos del erizo de mar. La bindina se une a este receptor.

Hipótesis nula: La cerradura no es una proteína receptora en la superficie de los óvulos del erizo de mar. La bindina no se une a este receptor.

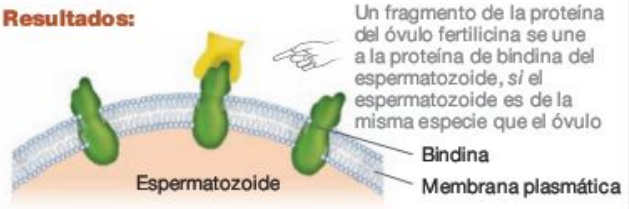
Diseño del experimento:



Predicción: Uno de los fragmentos de proteína aislados de la superficie del óvulo se unirá a un espermatozoide y a moléculas de bindina aisladas.

Predicción de hipótesis nula: Los fragmentos de proteína aislados de la superficie del óvulo no se unirán a ningún espermatozoide ni a moléculas de bindina aisladas.

Resultados:



Conclusión: La fertilicina es una proteína «cerradura» de la superficie de los óvulos que se une a la bindina (la «llave») de una manera específica para cada especie.

FIGURA 22.6 Se aisló y se caracterizó el receptor del óvulo para el espermatozoide. Al tratar los óvulos de los erizos de mar con proteasa, los investigadores consiguieron aislar el fragmento del receptor del óvulo que se une al espermatozoide.

de Lillie. Durante la fecundación del erizo de mar, las moléculas de bindina específicas de la especie que están en el espermatozoide interaccionan con los receptores de fertilicina específicos de la especie que están en la superficie del óvulo. Esta interacción es necesaria para que se unan las membranas plasmáticas de ambos. Como resultado, muy rara vez se producirá una fecundación cruzada de distintas especies.

¿Por qué solo penetra un espermatozoide en el óvulo? A principios de la historia de los estudios sobre la fecundación del erizo de mar, los investigadores se dieron cuenta de que solo un espermatozoide tenía éxito en fecundar un óvulo, aun cuando docenas o incluso cientos de ellos se agrupaban alrededor de la membrana vitelina. Desde el punto de vista de producir una descendencia viable, esta observación era lógica. Si ocurriera una fecundación múltiple, o **polispermia,** el cigoto resultante tendría más de dos copias de cada cromosoma. Los embriones de erizo de mar que tienen más de dos copias de cada cromosoma mueren. Si hay muchos espermatozoides presentes, ¿cómo se puede evitar la polispermia?

Las investigaciones de los últimos 75 años han revelado una gran variedad de mecanismos que bloquean la polispermia en varias especies animales. En los erizos de mar, por ejemplo, la fecundación da como resultado la construcción de una barrera física a la entrada de los espermatozoides. Como muestra la **Figura 22.7a,** la entrada de un espermatozoide hace que los iones de calcio (Ca^{2+}) se liberen de sus lugares de almacenamiento dentro del óvulo. Se forma una ola de iones en el momento de la entrada del espermatozoide y se propaga por todo el óvulo. En respuesta a este drástico aumento en la concentración de Ca^{2+}, se desencadena una serie de acontecimientos dentro del óvulo. Por ejemplo, los gránulos corticales situados dentro de la membrana plasmática del este responden a la señal de Ca^{2+} fusionándose con la membrana y liberando su contenido al exterior. En este contenido hay proteasas que digieren el fragmento externo del receptor del óvulo para el espermatozoide, que impide la unión de cualquier otro espermatozoide a la superficie del óvulo. Además, los iones y otros compuestos liberados por los gránulos corticales se acumulan entre la membrana plasmática del óvulo y la membrana vitelina. Como estos solutos están presentes en una alta concentración, hacen que el agua fluya por ósmosis hacia el espacio que hay entre estas dos membranas (véase el Capítulo 6). La entrada de agua ocasiona que la matriz de la membrana se separe de la célula y forme una **membrana de fecundación** (**Figura 22.7b**). Esta membrana de fecundación, a su vez, evita que otro espermatozoide haga contacto con la membrana plasmática del óvulo.

En resumen, un siglo de investigaciones acerca de la fecundación de los erizos de mar ha arrojado luz sobre una de las interacciones intercelulares más importantes de la naturaleza. La interacción entre el espermatozoide y el óvulo desencadena una

FIGURA 22.7 Una barrera física que se forma después de la fecundación impide la polispermia. (a) Durante la fecundación, se empieza a formar una ola de Ca^{2+} en el punto de penetración del espermatozoide y se expande por todo el óvulo. Los puntos blancos son una sustancia que reacciona con los iones de calcio. **(b)** En respuesta a la mayor concentración de Ca^{2+}, se forma una membrana de fecundación y recoge todos los espermatozoides sobrantes.

serie de acontecimientos sorprendentes, incluyendo la reacción acrosómica y los mecanismos de bloqueo de la polispermia.

La fecundación de los mamíferos

Aunque los erizos de mar hayan servido de sistema modelo, queda una pregunta importante: ¿en qué medida son relevantes estos hallazgos para otras especies? En concreto, ¿en qué se parece la fecundación de los erizos de mar a la de los seres humanos y otros mamíferos?

La diferencia más obvia entre la fecundación de los erizos y la de los mamíferos es que el proceso en el caso de los mamíferos ocurre internamente. Como resultado, la mayoría de los mamíferos hembra elige activamente un macho antes de la interacción espermatozoide-óvulo. Esta sencilla diferencia significa que una interacción específica de la especie entre ambos gametos es mucho menos importante en los mamíferos y en otras especies con fecundación interna que en el caso de erizos de mar y otras especies con fecundación externa.

Al ser interna, la fecundación es mucho más difícil de estudiar en el caso de los mamíferos que en el de los erizos de mar y especies similares. Sin embargo, con la llegada de los métodos de fecundación *in vitro* (IVF), los biólogos han adquirido finalmente la capacidad de estudiar la fecundación de los mamíferos bajo condiciones de laboratorio. ¿Qué han aprendido?

En humanos y otros mamíferos, la reacción acrosómica ocurre después de que la cabeza del espermatozoide alcance el equivalente a la membrana vitelina de los erizos, la matriz extracelular gelatinosa llamada **zona pelúcida.** Las enzimas liberadas por el acrosoma digieren las glucoproteínas que componen esta capa protectora. Como resultado, la cabeza del espermatozoide es capaz de llegar a la membrana plasmática del óvulo y unirse a ella.

Aunque hasta ahora no es claramente evidente que haya una proteína que sirva de unión en la cabeza de los espermatozoides de los mamíferos, las moléculas a su alrededor y en la zona pelúcida interaccionan mucho con el espermatozoide. Para buscarlas en óvulos de ratón, los investigadores analizaron las tres glucoproteínas que se habían encontrado en la zona pelúcida. Descubrieron que una de ellas se une a las cabezas de los espermatozoides. La interacción entre la glucoproteína del óvulo y las moléculas de la superficie de la cabeza del espermatozoide hace que estos se peguen a la zona pelúcida. La interacción también desencadena la reacción acrosómica.

Como los mamíferos macho suelen introducir decenas de millones de espermatozoides en una sola cópula, tanto los óvulos de los erizos como los de los mamíferos se enfrentan al problema de impedir que haya polispermia. Los primeros no producen una membrana de fecundación, sino que las enzimas liberadas por los gránulos corticales realizan una función similar a la de las enzimas de los erizos que destruyen el receptor del óvulo para el espermatozoide. En concreto, las enzimas de los mamíferos modifican la glucoproteína del óvulo de manera que se libera el espermatozoide que está unido a la zona pelúcida e impide la unión de cualquier otro espermatozoide.

Una vez que el núcleo del espermatozoide penetra en el óvulo, los dos núcleos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide. El desarrollo puede comenzar.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La fecundación está basada en interacciones específicas entre las proteínas que están dentro o alrededor de las membranas plasmáticas de los espermatozoides o los óvulos animales.

Deberías ser capaz de...

1) Describir las interacciones entre proteínas que permiten que los espermatozoides del erizo de mar y de los mamíferos se unan a los óvulos.
2) Predecir las consecuencias de mutaciones que cambien la secuencia de aminoácidos de la bindina o la fertilicina.
3) Explicar por qué es importante evitar la polispermia para los óvulos del erizo de mar y de los mamíferos.

22.3 Segmentación

La **segmentación** hace referencia a las rápidas divisiones celulares que tienen lugar en los animales después de la fecundación. La segmentación es el primer paso de la **embriogénesis** o **embriogenia,** el proceso por el que un cigoto de una sola célula se convierte en un embrión multicelular.

En la mayoría de los animales, la segmentación separa el citoplasma del óvulo sin que haya un crecimiento celular adicional. El cigoto simplemente se divide en dos células, luego en cuatro, después en ocho, y así continúa sin un crecimiento general simultáneo. Este proceso de división celular es el más rápido de toda la vida de un individuo. En las ranas, la segmentación produce 37.000 células en menos de dos días. Cuando ocurre la segmentación en moscas de la fruta, la mitosis puede tener lugar cada 10 minutos: se producen alrededor de 50.000 células en medio día. El punto clave acerca de la segmentación es que el citoplasma presente en el óvulo se divide en un número cada vez mayor de células hijas cada vez de menor tamaño.

Las células creadas mediante segmentación se llaman **blastómeros.** Cuando la segmentación ha terminado, el embrión consiste en una masa de células blastómeros llamada **blástula.**

Variación en los patrones de la segmentación

Los principios de la segmentación son los mismos en todos los animales: el citoplasma del óvulo se divide para formar muchas células que constituyen una blástula. Sin embargo, como muestra la **Figura 22.8,** el patrón exacto de segmentación varía mucho entre las especies. En los grupos que sufren la segmentación radial, las células se dividen en ángulos rectos unas respecto de las otras de modo que forman pisos, como muestra la Figura 22.8a. En especies que tienen una segmentación espiral, las células se dividen formando ángulos oblicuos unas con otras, con lo que se apilan tal y como muestra la Figura 22.8b. (Date cuenta de que en estos dos apartados de la figura, una parte del citoplasma original del óvulo está resaltada en color. Esto se hace para ilustrar un punto clave acerca de la segmentación: ciertas partes del citoplasma del óvulo terminan en ciertos blastómeros).

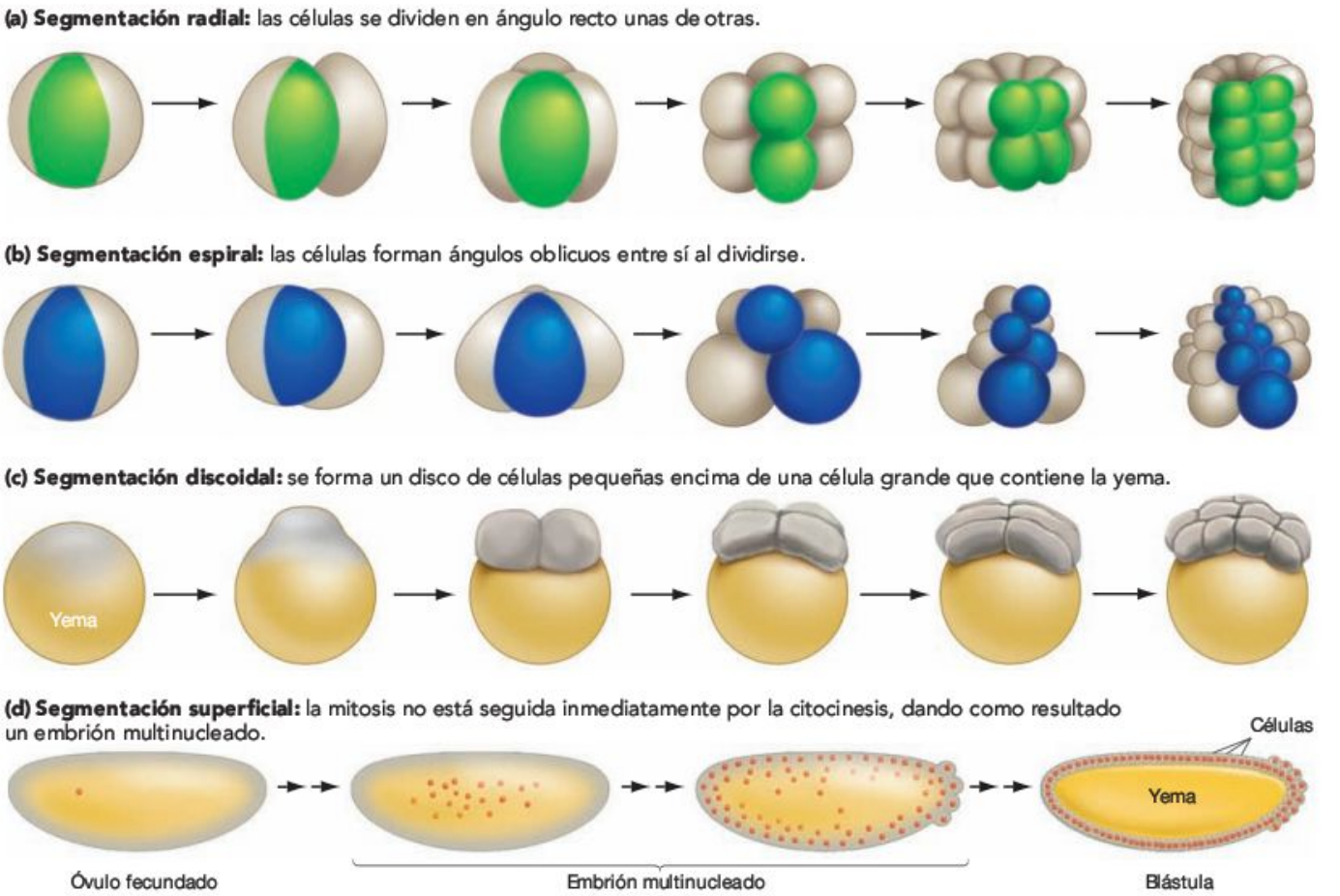


FIGURA 22.8 Los patrones de la segmentación varían mucho dependiendo de las especies. Durante la segmentación, las células se dividen pero no hay crecimiento. Solo se muestran aquí algunos de los patrones de segmentación conocidos. **(a)** La segmentación radial es típica de los equinodermos como los erizos de mar. **(b)** La segmentación espiral es típica de gusanos segmentados y moluscos. **(c)** La segmentación discoidal se da en peces, lagartos, aves y otras especies con enormes cantidades de yema. **(d)** La segmentación superficial tiene lugar en insectos y produce embriones multinucleados.

Sin embargo, los patrones radial y espiral no son las únicas variaciones en el tema de la segmentación. Por ejemplo, las aves, los peces y otras especies tienen óvulos con grandes estructuras unidas a membranas y llenas de yema. En estos animales, la segmentación no divide completamente el óvulo, sino que produce un montón de células alrededor de la yema o encima de esta, como muestra la Figura 22.8c. Este patrón recibe el nombre de segmentación discoidal. Las moscas de la fruta y otros insectos tienen otro patrón de segmentación diferente, llamado segmentación superficial. Como muestra la Figura 22.8d, la citocinesis no sigue a la mitosis al principio de la segmentación. En su lugar, un gran número de núcleos se esparce por el citoplasma. Más tarde, los núcleos migran a la periferia del embrión y se forman membranas plasmáticas a su alrededor. El **Cuadro 22.1** analiza los acontecimientos que tienen lugar durante la segmentación en los seres humanos.

Aunque es lógico observar los patrones de segmentación de la Figura 22.8 en óvulos con grandes y densos depósitos de yema, que no se pueden dividir bien durante la citocinesis, aún no se ha comprendido bien el significado adaptativo de los patrones de segmentación radial, espiral y superficial. Los biólogos todavía no saben si las variaciones en los patrones de segmentación afectan a las capacidades de algún modo o ayudan a que los individuos se puedan adaptar a distintos entornos, pese a que se describió la mayoría de los patrones hace más de 100 años.

¿Qué papel desempeñan los determinantes citoplasmáticos?

La esencia de la segmentación es que el citoplasma del óvulo se divide en muchas células hijas. Entonces, la clave para entender el proceso no es memorizar las diferencias entre el patrón de segmentación espiral, radial y otros, sino analizar lo que le está pasando al citoplasma del óvulo durante todos los tipos de segmentación.

Para entender esto mejor, recuerda la proteína Bicoid de la que se habló en el Capítulo 21. Bicoid es un factor de transcripción que se encuentra en un gradiente de concentración anteroposterior. Cuando los núcleos que muestra la Figura 22.8d se

CUADRO 22.1 ¿Qué ocurre durante la segmentación en seres humanos?

En los seres humanos, un tipo especial de segmentación, llamado segmentación rotacional, tiene lugar cuando el óvulo fecundado está en una parte del aparato reproductor femenino denominado trompas de Falopio (es lo mismo que el oviducto en animales) (**Figura 22.9**). Las **trompas de Falopio** son estructuras que conectan el ovario y el útero. El **ovario** es el órgano reproductor en el que madura el óvulo y el **útero** es el órgano en el que se desarrolla el embrión. La fecundación ocurre cerca del ovario y la segmentación tiene lugar a medida que el embrión va bajando por la trompa de Falopio correspondiente hacia el útero. El resultado de la segmentación es un tipo especializado de blástula llamado **blastocito,** que tiene dos poblaciones importantes de células. El exterior del blastocito es una estructura hueca de paredes finas llamada **trofoblasto.** El interior del trofoblasto contiene un grupo de células denominado **masa celular interna (ICM).** Después de llegar al útero, el blastocito se implanta en la cavidad uterina y empieza a formarse una estructura llamada placenta. La **placenta** es un órgano derivado de una mezcla de células de la madre y células del trofoblasto. Facilita el intercambio de nutrientes y sustancias de deshecho entre la sangre de la madre y la del embrión. Por el contrario, el ICM contiene las células que pasan por la gastrulación y que se desarrollan para formar el embrión. El Capítulo 48 trata de los acontecimientos que ocurren más tarde en la gestación de un ser humano y en su nacimiento.

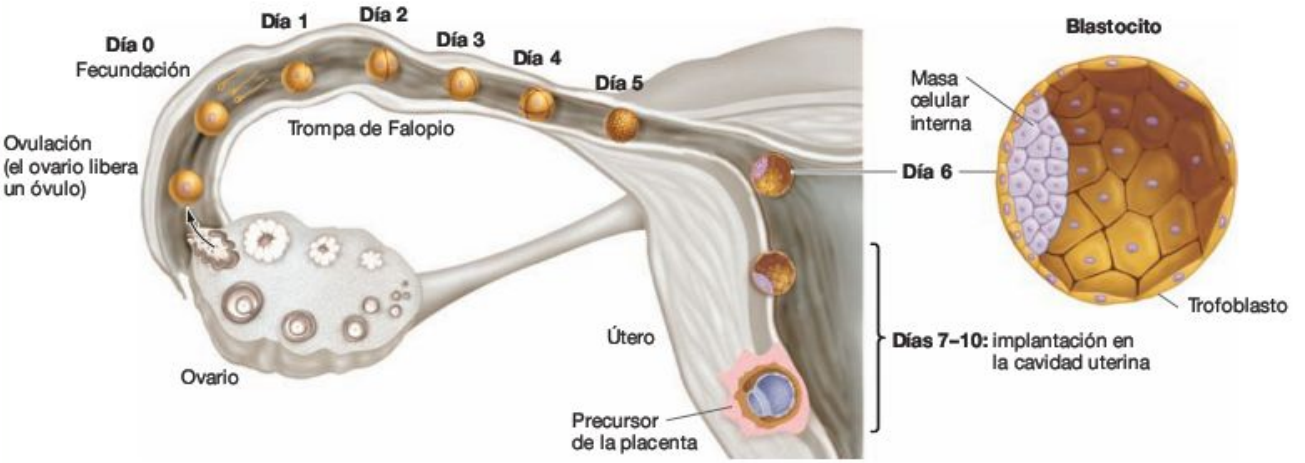


FIGURA 22.9 En seres humanos, la segmentación ocurre antes de la implantación en el útero.

forman en las primeras fases de la segmentación de la mosca de la fruta, solo los del extremo anterior del huevo están expuestos a una alta concentración de Bicoid. Para ampliar esta observación, considera qué pasaría si el citoplasma resaltado en color en las Figuras 22.8a y b contuviera una señal clave o un factor de transcripción, un regulador maestro análogo a Bicoid. Solo las células coloreadas de la figura tendrían esta molécula.

Una molécula que existe en los óvulos y que ayuda a dirigir el desarrollo temprano se denomina determinante citoplasmático. El mRNA *bicoid* es un determinante citoplasmático; el color que resalta las Figuras 22.8a y b representa uno de estos determinantes. Estos ejemplos subrayan un punto clave: los determinantes citoplasmáticos se encuentran en ubicaciones específicas dentro del citoplasma del óvulo, de modo que terminan en poblaciones concretas de blastómeros. Como resultado, solo se desencadenan ciertas cascadas de regulación de genes en algunos blastómeros. Al dividir el citoplasma del óvulo para distribuir los determinantes citoplasmáticos de modo preciso a ciertas células, la segmentación inicia el proceso gradual que, en combinación con las señales recibidas de otras células, da como resultado la diferenciación celular.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La segmentación es una serie de divisiones celulares rápidas que da como resultado la formación de la blástula.
- Durante la segmentación, el citoplasma del óvulo se divide.
- Debido a que ciertas señales reguladoras y factores de transcripción se encuentran en ubicaciones específicas del citoplasma del óvulo en la mayoría de las especies, los diferentes blastómeros terminan con distintos conjuntos de determinantes citoplasmáticos.

Deberías ser capaz de...

Explicar cómo la distribución asimétrica de los determinantes citoplasmáticos en los blastómeros afecta a la diferenciación final de las células de los músculos, de los nervios y otros tipos de células.

22.4 Gastrulación

A medida que la segmentación se acerca a su final, la división celular se ralentiza. Durante la siguiente fase de la secuencia de desarrollo, la proliferación celular deja de ser el proceso de desarrollo más importante. Su lugar es ocupado por el movimiento celular. Durante la **gastrulación,** unos movimientos celulares amplios y muy organizados reordenan radicalmente las células embrionarias en una estructura llamada gástrula.

Las investigaciones sobre esta fase del desarrollo comenzaron en la década de 1920, en las cuales se hicieron esfuerzos por documentar el movimiento de las células individuales durante la gastrulación de la rana y el tritón. Estos primeros experimentos consistían en empapar minúsculos bloques de agar (un compuesto gelatinoso) con un colorante no tóxico. Después, se aplastaban los bloques teñidos contra la superficie de embriones en la fase de blástula, para que un pequeño número de blastómeros quedara marcado con el colorante. Dejando que se desarrollaran los embriones marcados y examinándolos a intervalos durante la gastrulación, los investigadores pudieron seguir el movimiento de las células.

Las investigaciones posteriores han demostrado que el patrón de la gastrulación varía entre las especies de animales casi tanto como los patrones de segmentación. Pero, como la segmentación, la variación en los detalles tiene algo común: la gastrulación da como resultado la formación de las capas de tejido embrionario. Un **tejido** es un conjunto integrado de células que funciona como una unidad. La mayoría de los animales adultos tiene una gran variedad de tejidos, incluyendo el tejido muscular, el tejido conectivo y el tejido nervioso. Pero la mayoría de los embriones animales tiene tres capas primarias de tejido: (1) el ectodermo (la «piel externa»), (2) el mesodermo (la «piel intermedia») y (3) el endodermo (la «piel interna»). Estos tejidos embrionarios reciben el nombre de **capas germinativas** porque dan lugar a los órganos y los tejidos del adulto. Como muestra la **Figura 22.10,** el **ectodermo** embrionario forma la cubierta externa del cuerpo adulto y el sistema nervioso; el **mesodermo** da lugar a los músculos, a la mayor parte de los órganos internos y a los tejidos conectivos como los huesos y los cartílagos; finalmente, el **endodermo** produce el revestimiento del tubo digestivo o del intestino, junto con algunos de los órganos asociados.

La **Figura 22.11** muestra cómo los movimientos celulares de la gastrulación resultan en la formación de tres capas de tejido embrionario en un embrión de rana. Los dibujos están basados en experimentos con blastómeros teñidos e identifican a los blastómeros según el tipo de tejido embrionario en el que se convertirán posteriormente. Las células que van a convertirse en ectodermo se muestran en azul; aquellas cuyo destino sea el de formar mesodermo en rosa, y las que se volverán endodermo en amarillo. Estos destinos celulares están determinados por señales intercelulares, factores de transcripción y determinantes citoplasmáticos en los blastómeros.

Cuando empieces a examinar los pasos de esta figura, observa que la blástula contiene un espacio interior lleno de fluido llamado **blastocele** (paso 1). En muchas especies animales, la blástula es hueca o parcialmente hueca. En cuanto comienza la gastrulación, las células empiezan a moverse hacia este espacio mediante una invaginación, similar a la que

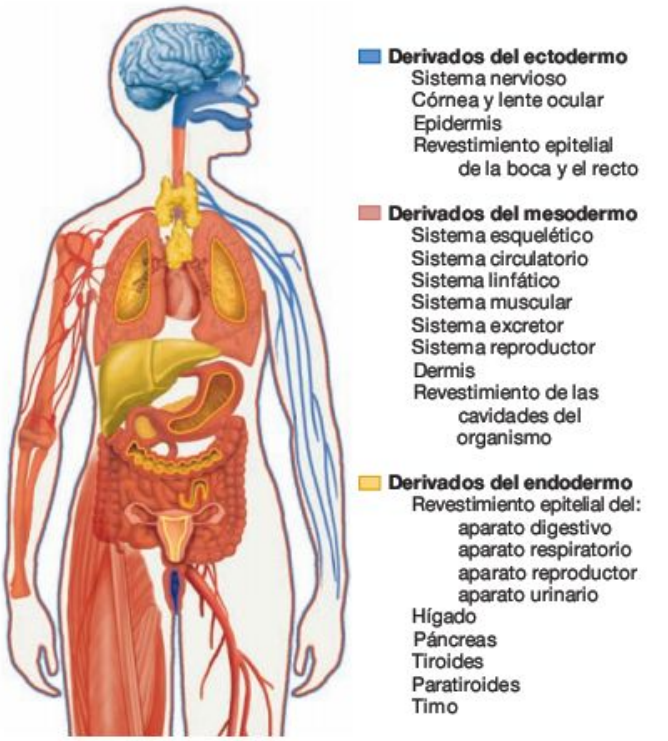


FIGURA 22.10 Los tres tejidos embrionarios dan lugar a distintos tejidos y órganos adultos.

PREGUNTA En una gástrula, el mesodermo está metido entre el ectodermo en la parte externa del embrión y el endodermo en la parte interna. Relaciona esta observación con las posiciones de los tejidos y órganos adultos derivados del mesodermo, el ectodermo y el endodermo.

se forma cuando metes un dedo en un globo (paso 2). En las ranas, esta invaginación tiene la forma de una hendidura y finalmente forma el **blastoporo.** Las células de la periferia siguen moviéndose hacia el interior del embrión a través del blastoporo, formando la parte inicial del intestino o del tubo digestivo (paso 3). Cuando la gastrulación se ha completado, las células del ectodermo, el mesodermo y el endodermo están dispuestas en tres capas diferentes (paso 4).

El otro gran resultado de la gastrulación es que los principales ejes del organismo se vuelven visibles. En las ranas, por ejemplo, el blastoporo se convierte en el ano y la región justo por encima del mismo (como se ve en la Figura 22.11) en la parte dorsal o posterior del embrión. De este modo, los ejes antero-posterior y dorsal-ventral del cuerpo se vuelven visibles. Estos ejes se determinaron de una manera parcial en el desarrollo temprano gracias a los determinantes citoplasmáticos tipo Bicoid almacenados en el óvulo y divididos en blastómeros durante la segmentación.

Como comparación con la gastrulación de la rana, la serie de microfotografías de la **Figura 22.12** muestra la secuencia de acontecimientos durante la gastrulación de un erizo de mar.

Si entiendes los conceptos principales de la gastrulación, deberías ser capaz de (1) describir los movimientos celulares que tienen lugar en los paneles 2 y 3 de la Figura 22.12, (2) nombrar las tres capas de tejido embrionario y el eje antero-

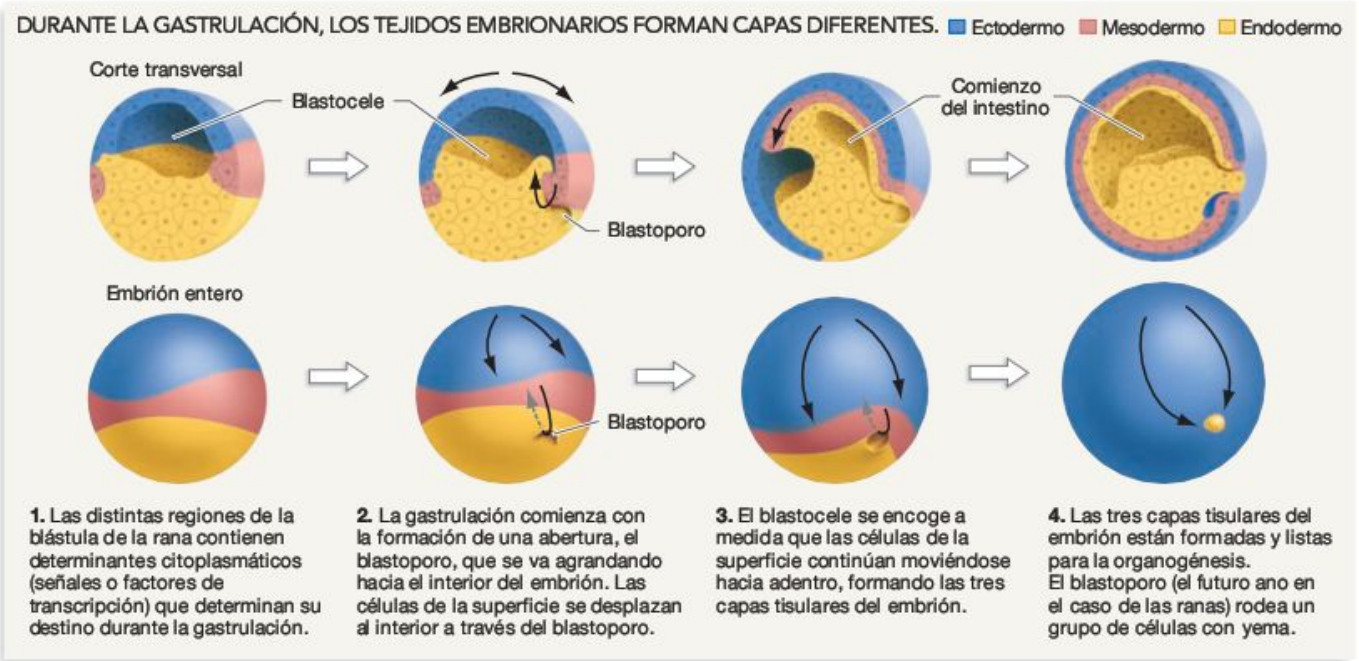


FIGURA 22.11 Durante la gastrulación tienen lugar movimientos celulares muy precisos.

EJERCICIO En ranas, la abertura inicial del blastoporo es lo que se convertirá en la parte dorsal de la larva y el adulto, constituyendo el blastoporo su ano. En el último dibujo, marca dónde se van a desarrollar la cabeza, la cola, la espalda y el vientre.

posterior visible al final de la gastrulación (panel 6) y (3) nombrar un tipo de movimiento celular que ocurre en la gastrulación del erizo de mar pero no en la de la rana: la migración de células individuales de la capa celular externa al interior del embrión.

Las investigaciones actuales sobre la gastrulación se centran en comprender cómo se mueven las células de una manera tan organizada, en el mecanismo responsable del movimiento en sí, y en cómo navegan las células. Pero, como el embrión, se va a pasar a la siguiente fase de la secuencia del desarrollo: la formación de tejidos, órganos y otras estructuras básicas a medida que el organismo cobra forma.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Early Stages of Animal Development

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La gastrulación consiste en amplios movimientos celulares que reorganizan las células embrionarias dando como resultado la formación de capas germinales embrionarias.
- Una vez que la gastrulación se haya completado, los ejes principales del cuerpo se hacen visibles y los órganos y otras estructuras pueden empezar a formarse.

Deberías ser capaz de...

1) Nombrar las tres capas germinativas del embrión.
2) Describir los tejidos y los órganos a los que da lugar cada una de esas capas en el adulto.

FIGURA 22.12 La secuencia de acontecimientos durante la gastrulación varía dependiendo de las especies. Estas microfotografías muestran fases de la gastrulación del erizo de mar. Observa que algunas células se separan de la superficie interna de la capa externa de células del embrión y migran hacia el interior individualmente.

22.5 Organogénesis

La **organogénesis** («origen de los órganos») es el proceso de formación de órganos y tejidos que comienza una vez que la gastrulación se ha completado y que las capas germinativas del embrión están en su sitio. Durante la organogénesis, las células proliferan y se diferencian, es decir, se convierten en un tipo de célula especializada. Las células diferenciadas tienen una estructura y una función características porque expresan una serie de genes concretos.

Como se vio en el Capítulo 21, la diferenciación es un proceso progresivo y gradual. A las células se les asigna un destino mucho antes de que se diferencien, es decir, antes de que comiencen a producir los productos específicos para un cierto tipo de células. Esta observación es lógica, dado que un compromiso irreversible de convertirse en un tipo particular de célula es el final de una larga y compleja secuencia de acontecimientos, mediada por las cascadas de señales intercelulares que interaccionan y los factores de transcripción reguladores de los que se habló en el Capítulo 21.

Para explorar cómo tiene lugar, se considera cómo se forma el tejido muscular y después cómo se diferencian las células musculares. ¿Qué hace que las células mesodérmicas indiferenciadas formen tejido muscular y empiecen a producir las proteínas específicas de los músculos que posibilitan que podamos respirar, caminar y pasar las páginas de los libros de texto?

Organización del mesodermo en somitas: precursores de los músculos, el esqueleto y la piel

La **Figura 22.13** ilustra algunos de los acontecimientos clave que tienen lugar cuando comienza la organogénesis en ranas, seres humanos y otros vertebrados. En este corte transversal de un embrión de rana, la parte dorsal (la espalda) del individuo está en la parte superior y la ventral (el vientre) en la inferior. Ya deberían sonarte las capas llamadas ectodermo, mesodermo y endodermo del paso 1, junto con la cavidad inicial del intestino. Pero también ha aparecido una nueva estructura en el mesodermo dorsal, un elemento parecido a una barra llamado **notocorda.** Puedes ver esta estructura en el corte transversal de la figura y discurre a lo largo del eje anteroposterior del embrión, justo debajo de la superficie dorsal. La notocorda solo se da en el grupo de animales denominados **cordados,** en el que se incluyen los seres humanos y otros vertebrados. En algunas especies de cordados, la notocorda es una estructura de larga duración que funciona como un simple esqueleto interno, armando y fortaleciendo el cuerpo y haciendo que los seres que lo poseen puedan conseguir un desplazamiento al nadar. Pero en especies como las ranas y los seres humanos, la notocorda es efímera. Solo aparece en los embriones. A medida que avanza la organogénesis, muchas de las células de la notocorda sufren apoptosis, la muerte celular programada.

Entonces, ¿para qué sirve la notocorda en estas especies? Funciona como un elemento clave de organización durante la organogénesis. Como muestra el paso 2 de la Figura 22.13, las células en la notocorda o cerca de ella producen moléculas de señalización que inducen al ectodermo, situado en la parte dorsal (trasera) del embrión, a doblarse. Más concretamente, las señales de la notocorda desencadenan cambios enormes en los elementos del citoesqueleto que están dentro de las células ectodérmicas dorsales. Según se reorganiza el citoesqueleto, las células ectodérmicas se alargan y después se constriñen en su extremo dorsal para ampliarse en el extremo ventral. Este proceso hace que la lámina de células se vaya doblando hacia arriba. A medida que avanza, se forma una estructura llamada **tubo neural** (paso 3). Este es el precursor del cerebro y de la médula espinal. Además de producir señales que dirigen la formación del tubo neural, la notocorda proporciona un soporte físico a medida que las células ectodérmicas se van doblando hasta alcanzar su configuración final.

Una vez que se forma el tubo neural, la organogénesis continúa cuando las células mesodérmicas cercanas se organizan en bloques de tejido llamados **somitas.** Los somitas se forman a ambos lados del tubo neural, a lo largo del cuerpo (**Figura**

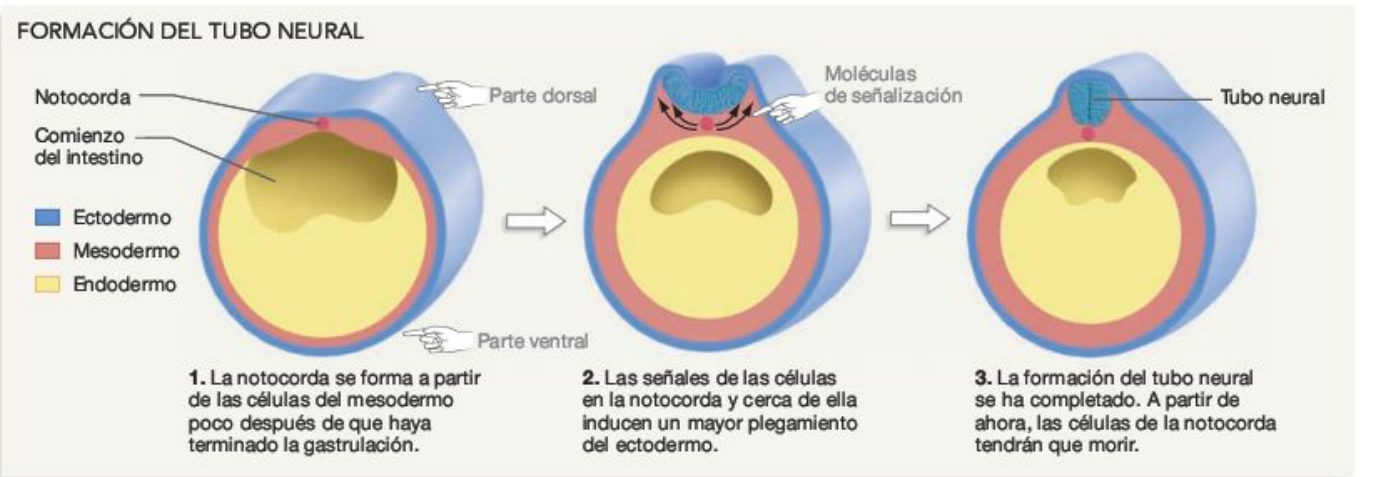
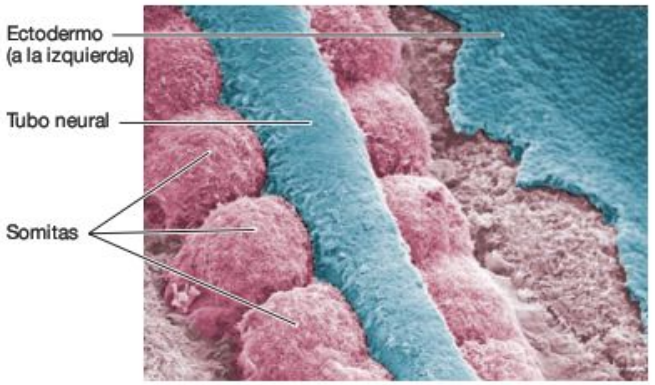


FIGURA 22.13 La notocorda y el tubo neural se forman al comienzo de la organogénesis. En los vertebrados, la notocorda se forma a partir de las células del mesodermo poco después de que haya terminado la gastrulación. Las moléculas producidas en la notocorda o cerca de ella inducen la formación del tubo neural y de otras estructuras a lo largo de la parte dorsal (la espalda) del embrión.

(a) Vista superficial de los somitas.



(b) Sección transversal de los somitas.

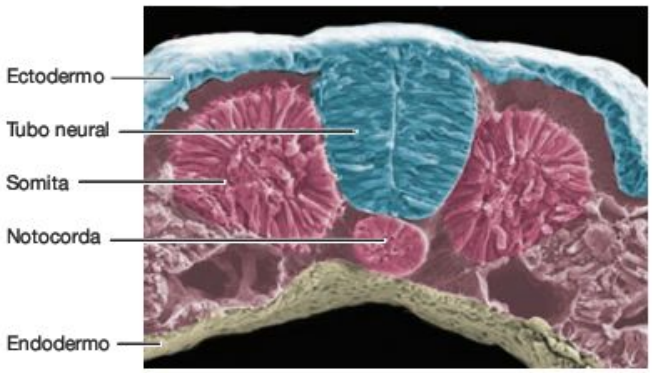


FIGURA 22.14 Los somitas se forman a ambos lados del tubo neural. Los somitas están compuestos por células mesodérmicas.

22.14). La formación de somitas es una respuesta a los cambios en las moléculas de adhesión de las células que mantienen a las células mesodérmicas unidas unas a otras (véase el Capítulo 8).

Los somitas son estructuras efímeras, como la notocorda. Pero marcando las células y haciéndoles un seguimiento, los investigadores han descubierto que las células mesodérmicas de un somita están destinadas a formar una variedad de estructuras. A medida que avanza su desarrollo, no mueren como las de la notocorda. En su lugar, se dividen en poblaciones diferentes que migran a su ubicación final en el embrión en desarrollo y continúan proliferando. Estos movimientos celulares son esenciales para la organogénesis. Las células de los somitas forman las vértebras y las costillas, las capas más profundas de la piel de la espalda y los músculos de esta, de las paredes del organismo y de las extremidades. Como muestra la **Figura 22.15,** el destino de la célula de un somita depende de su posición en un momento concreto durante la organogénesis.

Transplantando células de un lugar a otro en esta estructura poco después de la formación de los somitas, los investigadores demostraron que cualquier célula de un somita puede convertirse en uno de los elementos del organismo derivados de los somitas. Como ejemplo, los biólogos transplantaron células de varias ubicaciones al extremo de los somitas más alejado, del tubo neural. Al final, todos los transplantes acabaron formando músculos de las extremidades (**Figura 22.16**). Sin

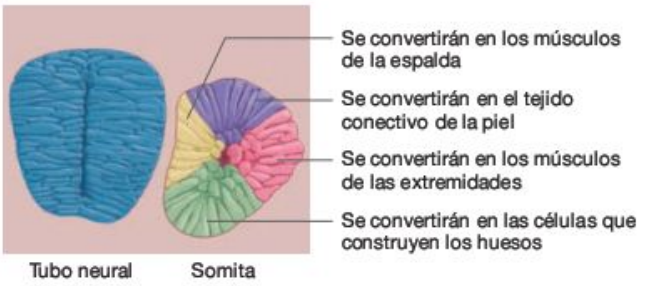


FIGURA 22.15 Las células que hay en los somitas dan lugar a una variedad de tejidos. Cada somita terminará por dividirse en distintas poblaciones de células, cada una con un destino diferente. Dentro de un somita, la posición de las células determina su destino.

embargo, las células transplantadas más tarde a lo largo del desarrollo no se convirtieron en el tipo de célula asociada con su nueva posición. En su lugar, estas células transplantadas se diferenciaron en los tipos de células que formarían normalmente en su posición original, aun cuando ahora se encontraban en un lugar nuevo e inapropiado.

A medida que madura el somita, sus células se van determinando de manera irreversible, lo que quiere decir que acabarán diferenciándose en un tipo específico de célula, basado en su ubicación dentro del somita. Los experimentos de este tipo ilustran la observación general de que el destino de una célula se fija mediante un proceso gradual.

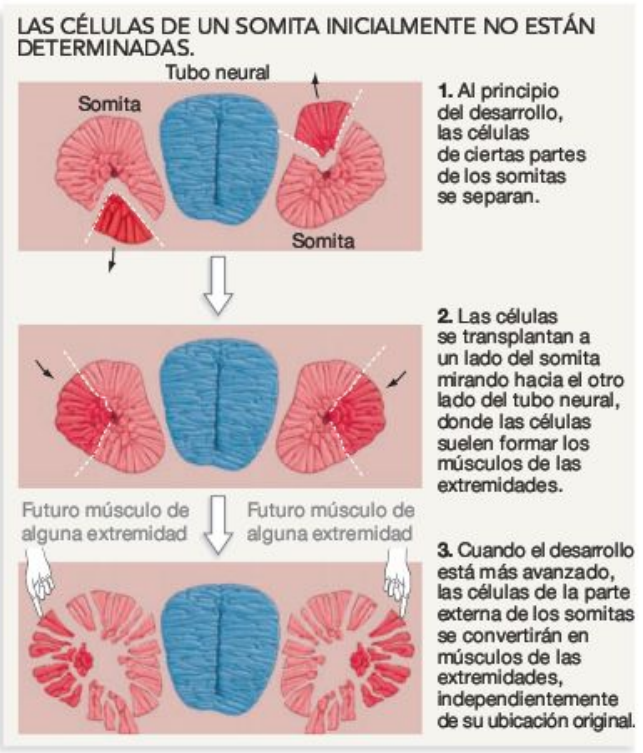


FIGURA 22.16 Evidencia experimental de la diferenciación progresiva de las células mesodérmicas en somitas. Transplantando células al comienzo de la formación de los somitas a nuevos emplazamientos en esta estructura, los investigadores demostraron que las células no están determinadas desde el principio.

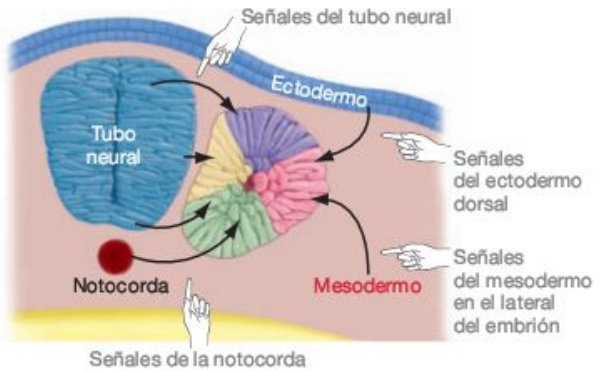


FIGURA 22.17 Las células de los somitas se diferencian en respuesta a las señales de los tejidos cercanos. Las células de los somitas se determinan en respuesta a señales procedentes del tubo neural, de la notocorda y del ectodermo y el mesodermo cercanos.

Los estudios recientes acerca de este proceso, llamado **determinación,** han demostrado que las distintas poblaciones de células de un somita se diferencian en respuesta a distintas combinaciones locales de señales intercelulares. La **Figura 22.17** ilustra cómo esas señales se difunden a partir de las células de la notocorda, del tubo neural y del ectodermo y mesodermo cercanos para actuar sobre poblaciones específicas de las células objetivo del somita. Estas combinaciones únicas de señales intercelulares dirigen el movimiento de las células del somita cuando la estructura se rompe y desencadena la producción de los factores de transcripción necesarios para la expresión de las proteínas específicas de los músculos, de los huesos o de la piel.

La organogénesis comienza con la formación de estructuras embrionarias como la notocorda, el tubo neural y los somitas. Continúa con la formación de huesos, músculos, piel y otros órganos y tejidos del individuo joven o en estado de larva. En este punto, las células empiezan a expresar las proteínas específicas de los tejidos. A continuación se verá cómo ocurre este paso crucial con células musculares como ejemplo.

Diferenciación de células musculares

En un somita, ¿por qué a las células situadas más lejos del tubo neural se les asigna la producción de músculo? Harold Weintraub y su equipo contestaron experimentando con mioblastos. Un mioblasto es una célula determinada para convertirse en célula muscular pero que aún no ha comenzado a producir proteínas musculares específicas. En concreto, formularon la hipótesis de que los mioblastos contienen al menos una proteína reguladora que les asigna su destino. Pensaban que los mioblastos empiezan a producir esta proteína determinante de los músculos después de recibir una serie adecuada de señales intercelulares procedente de los tejidos cercanos. De hecho, estaban buscando un factor de transcripción regulador en los mioblastos que establezca: «Me voy a convertir en célula muscular.»

La **Figura 22.18** da una idea general de cómo los biólogos fueron buscando esta proteína hipotética. Comenzaron aislando los mRNA de los mioblastos y utilizando transcriptasa inversa (también llamada transcriptasa reversa) para convertir los mRNA en cDNAs (pasos 1 y 2). Como los mioblastos transcriben genes necesarios para que funcione una célula

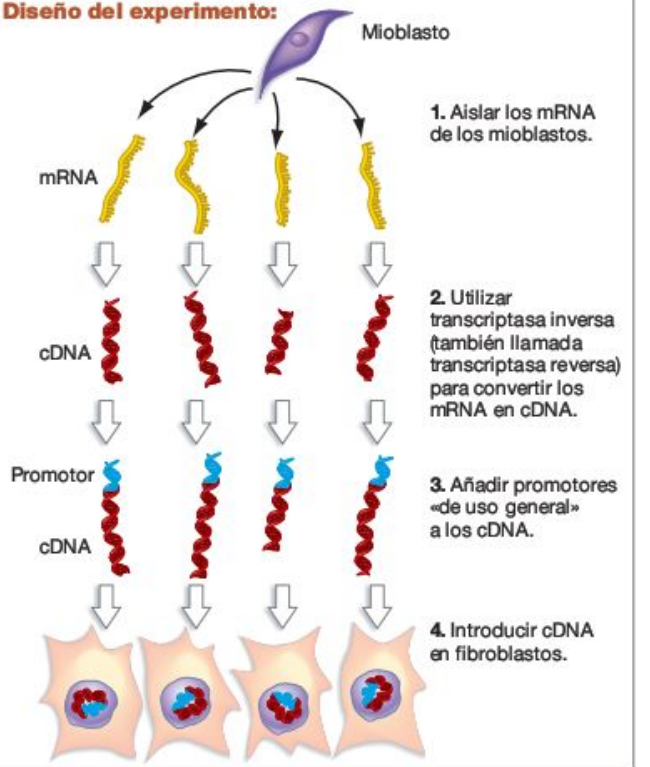
Experimento

Pregunta: ¿Por qué las células del exterior de los somitas acaban produciendo músculo en respuesta a las señales que reciben?

Hipótesis: Las señales intercelulares desencadenan la producción de una proteína (o varias proteínas) reguladoras que asignan su destino a los mioblastos.

Hipótesis nula: Los mioblastos no contienen una proteína reguladora que les asigne su destino.

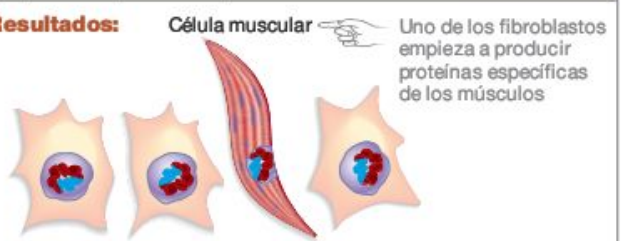
Diseño del experimento:



Predicción: Uno de los cDNA derivados de los mioblastos convertirá a los fibroblastos en células que producen proteínas específicas de los músculos.

Predicción de la hipótesis nula: Ninguno de los cDNA derivados de los mioblastos convertirá a los fibroblastos en células que producen proteínas específicas de los músculos.

Resultados:



Conclusión: Las células de la parte exterior de los somitas contienen una proteína reguladora (posteriormente llamada MyoD) que les manda diferenciarse en músculo.

FIGURA 22.18 Un gen que causa la diferenciación de la célula muscular.

PREGUNTA ¿Por qué tuvieron que añadir los investigadores un promotor «de uso general» a los cDNA?

muscular, esos cDNA representaban los genes específicos de los músculos. Después, los biólogos añadieron un tipo de promotor a los cDNA que aseguraría la expresión de los genes en cualquier tipo de célula (paso 3). Finalmente, introdujeron los genes recombinantes en células no musculares llamadas fibroblastos e hicieron un seguimiento del desarrollo de las células transformadas (paso 4). Como habían predicho, uno de los cDNA derivados de los mioblastos convirtió a los fibroblastos en células musculares. Los experimentos de seguimiento demostraron que el mismo gen podía convertir células pigmentarias, nerviosas, de grasa y del hígado en células que produjeran las proteínas específicas de los músculos.

El grupo de Weintraub bautizó al producto proteínico de este gen **MyoD,** por *d*eterminación del *mio*blasto (en inglés). El trabajo posterior demostró que el gen *MyoD* codifica un factor de transcripción regulador y que la proteína MyoD se une a elementos activadores localizados desde el inicio en los genes específicos de los músculos. Además, la proteína MyoD activa la expresión del gen *MyoD*. Esto significa que una vez que se activa el gen *MyoD*, desencadena su propia expresión, es decir, que el gen continúa transcribiéndose. Tamboién se ha descubierto que son necesarios genes estrechamente relacionados con *MyoD* para la diferenciación de las células musculares.

Para poner contextualizarlo, recuerda la secuencia de eventos que ocurría en el desarrollo temprano y los principios del desarrollo del Capítulo 21. Para entender por qué las células musculares de tu bíceps se convirtieron en células musculares, tienes que pensar que todo empezó con un óvulo dentro de tu madre. Después de que la fecundación desencadenara el principio de la segmentación, ciertas células del blastocito comenzaron a producir señales que provocaron las cascadas de genes reguladores, es decir, cambios en la expresión genética que ocasionaron que unas células concretas se convirtieran en mesodermo en tu espalda. Durante la gastrulación, estas células se movieron hasta situarse en posición. Al principio de la organogénesis, las señales de la notocorda y de las células cercanas indujeron que ciertas poblaciones de células de los somitas produjeran MyoD y otras proteínas determinantes de los músculos. Como respuesta, a estas células diana se les asignó convertirse en músculo y moverse hacia tu brazo según se iban formando. Posteriormente, las células que contenían MyoD empezaron a expresar proteínas musculares específicas.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

En la mayoría de los animales, la fecundación depende de interacciones específicas entre las proteínas de las membranas plasmáticas del espermatozoide y el óvulo.

El desarrollo animal comienza con la formación de los gametos en los padres. Los espermatozoides aportan un genoma haploide y un centriolo al embrión. Por el contrario, los óvulos aportan gran cantidad de citoplasma al embrión además de un genoma haploide y un centriolo. El citoplasma del óvulo suele contener determinantes citoplasmáticos y una gran reserva de nutrientes.

La fecundación es la interacción intercelular mejor conocida, principalmente debido a observaciones y estudios experimentales realizados sobre los óvulos y los espermatozoides de los erizos de mar. Cuando el espermatozoide de un erizo de mar hace contacto con la capa gelatinosa que rodea al óvulo, las enzimas liberadas por el espermatozoide digieren la capa de gelatina y las proteínas de unión de la cabeza del espermatozoide se unen a los receptores del óvulo. Cuando el núcleo del espermatozoide penetra en el óvulo, una membrana de fecundación se separa de la membrana plasmática celular del óvulo y protege contra fecundaciones múltiples.

Deberías ser capaz de dibujar el aspecto que podría tener la interacción denominada de la «llave y la cerradura» entre la bindina y la fertilicina, y explicar por qué las interacciones entre aminoácidos específicos de las dos proteínas causarían la unión.

Las primeras divisiones celulares convierten al óvulo fertilizado en una masa de células. El destino de esas células depende de los determinantes citoplasmáticos que contengan, de las señales que reciban o de una combinación de ambos.

El desarrollo embrionario temprano comienza con la segmentación, una serie de divisiones celulares que dividen el citoplasma del óvulo en un gran número de células. Durante la segmentación, se distribuye una variedad de señales y de factores de transcripción reguladores a los diferentes blastómeros. Como resultado, los distintos blastómeros tienen distintos destinos.

Deberías ser capaz de describir cómo se divide el mRNA Bicoid en células durante la segmentación en un embrión de mosca de la fruta.

Al principio del desarrollo, las células llevan a cabo movimientos masivos y coordinados para formar las diferentes capas de tejido. Cada una de esas capas da lugar a distintos grupos de tejidos y órganos en el adulto.

Una vez que la segmentación se ha completado, el embrión consiste en una masa de células. Los estudios realizados con colorantes y otras herramientas han demostrado que las células embrionarias realizan unos movimientos espectaculares durante la gastrulación. Estos movimientos ordenan los tejidos embrionarios en tres capas: el endodermo, el mesodermo y el ectodermo, y hacen visibles los ejes corporales dorso-ventral y cabeza-cola.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Early Stages of Animal Development

A medida que avanza el desarrollo, la formación de órganos especializados y otras estructuras depende de las señales intercelulares, de la proliferación celular, de los movimientos celulares y de la diferenciación. Esta se ha completado una vez que las células expresan las proteínas específicas de los tejidos.

Los tejidos, los órganos y otras estructuras se forman durante la fase de desarrollo llamada organogénesis. Al principio de la organogénesis de los vertebrados, las células de una estructura efímera denominada notocorda emiten señales intercelulares que inducen la formación de un tubo neural, precursor del cerebro y la médula espinal. Cerca del tubo neural se forman bloques de células mesodérmicas llamadas somitas. En respuesta a las señales intercelulares procedentes de la notocorda, del tubo neural y de otros tejidos cercanos, las células de los somitas se mueven hacia nuevas posiciones, proliferan y empiezan a expresar las proteínas específicas de los tejidos.

Deberías ser capaz de describir cómo se relacionan los genes reguladores y las cascadas de señalización descritas en el Capítulo 21 con el proceso gradual de la diferenciación descrito en este capítulo.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿En qué son similares la membrana vitelina de los erizos de mar y la zona pelúcida de los mamíferos?
   a. Ambas son cubiertas gelatinosas que protegen al óvulo.
   b. Ambas contienen gránulos corticales, lo que impide la polispermia.
   c. Ambas contienen reservas de Ca^{2+}, lo que impide la polispermia.
   d. Ambas son matrices extracelulares a las que se une el espermatozoide para digerirlas.
2. ¿Qué ocurre durante la reacción acrosómica?
   a. La bindina se une al receptor del óvulo para el espermatozoide.
   b. Las membranas plasmáticas del óvulo y el espermatozoide se unen.
   c. Las enzimas que digieren la capa gelatinosa del óvulo se liberan y unos microfilamentos existentes en la punta de la cabeza del espermatozoide se polimerizan formando una protuberancia.
   d. Los gránulos corticales se fusionan con la membrana plasmática, desencadenando la formación de la membrana de fecundación.
3. ¿Qué ocurre durante la segmentación?
   a. Se forma el tubo neural, precursor del cerebro y de la médula espinal.
   b. Se forman las células basal y apical, precursoras del suspensor en el caso de las plantas y del embrión en el caso de los animales, respectivamente.
   c. El óvulo fecundado se divide sin que haya crecimiento, formando una masa de células.
   d. Unos movimientos celulares masivos hacen visibles los ejes primarios del cuerpo y organizan los tres tejidos embrionarios.
4. ¿Qué ocurre durante la gastrulación?
   a. Se forma el tubo neural, precursor del cerebro y la médula espinal.
   b. Se forman las células basal y apical, precursoras del suspensor en el caso de las plantas y del embrión en el caso de los animales, respectivamente.
   c. El óvulo fecundado se divide sin que haya crecimiento, formando una bola de células.
   d. Unos movimientos celulares masivos hacen visibles los ejes primarios del cuerpo y organizan los tres tejidos embrionarios.
5. En animales, ¿qué tejidos adultos y órganos se derivan del ectodermo?
   a. El revestimiento del aparato digestivo y los órganos asociados.
   b. La sangre, el corazón, los riñones, el hueso y el músculo.
   c. Las células nerviosas y la piel.
   d. El blastoporo y el blastocele.
6. Durante la organogénesis en los vertebrados, ¿cuál de las siguientes opciones no ocurre?
   a. El establecimiento del eje anteroposterior.
   b. La diferenciación de células.
   c. El desplazamiento de las células hacia nuevas posiciones.
   d. El envío de muchas señales intercelulares.

Respuestas: 1. d; 2. c; 3. c; 4. d; 5. c; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Dibuja un espermatozoide y un óvulo animal típico y nombra las estructuras principales. Haz una lista con las contribuciones a los descendientes que hace el espermatozoide en comparación con las del óvulo.
2. ¿Por qué es lógico observar que las interacciones espermatozoide-óvulo son extremadamente específicas de cada especie en el caso de los erizos de mar pero mucho menos en el de los mamíferos?
3. Los blastómeros parecen idénticos. Explica por qué no lo son.
4. Describe tres elementos de la cascada de señales intercelulares y de los factores de transcripción reguladores que motiven la diferenciación de las células musculares en embriones humanos.
5. ¿Por qué el ectodermo, el mesodermo y el endodermo reciben el nombre de capas germinativas?
6. Da un ejemplo de cómo cada uno de los cuatro procesos fundamentales de desarrollo, la proliferación celular, los movimientos celulares, las señales intercelulares y la diferenciación, desempeña un papel en el desarrollo animal.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

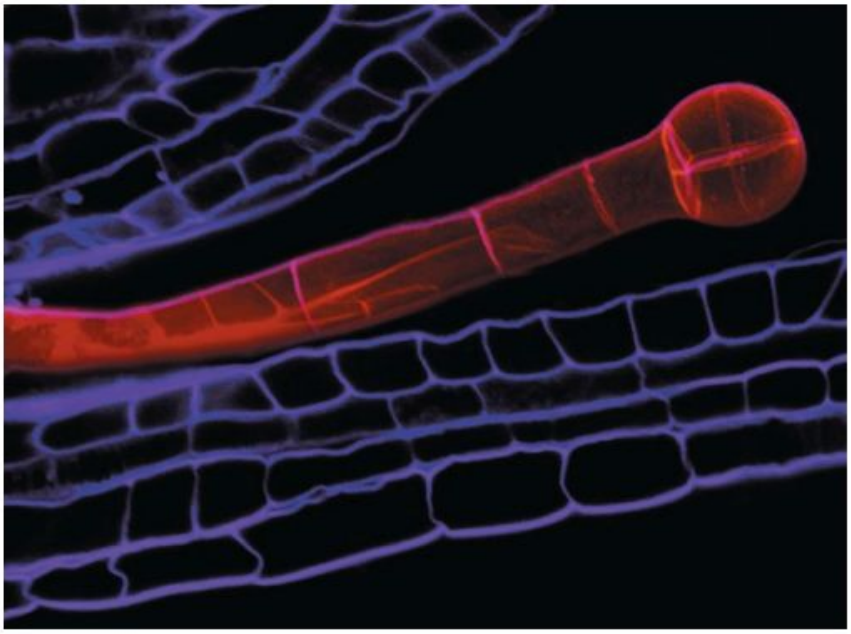
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. A nivel de los aminoácidos, explica por qué la bindina presente en el espermatozoide del erizo de mar *Strongylocentrotus purpuratus* se une al receptor para espermatozoides presente en los óvulos de *S. purpuratus*, pero por qué la bindina de otras especies de *Strongylocentrotus* no puede.
2. Una molécula llamada α-amanitina inhibe la traducción. Cuando los investigadores tratan los huevos de la mosca de la fruta con este compuesto, las primeras fases de la segmentación se realizan con normalidad después de la fecundación. ¿Qué conclusión puedes sacar de este experimento?
3. Los óvulos de los organismos marinos llamados ascidias contienen un pigmento amarillo. Los blastómeros que contienen este pigmento amarillo se convierten en células musculares. Formula una hipótesis para explicar esta observación.
4. Una molécula que se uniera a las glucoproteínas de la zona pelúcida humana, ¿serviría como anticonceptivo efectivo? Explica por qué o por qué no.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Introducción al desarrollo de las plantas

23



Las células rojas son un embrión de *Arabidopsis thaliana* en la fase de 8 células; las células de color púrpura son parte de la cubierta de semillas. Este capítulo explora cómo los embriones vegetales se desarrollan hasta hacerse adultos y continúan creciendo y reproduciéndose a lo largo de toda su vida.

CONCEPTOS CLAVE

- Hay varios aspectos del desarrollo de las plantas que contrastan con el de los animales: las plantas se desarrollan continuamente, destinan células a la producción de gametos en una fase tardía del desarrollo y los producen por mitosis.
- En las plantas de flor, la doble fecundación da como resultado la producción de un cigoto y de un tejido nutritivo que sustenta la embriogénesis.
- La embriogénesis da como resultado la formación de los principales ejes del cuerpo y de los tres tipos de tejido embrionario.
- El desarrollo vegetativo está basado en meristemas en los que tiene lugar la división celular a lo largo de la vida, produciendo células que llegan a diferenciarse.
- Cuando un meristema pasa de desarrollo vegetativo a reproductivo, los factores de transcripción reguladores, que controlan la posición y la identidad de los órganos florales, se activan.

Alrededor del año 2.700 a. C., tal vez menos de un siglo antes de que se construyeran las primeras pirámides del antiguo Egipto, tuvo lugar un suceso notable en la ladera de una montaña al suroeste de Norteamérica. Un espermatozoide y un óvulo de un pino erizo se unieron para formar un cigoto. La descendencia producida por aquel acontecimiento tan feliz ha seguido creciendo y desarrollándose desde entonces... durante más de 4.700 años.

A diferencia de muchos animales, las plantas siguen creciendo y desarrollándose a lo largo de su vida, aunque duren un par de semanas o miles de años. Un ejemplo espectacular de este desarrollo continuo es que todo el sistema de brotes por encima del suelo en muchas especies vegetales muere cada otoño y vuelve a crecer en la primavera siguiente. Una característica del desarrollo de las plantas es que los procesos esenciales de desarrollo de proliferación y expansión celular, diferenciación e interacciones intercelulares ocurren durante la vida.

Además, la mayoría de las células vegetales mantiene la capacidad de desdiferenciarse, es decir, de dejar de producir una serie concreta de proteínas específicas de los tejidos y empezar a producir proteínas típicas de un tipo de tejido distinto. Por ejemplo, bajo las circunstancias adecuadas, una célula fotosintética sita en un tallo de la planta puede desdiferenciarse y dar lugar a células que funcionen como células de reserva en una raíz. Pero ninguna de tus células musculares o nerviosas dará lugar nunca a células hepáticas. Ciertos aspectos del desarrollo animal pueden ser flexibles, pero es un desarrollo rígido e inflexible en comparación con el de las plantas.

Las diferencias entre el desarrollo de las plantas y el de los animales no debería sorprender, dada la variedad de sus formas de vida. La mayoría de los animales se mueve para encontrar alimentos y parejas, mientras que las plantas están fijas en el suelo, fabrican su propio alimento y utilizan el agua, el viento o a los insectos para que transporten sus gametos. Además, la multice-

FIGURA 23.1 *Arabidopsis thaliana* es un organismo modelo importante de la biología del desarrollo.

PREGUNTA ¿Cuáles son los atributos de un organismo modelo? ¿En qué sentido *Arabidopsis* es un «modelo»?

lularidad evolucionó independientemente en los dos linajes. En el Capítulo 8 se ha repasado la evidencia de que la multicelularidad ha evolucionado muchas veces durante la historia de la vida. Aquel capítulo también analizó algunas de las consecuencias de la evolución independiente de la multicelularidad en plantas y animales, incluyendo las diferencias en la composición química de las matrices extracelulares animales y vegetales, y los mecanismos de contacto y adherencia intercelulares.

El objetivo de este capítulo es explorar los hechos que tienen lugar a medida que la planta se desarrolla desde un óvulo fecundado hasta un adulto que se puede reproducir y que continúa creciendo y desarrollando nuevos tejidos y órganos a lo largo de su vida. En este capítulo se hablará de las plantas de flor llamadas eudicots (véase el Capítulo 30), porque son las que presentan mayor riqueza de especies y abundancia de plantas del mismo grupo. En muchos casos, nuestro organismo modelo será una pequeña planta llamada *Arabidopsis thaliana*, que resulta ser la planta de flor más estudiada de todas (**Figura 23.1**). El éxito de *Arabidopsis* como organismo modelo en genética y biología del desarrollo se debe a que es relativamente fácil cultivarla en el invernadero, produce gran cantidad de descendencia y su ciclo vital se completa en solo seis semanas. Aun cuando su expectativa de vida sea corta y su organismo de pequeño tamaño, los individuos son lo suficientemente complejos como para que su estudio sea interesante.

La historia de la vida de una planta comienza con la formación de gametos y la fecundación (**Figura 23.2**). En *Arabidopsis* y otras plantas de flor, el óvulo es fecundado dentro de una estructura protectora parecida a un útero llamada **folículo ovárico.** El desarrollo continúa dentro del folículo ovárico con la **embriogénesis** (literalmente, «origen del embrión»). En muchas especies vegetales, la embriogénesis termina con la maduración del folículo ovárico en una **semilla,** una estructura que contiene el embrión y una reserva de nutrientes rodeados de una capa protectora. El embrión puede permanecer dentro de la semilla en un estado latente, en el que no crece, durante meses, años o, en algunos casos, siglos. Sin embargo, cuando las condiciones son favorables la semilla **germina,** lo que quiere decir que reanuda el crecimiento, para formar una plántula. La organogénesis continúa durante toda la vida, formando los tres órganos vegetativos: las raíces, las hojas y los tallos. Los **órganos vegetativos** son las partes no reproductoras del organismo de la planta. Posteriormente, las células del tallo se convertirán en estructuras reproductoras, iniciando la producción de gametos y la fase sexual del ciclo de vida de la planta.

Debería surgir un aspecto común a medida que vayas estudiando los pasos de esta secuencia. A pesar de las numerosas diferencias entre el desarrollo animal y el vegetal, en ambos subyacen los principios comunes descritos en el Capítulo 21. A medida que las células vegetales proliferan, se dividen en orientaciones concretas y se expanden en direcciones específicas. En algunos casos, los resultados son análogos a los conseguidos por

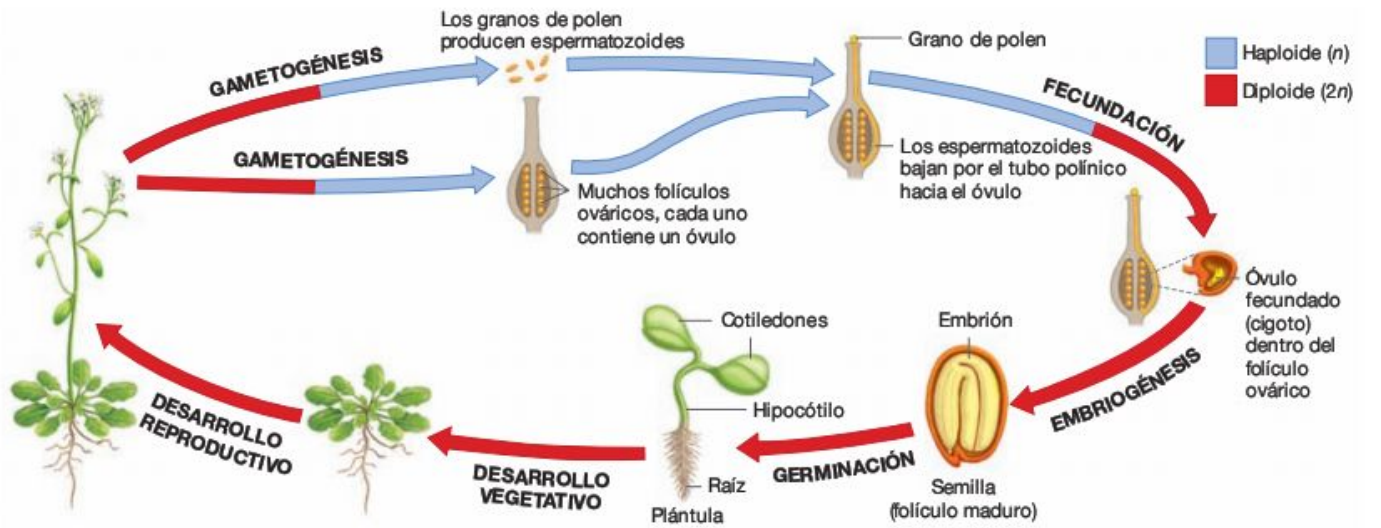


FIGURA 23.2 Resumen del desarrollo en *Arabidopsis*. Este capítulo muestra los hechos en la vida de una planta, desde la fecundación y la embriogénesis hasta el desarrollo vegetativo y reproductivo.

los movimientos celulares que tienen lugar durante el desarrollo animal. Las células vegetales en desarrollo también se comunican constantemente mediante señales intercelulares y se diferencian debido a combinaciones específicas de señales intercelulares y factores de transcripción reguladores. Esta unidad de principios subyacentes es uno de los grandes resultados que surgen de la investigación sobre la biología del desarrollo en las plantas.

23.1 Polinización y fecundación

La historia de la polinización y la fecundación empieza con la producción de un grano de polen. Dentro de una flor madura, las células diploides sufren meiosis para formar células haploides que dan lugar a granos de polen. En concreto, las células haploides se dividen por mitosis para formar una estructura de dos células, alrededor de la cual se generará un recubrimiento protector. Como muestra la **Figura 23.3a,** los **granos de polen** resultantes son minúsculos individuos multicelulares. Una de las células dentro del grano de polen dará lugar a un espermatozoide que fecunda al óvulo.

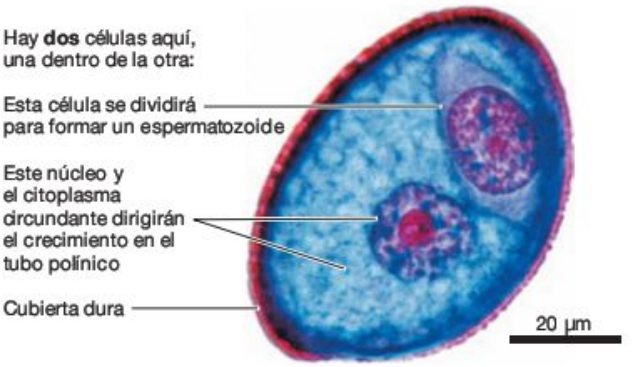
El viento, el agua, los insectos, los murciélagos o cualquier otro agente transporta los granos de polen hasta una flor madura. Si los granos de polen aterrizan sobre una estructura dentro de la flor llamada estigma, se produce una de las interacciones intercelulares mejor estudiadas de toda la biología de las plantas. Para que el proceso de polinización y fecundación se desarrolle con éxito, las proteínas de la superficie del grano de polen tienen que interaccionar con las proteínas de la superficie del estigma (**Figura 23.3b**). Como la bindina uniéndose al receptor del óvulo para el espermatozoide en los erizos de mar (véase el Capítulo 22), estas interacciones impiden que haya fecundación entre los miembros de distintas especies. A veces, las interacciones también evitan la autofecundación, la unión de un espermatozoide y un óvulo del mismo individuo (véase el Capítulo 40).

Si las interacciones proteína-proteína de la superficie del estigma son adecuadas, el polen empieza a crecer y un **tubo polínico** se extiende hacia el óvulo (**Figura 23.3c**). Las investigaciones recientes sugieren que las señales intercelulares liberadas del óvulo en la base de la estructura reproductora femenina o **carpelo** son quienes guían este crecimiento. Antes de que se haya terminado el tubo polínico, una de las células dentro del grano de polen se divide por mitosis para formar dos espermatozoides.

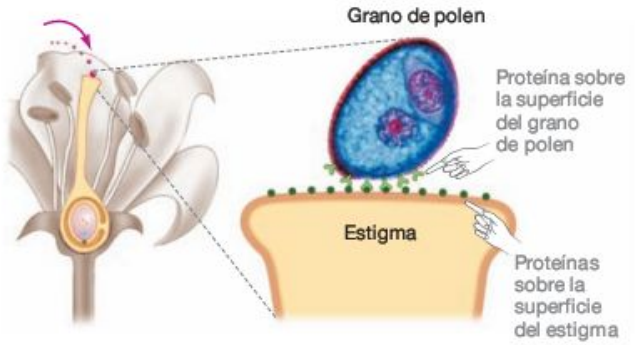
Si piensas en esta última frase durante un instante, te darás cuenta de que este aspecto de la gametogénesis es muy diferente del patrón en el caso de los animales. En plantas, los espermatozoides y los óvulos están producidos por células haploides mediante la mitosis, no por células diploides mediante la meiosis, como en los animales. Este aspecto se explora en el Capítulo 30; la gametogénesis vegetal se analizan en el Capítulo 40.

Otro sorprendente contraste con el desarrollo animal ocurre cuando el tubo polínico alcanza la base del carpelo. Los dos espermatozoides pasan a través de la pared del folículo ovárico y penetran en una estructura que alberga el óvulo y una célula materna que en muchas especies alberga dos núcleos haploides. Un espermatozoide se fusiona con el óvulo para formar el cigoto diploide, mientras que el otro espermatozoide se une con la célula de los dos núcleos haploides para formar una célula

(a) Los granos de polen son microscópicos pero multicelulares.



(b) Los granos de polen interactúan con el estigma.



(c) Los espermatozoides de la planta se dirigen hacia el óvulo a través de un tubo polínico.

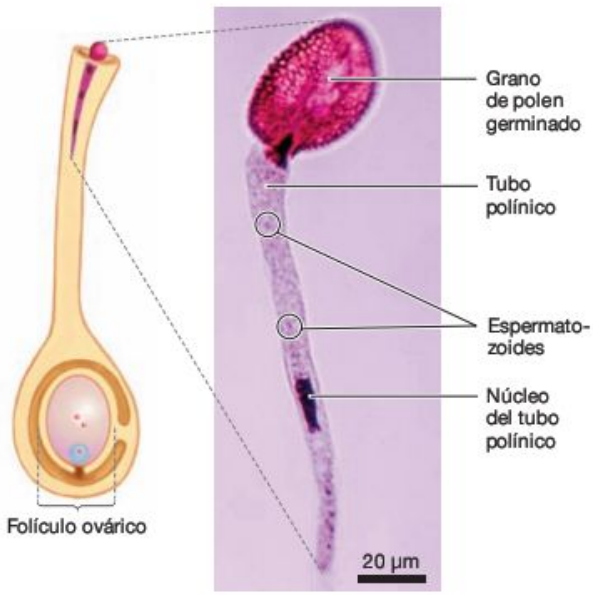
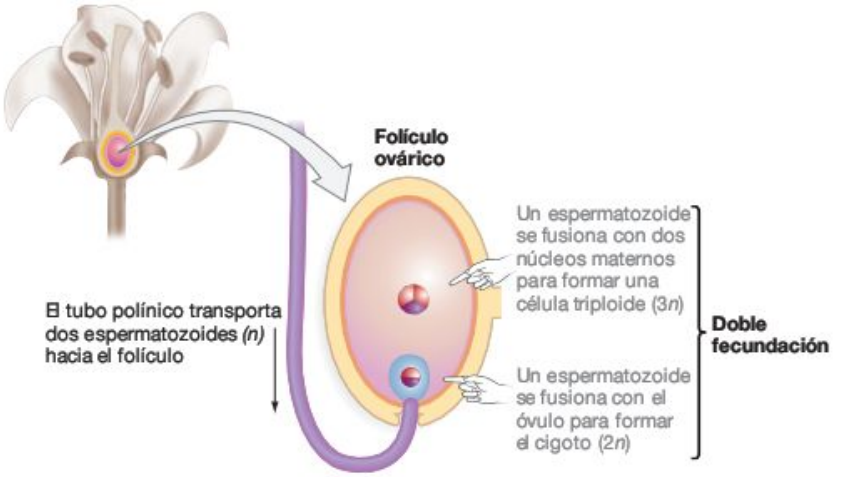


FIGURA 23.3 El proceso de fecundación comienza cuando el polen y el estigma interaccionan. En muchas especies, los espermatozoides se producen por mitosis después de que el grano de polen germine y el tubo polínico empiece a crecer hacia el óvulo.

PREGUNTA ¿En qué se parecen la interacción entre el polen y el estigma en las angiospermas a la interacción entre la bindina y la fertilicina en los erizos de mar?

(a) ¿Cómo ocurre la doble fecundación?



(b) Productos de la doble fecundación en una semilla de trigo.

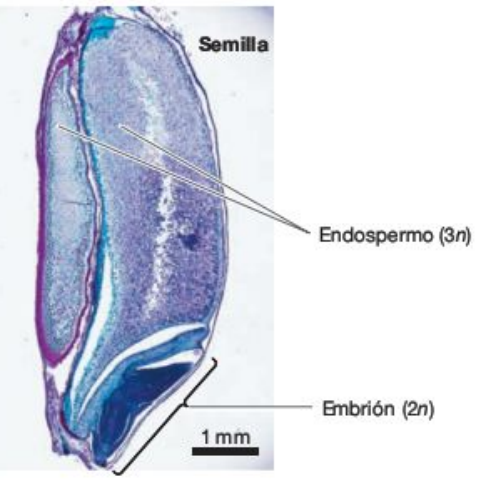


FIGURA 23.4 La doble fecundación ocasiona la formación del endospermo. (a) En plantas en flor, un espermatozoide *(n)* se fusiona con dos o más núcleos haploides maternos cerca del óvulo para formar una célula que da lugar al tejido endospérmico. En muchas especies, las células del endospermo son 3*n*. **(b)** El endospermo es un tejido nutritivo lleno de proteínas, hidratos de carbono, aceites o grasas.

triploide (3*n*). Este hecho se conoce con el nombre de doble fecundación (**Figura 23.4a**).

La célula triploide se divide repetidas veces por mitosis para formar un tejido triploide nutritivo llamado endospermo. El **endospermo** («dentro de la semilla») proporciona las proteínas, los hidratos de carbono y las grasas o aceites necesarios para el desarrollo embrionario, la **germinación de las semillas** y el crecimiento temprano de la plántula. En especies con semillas grandes, el endospermo crece hasta convertirse en una considerable reserva de nutrientes a medida que el folículo ovárico madura (**Figura 23.4b**). Cuando comes trigo, arroz, maíz u otros cereales, lo que estás comiendo es, sobre todo, endospermo. En cuanto a su función, el endospermo es análogo a la yema de los óvulos y los huevos animales. Cuando completa la doble fecundación, está todo listo para la embriogénesis, el desarrollo temprano de un nuevo ser.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La fecundación está basada en interacciones específicas entre las proteínas que están en la superficie de los granos de polen de las plantas y los estigmas.
- En plantas de flor la doble fecundación da como resultado la producción de un cigoto y una célula (normalmente) triploide que crece hasta convertirse en un tejido nutritivo.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué las interacciones proteína-proteína entre los granos de polen y los estigmas son importantes para la capacidad del individuo para reproducirse. Tu respuesta podría considerar lo que puede ocurrir si estas interacciones *no* se produjeran.
2) Describe cuándo tiene lugar la meiosis y cuándo la mitosis durante el desarrollo de un espermatozoide en *Arabidopsis*.

23.2 Embriogénesis

En las plantas de flor como la *Arabidopsis*, la embriogénesis tiene lugar dentro del folículo ovárico a medida que la semilla va madurando. En esencia, la embriogénesis produce un precursor pequeño y simplificado de una planta madura. El proceso es equivalente a las fases de segmentación, gastrulación y organogénesis del desarrollo temprano del que se habló en el Capítulo 22.

Primero, echemos un vistazo a la secuencia de eventos, que se ha conseguido descifrar gracias a una observación detenida de los embriones de distintas edades. A partir de ahí, se pueden realizar más investigaciones sobre la genética de la embriogénesis, enfocadas al descubrimiento y la caracterización de los genes que hacen que funcione este elaborado proceso.

¿Qué ocurre durante la embriogénesis?

La **Figura 23.5** ilustra los acontecimientos clave de la embriogénesis, utilizando a *Arabidopsis* como organismo modelo. Después de la fecundación, el cigoto pasa por una división celular muy asimétrica. Las células resultantes de esta división inicial son diferentes en tamaño, contenido y destino. La célula inferior, o célula basal, es grande y está dominada por una amplia vacuola. Da lugar a una columna de células llamada suspensor, que ancla al embrión a medida que se desarrolla. La pequeña célula que está por encima de la célula basal, llamada célula apical, es rica en citoplasma y da lugar al embrión maduro.

Las asimetrías en las células basal y apical ayudan a establecer uno de los ejes primarios del organismo de la planta: el **eje apical-basal.** Del latín ***apex*** = ápice, hace referencia a la punta; **basal,** a la base.

Como muestra la Figura 23.5, la célula basal se divide perpendicularmente al eje apical-basal, dando lugar al suspensor. Solo una célula del suspensor, la más cercana a la célula apical, aporta células al embrión y, por tanto, al adulto maduro.

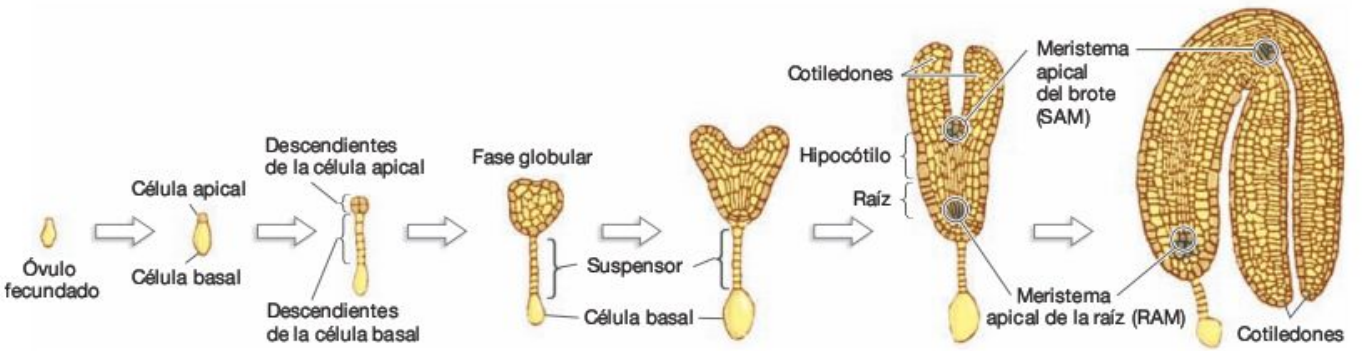


FIGURA 23.5 Las fases de la embriogénesis. La embriogénesis tiene lugar dentro de la semilla en desarrollo.

EJERCICIO Marca los ejes apical-basal y radial del embrión en la fase globular.

Por el contrario, la célula apical se divide tanto perpendicularmente al eje apical-basal como en paralelo a él. Estas divisiones dan lugar a una simple bola de células en la punta del suspensor. En este momento, se dice que el embrión está en la fase globular y ello incluye células de apariencia característica que cubren el exterior. Así, ahora hay una diferencia entre las células del interior del embrión y las de la superficie. De este modo, el segundo eje más importante del organismo se vuelve visible durante la fase globular. El eje radial se extiende desde el interior del organismo hacia el exterior.

Estos acontecimientos iniciales de la embriogénesis ilustran dos puntos generales de suma importancia acerca del desarrollo de las plantas: (1) la forma del cuerpo depende de cómo están orientados los planos de división celular y de la dirección de la subsiguiente expansión celular y (2) el destino de una célula vegetal se puede resumir con el concepto de «situación». Comenzando con la división inicial que crea las células apical y basal, las células vegetales se diferencian dependiendo de dónde están situadas en el organismo.

A medida que la bola de células continúa creciendo y desarrollándose, las hojas iniciales, o **cotiledones,** empiezan a tomar forma. Los cotiledones están conectados a la raíz en desarrollo por una estructura en forma de tallo llamada **hipocótilo** (**Figura 23.6**). Juntos, los cotiledones y el hipocótilo componen el **brote,** que se convertirá en la parte del organismo que sobresale fuera del suelo. El sistema de brotes funciona en la fotosíntesis y la reproducción. Por el contrario, la **raíz** forma la parte del organismo enterrada bajo tierra. El sistema de raíces ancla al individuo y funciona como estructura recolectora de agua y de nutrientes.

Una vez que los ejes apical-basal y radial se han establecido y los cotiledones, el hipocótilo y la raíz empiezan a tomar forma, aparecen unos grupos de células llamados **meristema apical del brote** (**SAM**) y **meristema apical de la raíz** (**RAM**) (Figura 23.5). Un **meristema** consiste en células no diferenciadas que se dividen repetidamente, convirtiéndose algunas de sus células hijas en células especializadas. Las células meristemáticas son análogas a las células madre de los animales, salvo en que los meristemas de las plantas son mucho más flexibles. El meristema de la raíz puede formar todas las partes subterráneas de la planta y el meristema del brote puede formar todas las partes aéreas, incluyendo las estructuras reproductoras. A lo largo de la vida de una planta, los tejidos meristemáticos siguen produciendo células embrionarias que se pueden diferenciar en tejidos y estructuras adultos.

Observa que todo este crecimiento y desarrollo tiene lugar sin la ayuda de la migración celular que se vio en la gastrulación de los animales. Como las células vegetales tienen paredes rígidas, no se mueven. Así pues, para que los cotiledones y otras estructuras embrionarias tomen forma, las divisiones celulares deben ocurrir en orientaciones precisas y las células resultantes deben mostrar un crecimiento diferencial, lo que significa que algunas células crecen más que otras.

Además de establecer los dos ejes del organismo, el desarrollo temprano en la *Arabidopsis* produce tres tejidos em-

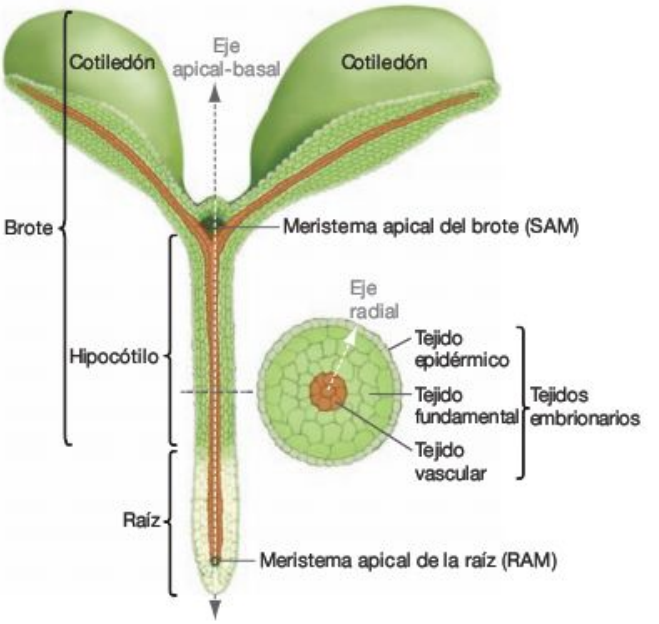


FIGURA 23.6 La embriogénesis establece los dos ejes del organismo y los tres tejidos embrionarios. El eje apical-basal es el eje largo del individuo; el eje radial se extiende desde el centro hacia el exterior.

brionarios. Como muestra la Figura 23.6, el embrión contiene una **epidermis,** una cubierta externa de células especializadas que protege al individuo. Dentro de la capa de células de la epidermis está el **tejido fundamental,** una masa de células que puede diferenciarse más tarde en células especializadas para la fotosíntesis, el almacenamiento de alimentos u otras funciones. El **tejido vascular,** en el centro de la planta, se diferenciará finalmente en células especializadas que transportan alimentos y agua entre las raíces y los brotes. En el embrión, los tres sistemas de tejidos están dispuestos siguiendo un patrón radial. Estos tejidos embrionarios componen el eje radial y son análogos al ectodermo, el mesodermo y el endodermo de los animales en desarrollo (véase el Capítulo 22).

¿Qué genes y proteínas establecen los ejes del organismo?

El enfoque genético del desarrollo que comenzó con las investigaciones acerca de *Drosophila melanogaster* también ha probado ser una forma poderosa de estudiar la embriogénesis de las plantas. Aunque los genes específicos implicados son diferentes en plantas y animales, la lógica básica de cómo dirigen los genes los primeros pasos del desarrollo es similar en ambos.

Gerd Jürgens y sus colaboradores fueron pioneros en la investigación acerca de la genética del desarrollo temprano en las plantas. La intención de este grupo de investigación era identificar genes transcritos en el cigoto o el embrión de *Arabidopsis* responsables del establecimiento del eje apical-basal del cuerpo de la planta. No es sorprendente que este esfuerzo sea parecido al necesario para la formación del patrón anteroposterior en el caso de *Drosophila* del que trató el Capítulo 21. Jürgens había participado en el trabajo con las moscas.

El objetivo inicial de los biólogos fue identificar individuos con defectos de desarrollo en la fase de semilla. En concreto, estaban buscando mutantes a los que les faltaran regiones específicas a lo largo del eje apical-basal. El equipo tuvo éxito en encontrar algunos mutantes de aspecto extraño (**Figura 23.7**). A los individuos llamados mutantes apicales les faltaban las primeras hojas, denominadas cotiledones. A algunos individuos les faltaba el tallo embrionario, o hipocótilo, y recibieron el nombre de mutantes centrales. A los individuos llamados mutantes basales les faltaban tanto los hipocótilos como las raíces.

Para interpretar estos resultados, los investigadores sugirieron que cada tipo de mutante *Arabidopsis* tenía un defecto en un gen diferente y que cada gen desempeñaba un papel a la hora de especificar la posición de las células a lo largo del eje apical-basal. Formularon la hipótesis de que estos genes eran análogos a los genes de segmentación de las moscas de la fruta, que especifican la identidad de las células en regiones bien definidas a lo largo del eje anteroposterior de los insectos.

¿Qué son estos genes *Arabidopsis* y qué es lo que hacen? Para contestar a estas preguntas, considera el gen responsable de que a los mutantes les falten los hipocótilos y las raíces.

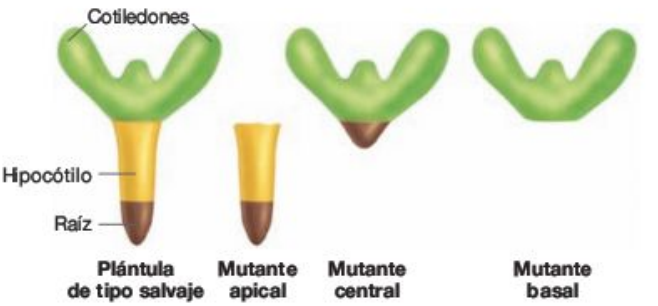


FIGURA 23.7 Embriones mutantes de *Arabidopsis* con cuerpos deformes. Los investigadores han identificado individuos mutantes de *Arabidopsis* a los que les faltan ciertas secciones definidas del organismo a lo largo del eje apical-basal.

PREGUNTA ¿Cómo se pueden comparar estos mutantes con los mutantes Bicoid de las moscas de la fruta?

Este gen ha sido clonado y secuenciado y se le ha puesto el nombre de *MONOPTEROS*. Dado que su secuencia de DNA indica que su producto proteico tiene un dominio de unión al DNA, se cree que *MONOPTEROS* codifica un factor de transcripción que regula la actividad de los genes objetivo. La proteína MONOPTEROS, a su vez, se fabrica como respuesta a las señales de **auxina.** La auxina es una molécula de señales intercelulares producida en el meristema apical del brote y transportada hacia las partes basales del individuo. (Para más detalles sobre el importante papel de la auxina como señal a larga distancia, u **hormona,** véase el Capítulo 39). La concentración de auxina a lo largo del eje apical-basal de una planta forma un gradiente de concentración que proporciona información sobre posición, no muy diferente del gradiente de concentración Bicoid que se descubrió en embriones de la mosca de la fruta (véase el Capítulo 22).

El mensaje que debes recordar de todos estos resultados es que la señal de la auxina es parte de una cascada de regulación que desencadena la producción de MONOPTEROS y otros factores de transcripción reguladores específicos de células en el hipocótilo y las raíces en desarrollo. Aunque los genes y las proteínas implicados en la formación de los cotiledones, el hipocótilo y las raíces de *Arabidopsis* aún no hayan sido comprendidos con tanto detalle como los genes de segmentación de *Drosophila*, algunas similitudes importantes han quedado claras. Ambas vías de desarrollo están basadas en señales intercelulares y cascadas de regulación que dan como resultado la especificación gradual de la posición de una célula y de su destino.

Quedan muchas preguntas sobre la embriogénesis de la *Arabidopsis*. ¿Cómo se activa la producción de auxina cuando el meristema apical del brote empieza a formarse en los embriones? Una vez que empieza la producción del producto del gen *MONOPTEROS*, ¿qué genes diana se ven afectados? ¿Qué genes distintos de *MONOPTEROS* se encuentran en la cascada de regulación responsable del desarrollo a lo largo del eje apical-basal? ¿Alguno de ellos también está activo en los adultos? Estas preguntas presentan una serie de retos interesantes para los investigadores.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El desarrollo embrionario temprano da como resultado la formación de los ejes apical-basal y radial del organismo de la planta.
- Las estructuras tempranas de los sistemas de brotes y raíces se forman a lo largo del eje apical-basal.
- Los genes responsables del establecimiento de los ejes son, en la actualidad, el centro de una intensa investigación.

Deberías ser capaz de...

1) Dar un ejemplo de cómo una división celular asimétrica afecta el destino de las células hijas.
2) Poner un ejemplo de cómo la variación en el plano de la división celular afecta el destino de las células hijas.
3) Predecir el efecto en el gen *MONOPTEROS* de añadir auxina a células embrionarias de raíz.
4) Predecir el efecto de añadir un fármaco que bloquee el transporte de auxina evitando que llegue al meristema apical del brote en embriones.

23.3 Desarrollo vegetativo

Para que una planta crezca con fuerza, es necesario que se ajuste a las condiciones en constante cambio. Simplemente, considera una de estas condiciones: la disponibilidad de luz. Recordarás del Capítulo 10 que las plantas utilizan las longitudes de onda del rojo y el azul en el espectro para realizar la fotosíntesis. Ahora, imagina que eres un roble con una esperanza de vida de 300 años. La calidad y la cantidad de luz que tus hojas reciben dependen de dónde hayas germinado. ¿Estás creciendo sobre un terreno llano? ¿Con una orientación sur a pleno sol? ¿Con una orientación norte pocas veces expuesta al pleno sol? Además, desde el momento en que surges de una bellota hasta tu muerte, la luz que recibes dependerá de los cambios meteorológicos y climáticos así como de tu tamaño en relación con el tamaño y la proximidad de las plantas que compiten contigo por la luz y la sombra. Finalmente, las hojas de tus ramas más bajas experimentan un régimen diferente de luz respecto de las hojas de la copa.

¿Cómo se las arreglan las plantas con toda esta variación en sus condiciones de vida? A diferencia de la mayoría de los animales, no se mueven hasta que encuentran un sitio que satisface sus necesidades. En su lugar, gran parte de la respuesta es el continuo crecimiento y desarrollo de raíces, tallos y hojas. Si un roble tiene mucha sombra por un lado, deja de crecer en esa dirección y extiende sus ramas en la otra. Si tiene mucha sombra por todos lados, su crecimiento se dirige hacia arriba.

Este ajuste constante a las condiciones medioambientales cambiantes es posible gracias a los meristemas que existen en las puntas de los brotes y las raíces.

Los meristemas son responsables del continuo crecimiento y desarrollo

Una vez se ha completado el desarrollo embrionario, se establecen los ejes básicos del organismo y se forman las estructuras iniciales de las raíces y de los brotes. Durante el resto de la vida del individuo, los meristemas son los que dirigirán el desarrollo. Como muestra la **Figura 23.8a,** el tejido meristemático existe en

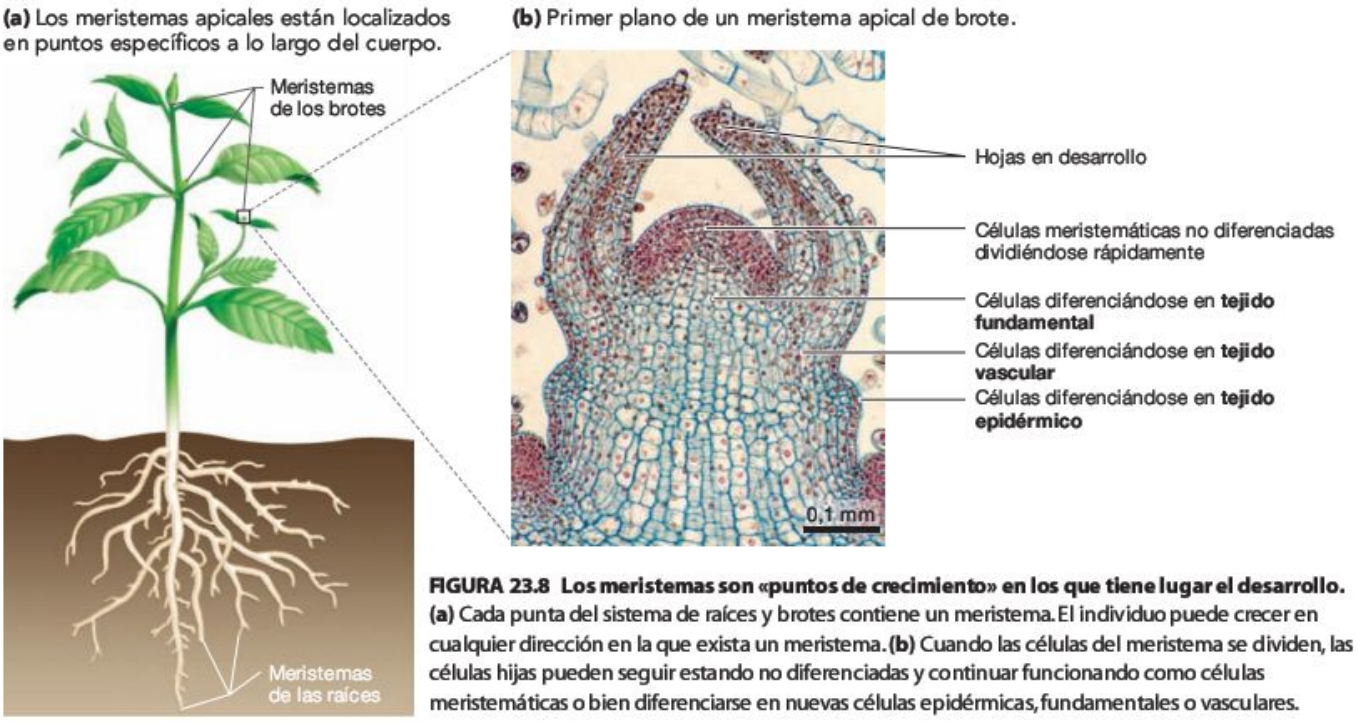


FIGURA 23.8 Los meristemas son «puntos de crecimiento» en los que tiene lugar el desarrollo. **(a)** Cada punta del sistema de raíces y brotes contiene un meristema. El individuo puede crecer en cualquier dirección en la que exista un meristema. **(b)** Cuando las células del meristema se dividen, las células hijas pueden seguir estando no diferenciadas y continuar funcionando como células meristemáticas o bien diferenciarse en nuevas células epidérmicas, fundamentales o vasculares.

cada punta de los sistemas de brotes y raíces. Como resultado, el individuo es capaz de crecer en cualquier dirección por encima o por debajo del suelo, dependiendo de las condiciones.

La **Figura 23.8b** proporciona un primer plano de un meristema apical de brote o SAM. Las células dentro del meristema son pequeñas y no están diferenciadas. Dentro de cada meristema, las señales intercelulares producidas como respuesta a estímulos medioambientales como la llegada de la primavera, la presencia de agua abundante y la cantidad de luz que llega a la planta determinan el ritmo y la dirección de crecimiento celular. Justo por debajo del meristema, las células hijas producidas por mitosis y citocinesis en el meristema se diferencian por primera vez en tejido epidérmico, fundamental o vascular. Finalmente, esas células se diferenciarán en células especializadas.

Gracias al microscopio, los biólogos consiguieron sacar la secuencia de eventos que tiene lugar a medida que crecen los meristemas y siguen realizándose muchas investigaciones para explorar cómo influyen las interacciones entre la auxina y otras señales intercelulares en el destino de las células producidas por los meristemas. Pero, recientemente, los investigadores también han vuelto a la pregunta de qué genes responden a esas señales intercelulares. En concreto, ¿qué genes y productos genéticos dirigen la formación de estructuras específicas durante el desarrollo vegetativo? Se considera un ejemplo especialmente bien estudiado el control genético de la forma en las hojas en desarrollo.

¿Qué genes y proteínas determinan la forma de las hojas?

Se puede inducir a las hojas a crecer aplicando pequeñas cantidades de auxina a un SAM. Según esta observación, parece claro que el comienzo de una hoja depende de la concentración de auxina en partes de un SAM, aunque también están implicados otros tipos de señales intercelulares. Una vez que una hoja empieza a crecer, el siguiente suceso clave de su desarrollo es la formación de tres ejes: el proximal-distal, el lateral y el dorsoventral, como muestra la **Figura 23.9.** Proximal significa cercano al cuerpo principal, mientras que distal es distante o lejano del cuerpo principal; el eje lateral va desde la mitad de una hoja hacia su margen o borde. La cantidad y la dirección de

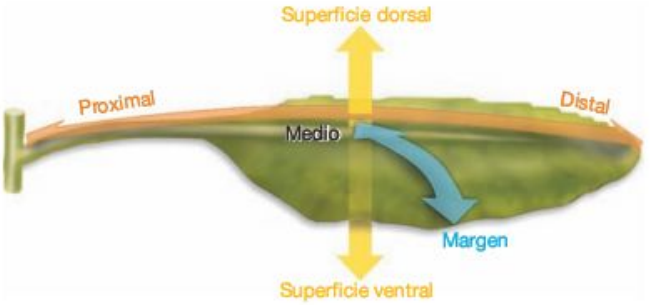


FIGURA 23.9 Las hojas tienen tres ejes. En general, el cuerpo de la planta tiene solo dos ejes: el apical-basal y el radial. Cada hoja tiene los tres ejes que se muestran aquí.

PREGUNTA ¿Cómo se pueden comparar y contrastar los ejes del cuerpo de las plantas con los de los animales?

crecimiento a lo largo de esos ejes determinan la forma de la hoja.

Estudios recientes han comenzado a identificar los genes responsables de la especificación de esos tres ejes de las hojas. Por ejemplo, los análisis de individuos mutantes en *Arabidopsis* y otras especies han demostrado que un gen llamado *PHANTASTICA* (aquí se abreviará como *PHAN*) es esencial para el establecimiento del eje dorsoventral de las hojas. La proteína producto de *PHAN* tiene un dominio de unión al DNA y actúa como un factor de transcripción regulador. *PHAN* desencadena la expresión de genes que causa que las células formen la superficie superior o dorsal (adaxial) de las hojas y suprime la transcripción de los genes necesarios para formar la superficie inferior o ventral (abaxial) de la hoja. Es parte de la cascada de regulación que comienza con la auxina y otras señales intercelulares y termina con el crecimiento de una hoja de forma normal.

Las recientes investigaciones en tomates también sugieren que los cambios en la expresión de *PHAN* pueden estar detrás de, al menos, algunos de los cambios evolutivos observados en la forma de las hojas, que puede variar mucho entre especies (véase el Capítulo 36). Las hojas simples consisten en una sola hoja, pero como muestra la **Figura 23.10a,** los tomates tienen hojas compuestas, una sola hoja sencilla dividida en

(a) Hojas compuestas normales.

(b) Hojas compuestas transgénicas (expresión *PHAN* reducida) simples o palmeadas.

FIGURA 23.10 Los cambios en los genes que establecen los ejes de las hojas pueden variar la forma de la hoja. **(a)** Las hojas normales del tomate consisten en una serie de foliolos. **(b)** Cuando la expresión de *PHAN* se reduce a modo de experimento, las hojas adoptan forma de copa (izquierda) o sus foliolos surgen de un solo punto. [Reimpreso con permiso de *Nature* 424 (24 de julio de 2003), pág. 439, por Kim, M. et al. © 2004 Macmillan Publishers Ltd. Fotografías proporcionadas por el Dr. Neelima Sinah.]

PREGUNTA Supón que *PHAN* estuviera sobreexpresado. ¿Qué tipo de hoja crees que se formaría?

unidades más pequeñas llamadas foliolos. Otras especies tienen hojas compuestas palmeadas, lo que significa que los foliolos salen de un solo punto.

Para explorar si los cambios en *PHAN* pueden tener un papel en la evolución de varias formas de hojas, un equipo de biólogos utilizó técnicas de las que se habló en el Capítulo 19 para crear plantas transgénicas de tomate. En estos individuos, el producto genético *PHAN* se bloqueó de manera moderada o grande. Como muestra la **Figura 23.10b,** la forma de las hojas en los individuos transgénicos cambió drásticamente. Algunos de ellos tenían hojas simples con forma de copa, mientras que otros eran compuestos palmeados. Aunque sigue sin conocerse el motivo por el cual el cambio en la especificación del eje dorsoventral de la hoja afecta a la forma general, parece claro que la expresión *PHAN* desempeña un papel importante.

Estos resultados han inspirado la hipótesis de que, por lo menos, algunos cambios evolutivos en el tamaño y la forma de la hoja se deben a mutaciones que crearon nuevos alelos de genes que regulan la expresión *PHAN*. Los alelos que dieron como resultado una menor expresión *PHAN* pueden motivar hojas simples de una sola hoja; los alelos que aumentaron la expresión *PHAN* pueden dar como resultado hojas compuestas como las de los tomates normales. Alterando los genes que regulan el desarrollo experimentalmente, los investigadores están empezando a entender los cambios genéticos que ocasionan nuevos tipos de hojas. Si esta investigación sigue siendo productiva, los biólogos tendrán otro ejemplo de cómo los cambios en las vías de regulación que dirigen el desarrollo están detrás del cambio evolutivo (véase el Capítulo 21).

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El desarrollo vegetativo es continuo y el crecimiento vegetativo ocurre en todas direcciones.
- El crecimiento y el desarrollo vegetativo tienen lugar de tal manera que aumentan la capacidad de un individuo de sobrevivir y producir descendencia en condiciones medioambientales cambiantes.
- Es posible un desarrollo continuo en las plantas porque el tejido meristemático está presente en la punta de cada componente del sistema de raíces y brotes.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un bosquejo de una planta de flor e indicar dónde están los SAM y los RAM. Haz otro dibujo del aspecto que tendría la misma planta después de un crecimiento grande, dado que una vaca defecó cerca de su lado izquierdo.
2) Dibuja los tres ejes de una hoja y pon un ejemplo de cómo los cambios en la expresión *PHAN* pueden dar como influir en la forma general de la hoja.

23.4 Desarrollo reproductivo

Entre los asombrosos contrastes observados en el desarrollo de animales y plantas, uno de los más importantes concierne al desarrollo de los tejidos reproductores y los órganos. En animales, las células que dan lugar a los espermatozoides y los óvulos se dejan aparte o se aíslan al principio del desarrollo. Estas **células germinales** migran a los ovarios o a los testículos una vez que los órganos reproductores se han desarrollado. Como resultado, las células que dan lugar a los gametos animales pasan por una cantidad relativamente pequeña de mitosis, de 20 a 50, antes de la meiosis y la gametogénesis.

Por el contrario, las plantas no tienen células germinales que se aíslen al principio del desarrollo. En su lugar, la floración y la gametogénesis ocurren cuando un SAM pasa del desarrollo vegetativo al desarrollo reproductivo. Como resultado, las células meristemáticas que se han dividido miles de veces pueden dar lugar a los órganos reproductores de las plantas y finalmente a los espermatozoides y los óvulos. Puesto que las mutaciones se dan durante cada ciclo celular, las plantas generan mucha más variación genética a través de la mutación que los animales. Aunque los biólogos solo acaban de empezar a explorar las consecuencias de este hecho, la investigación acerca de los mecanismos responsables de la formación de las estructuras reproductoras ha sido intensa. Para introducirnos en este enorme campo de trabajo, se considera lo más destacado de la investigación en *Arabidopsis*.

El meristema floral y la flor

Cuando las proteínas especializadas de *Arabidopsis* sienten que los días se están empezando a alargar y la temperatura es favorable, desencadenan la producción de señales que hacen que los SAM pasen de su desarrollo vegetativo al desarrollo reproductivo. Un **meristema floral** es un SAM modificado que produce flores que contienen órganos reproductores en vez de estructuras vegetativas. Los genes que toman parte en la cascada de regulación responsable de la maduración de un meristema floral están ahora bien caracterizados.

A medida que una flor de *Arabidopsis* se desarrolla, el meristema floral produce cuatro órganos dispuestos como muestra la **Figura 23.11:** (1) sépalos, (2) pétalos, (3) estambres y (4) carpelos. Cada uno de esos órganos es una hoja modificada. Los **sépalos** están localizados alrededor de la parte externa de la flor y ayudan a protegerla. En algunas especies, los sépalos son de color y funcionan también para atraer a los polinizadores. Dentro de los sépalos hay un verticilo, o disposición circular, de **pétalos,** que encierran los órganos reproduc-

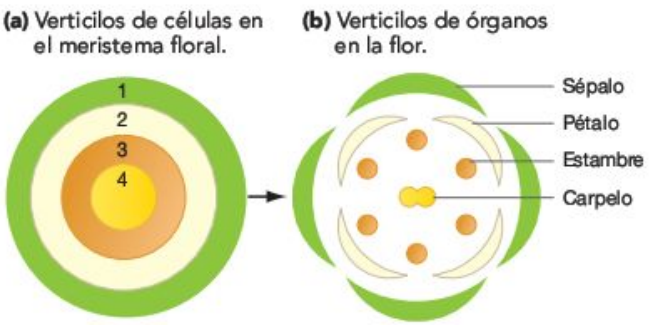


FIGURA 23.11 Las flores están compuestas por cuatro órganos. **(a)** En un meristema floral, los verticilos de células producen **(b)** los cuatro verticilos de los órganos florales.

tores masculino y femenino. Si los insectos u otros animales polinizan la especie en cuestión, los pétalos pueden ser de color para ayudar a indicar las estructuras reproductoras. Los órganos productores de polen, o **estambres,** están localizados en un verticilo dentro de los pétalos. En el centro de toda la estructura hay órganos productores de óvulos, o **carpelos.** La pregunta es: ¿cómo produce el meristema floral estos cuatro órganos en el patrón característico de verticilos dentro de verticilos?

La primera pista de una respuesta apareció a finales del siglo XIX, cuando los investigadores se dieron cuenta de que varios tipos de plantas de flor mutantes, incluyendo algunas que eran populares como plantas de jardín, eran homeóticas. En los individuos mutantes, un tipo de órgano floral se sustituyó por otro, aun cuando el número total y la posición relativa de cada órgano no cambiaran. Por ejemplo, un mutante homeótico tenía flores con sépalos, pétalos, otro anillo de pétalos y carpelos en vez de tener sépalos, pétalos, estambres y carpelos. El fenotipo mutante era similar a la transformación de los segmentos observada más tarde en los mutantes homeóticos de *Drosophila* (véase el Capítulo 21).

De igual modo que un análisis de los mutantes homeóticos en las moscas de la fruta desencadenó un gran avance en la comprensión del control genético de la formación del eje del cuerpo y de la segmentación en animales, un análisis de los mutantes florales homeóticos en *Arabidopsis* supuso un avance en la comprensión del control genético de la estructura de las flores en las plantas.

¿Qué genes controlan el desarrollo de las flores?

Más de 100 años después de que se describiera por primera vez a los mutantes homeóticos, Elliot Meyerowitz y su equipo reunieron una gran colección de individuos de *Arabidopsis* con mutaciones homeóticas en la estructura de las flores. El objetivo de los investigadores era identificar y caracterizar los genes responsables de la especificación de los cuatro órganos florales.

El grupo de Meyerowitz descubrió que los mutantes se podían clasificar en las tres clases generales que se muestran en la **Figura 23.12.** Las clases se distinguieron por el tipo de transformación homeótica que tenía lugar. Algunos mutantes solo tenían carpelos y estambres; otros solo tenían sépalos y carpelos; y otros solo pétalos y sépalos. La observación más importante es que a cada tipo de mutante le faltaban los elementos que se encontraban en dos de los cuatro verticilos.

¿Qué estaba pasando? Para empezar a buscar una respuesta, los biólogos formularon la hipótesis de que cada una de las tres clases de mutante homeótico se debía a un defecto en un solo gen. Entonces, Meyerowitz razonó que si tres genes son responsables del establecimiento del patrón de una flor, entonces los mutantes sugerían una hipótesis para cómo interaccionan los tres productos genéticos. Al hacer referencia a los tres genes hipotéticos con los nombres de *A*, *B* y *C*, su hipótesis se denominó el modelo ABC.

Tres ideas básicas subyacen en el modelo ABC. La primera es que cada uno de los tres genes implicados se expresa en dos verticilos adyacentes. La segunda idea es que si cada gen se expresa en dos verticilos adyacentes, entonces pueden tener lugar un total de cuatro combinaciones diferentes de productos genéticos. La idea final es que cada una de esas cuatro combinaciones de productos genéticos desencadena el desarrollo de un órgano floral diferente. En concreto, Meyerowitz propuso que (1) la proteína A sola hace que las células formen sépalos; (2) una combinación de las proteínas A y B establece la formación de pétalos; (3) B y C combinados especifican estambres y (4) la proteína C sola designa células como precursores de los carpelos.

¿Explica este modelo cómo llegan a darse las tres clases de mutantes? La respuesta es sí, si se añaden dos elementos adicionales al modelo: la presencia de la proteína A inhibe la producción de la proteína C y la presencia de la proteína C inhibe la producción de la proteína A (**Figura 23.13a**). Entonces, los patrones de la expresión genética y de los fenotipos mutantes de la **Figura 23.13b** corresponden. Por ejemplo, si el gen *A* se inutiliza por mutación, ya no inhibe la expresión del gen C y todas las células producen la proteína C. Como resultado, las células del verticilo exterior solo expresan la proteína C y se desarro-

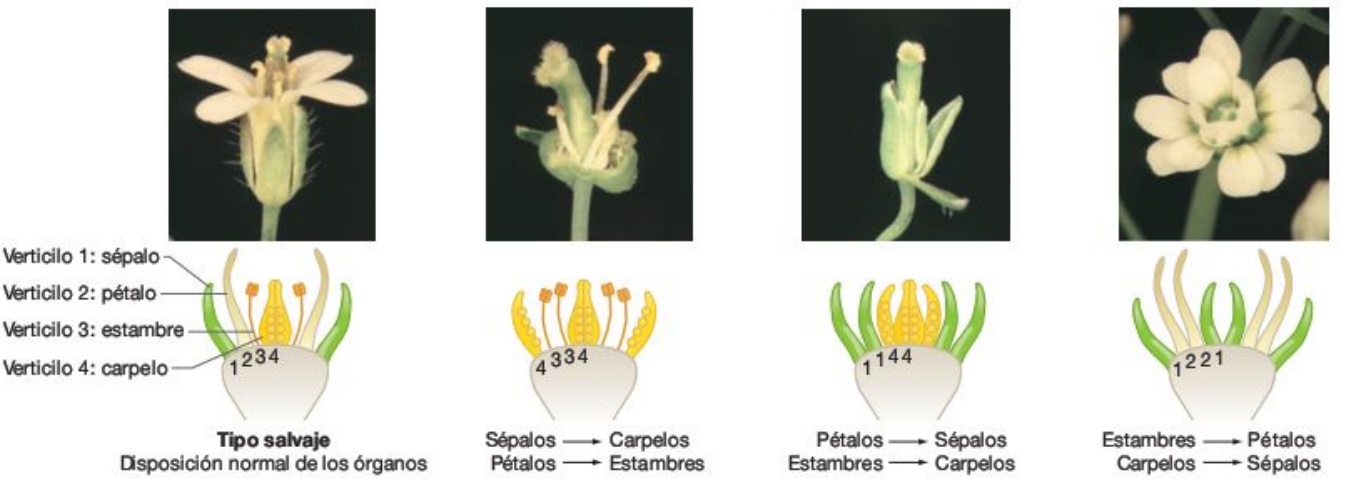


FIGURA 23.12 Los mutantes homeóticos en las flores de *Arabidopsis* tienen estructuras en ubicaciones incorrectas. Las fotografías muestran un individuo normal (de tipo salvaje) y tres tipos de mutantes. En cada tipo de mutante homeótico floral dos verticilos adyacentes de órganos se transforman en órganos diferentes. Sépalos y pétalos, pétalos y estambres, o estambres y carpelo se transforman. Los números indican los verticilos de tipo salvaje de fuera (1) a dentro (4).

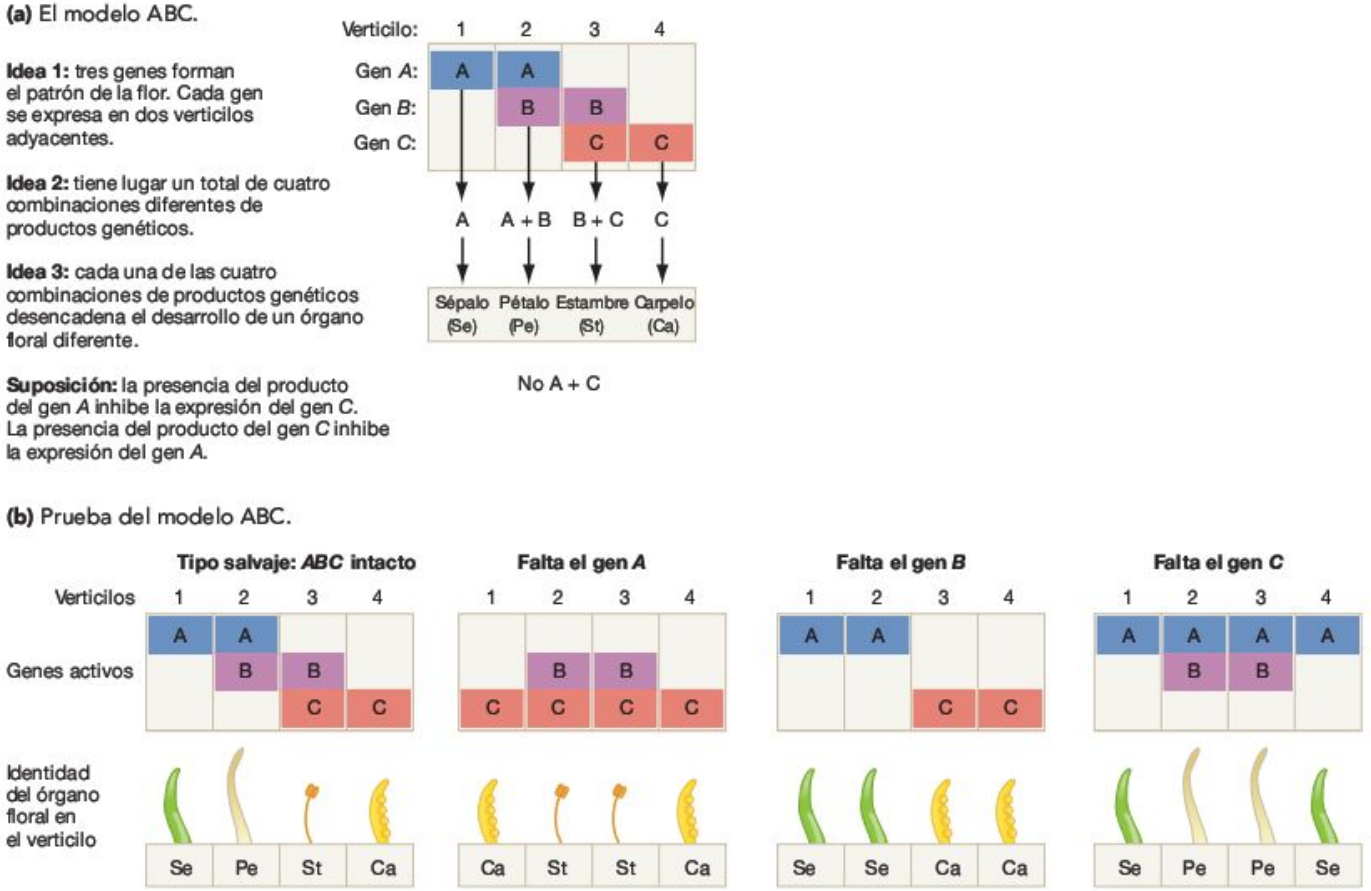


FIGURA 23.13 El modelo ABC de control genético en el desarrollo de las flores. El modelo ABC es una hipótesis para explicar por qué hay tres tipos de mutantes homeóticos.

PREGUNTA ¿Por qué es necesario proponer que el producto del gen *A* inhibe la expresión del gen *C* y que el producto del gen *C* inhibe la expresión del gen *A*?

llan hasta convertirse en carpelos, mientras que las células del interior del verticilo producen proteínas B y C y se desarrollan como estambres. Si entiendes el modelo ABC, deberías ser capaz de explicar por qué los biólogos no formularon la hipótesis de que estaban implicados cuatro genes, que especifican cada uno de los cuatro órganos florales, y por qué propusieron que cada gen implicado se expresa en dos verticilos adyacentes.

Aunque el modelo es convincente y parecía explicar los datos, tenía que probarse directamente. Para conseguir esto, Meyerowitz y su equipo mapearon los genes responsables de los fenotipos mutantes e identificaron las secuencias de DNA apropiadas. Una vez que habían aislado los genes, pudieron obtener y utilizar DNA de una sola hebra para realizar hibridaciones *in situ* (véase el Capítulo 21). El objetivo era documentar el patrón de expresión de los genes *A*, *B* y *C* y ver si ese patrón correspondía a las predicciones del modelo. Como se había anticipado, los mRNA de cada uno de los tres genes aparecieron en el conjunto de verticilos predichos por el modelo. El gen *A* se expresa en los dos verticilos exteriores, el gen *B* se expresa en los dos verticilos medios y el gen *C* se expresa en los dos verticilos interiores.

Este resultado respaldaba fuertemente la validez del modelo ABC. Del mismo modo que las distintas combinaciones de los productos del gen *Hox* especifican la identidad de los segmentos de una mosca, las diferentes combinaciones de los genes de identidad floral especifican las partes de una flor.

Las similitudes con los principios del desarrollo animal no terminaron aquí. Cuando Meyerowitz y otros analizaron las secuencias de DNA de los genes de identidad de los órganos florales, descubrieron que los tres genes contenían un segmento que codificaba para una larga secuencia de 58 aminoácidos llamada **MADS-box,** que se une al DNA. Basándose en esta observación, los investigadores formularon la hipótesis de que los genes florales codifican factores de transcripción reguladores que se unen a activadores u otras secuencias de regulación y desencadenan la expresión de los genes necesarios para la formación de sépalos, pétalos, carpelos y estambres. El hallazgo puso de relieve similitudes notables entre los genes *MADS-box* y los genes homeóticos descubiertos en *Drosophila* y otros animales. Los genes *Hox* de animales tienen una región denominada homeobox funcionalmente similar a MADS-box: codifica un dominio de unión al DNA en las proteínas Hox. Tanto los productos genéticos *Hox* como los *MADS-box* son parte de cascadas de regulación que conducen a la especificación de estructuras importantes. Los genes *Hox* regulan la expresión de los genes responsables de formar

miembros u otras estructuras en partes específicas del cuerpo; los genes *MADS-box* regulan la expresión de los genes responsables de formar flores. Ambos grupos de genes informan a las células acerca de su posición en el organismo y pueden producir mutantes homeóticos si no funcionan bien. Aunque están implicados genes distintos, la lógica de cómo formar un organismo multicelular es parecida en plantas y animales.

En la actualidad, los biólogos están trabajando para identificar los genes diana de las proteínas ABC, del mismo modo que están trabajando para identificar los genes controlados por los productos *Hox* en animales. Por último, los investigadores esperan poder comprender la cascada de regulación entera desde el comienzo del meristema floral hasta la expresión de proteínas específicas de los pétalos u otros órganos florales. En última instancia, el objetivo es explorar cómo los cambios en esta cascada pueden haber motivado la evolución de la enorme diversidad de flores que se puede observar hoy en día.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El desarrollo reproductivo comienza cuando los SAM se convierten en meristemas florales.
- El desarrollo de los cuatro órganos florales depende de la expresión de los factores de transcripción reguladores codificados por los genes de clase *A*, *B* y *C*.

Deberías ser capaz de...

1) Describir un mecanismo en el que una proteína A pudiera inhibir la expresión de un gen *C*.
2) Comparar los genes *MADS-box* de las plantas con los genes *Hox* de animales.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Algunos aspectos del desarrollo de las plantas contrastan fuertemente con el de los animales: las plantas se desarrollan continuamente, destinan ciertas células a la producción de gametos en una fase tardía del desarrollo y producen gametos por mitosis.

Las asombrosas diferencias entre el desarrollo de plantas y los animales no son sorprendentes, dadas sus diferentes formas de vida y la observación de que la multicelularidad evolucionó independientemente en los dos grupos. Sin embargo, hay similitudes destacadas en el desarrollo de plantas y animales: (1) la fecundación está mediada por interacciones proteína-proteína entre las células producidas por cada padre; (2) los ejes del cuerpo se establecen temprano en el desarrollo; (3) tres tipos de tejido embrionario dan lugar a la variedad de tejidos y órganos adultos; (4) en ambos linajes existen los genes homeóticos; (5) las células meristemáticas son similares en función a las células madre, y (6) el desarrollo se basa en señales intercelulares que desencadenan y modulan cascadas de factores de transcripción reguladores.

Deberías ser capaz de explicar las similitudes entre la auxina y el Bicoid por un lado y entre los tejidos epidérmico, vascular y fundamental de las plantas embrionarias y el endodermo, el mesodermo y el ectodermo de los animales por el otro.

En las plantas de flor, la doble fecundación da como resultado la producción de un cigoto y de un tejido nutritivo que sustenta la embriogénesis.

El proceso de polinización y fecundación comienza con interacciones entre las proteínas de la superficie de los granos de polen y las proteínas de la superficie del estigma y continúa con el crecimiento del tubo polínico y la producción de espermatozoides. En las plantas de flor, un espermatozoide fecunda el óvulo para formar un cigoto mientras un segundo espermatozoide se une con una célula (normalmente) diploide para formar una célula triploide. Esta produce el tejido nutritivo llamado endospermo.

Deberías ser capaz de hacer un diagrama con la relación entre el cigoto y el núcleo del endospermo después de la doble fecundación y explicar la relación entre un embrión y el endospermo en una semilla madura de trigo.

La embriogénesis da como resultado la formación de los ejes principales del organismo y de tres tipos de tejido embrionario.

Las primeras divisiones celulares de la embriogénesis establecen los ejes apical-basal y radial del individuo. Más tarde, se desarrollan las estructuras embrionarias llamadas cotiledones, hipocótilo y raíz, y se forman los tejidos embrionarios epidérmico, fundamental y vascular.

Deberías ser capaz de dibujar una plántula indicando los ejes apical-basal y radial, los cotiledones, el hipocótilo y la raíz.

El desarrollo vegetativo está basado en meristemas en los que la división celular tiene lugar a lo largo de la vida, produciendo células que se van a diferenciar.

Las plantas pueden crecer continuamente porque hay tejido meristemático en la punta de cada sistema de raíces y brotes. El crecimiento y el desarrollo continuos permiten que las plantas respondan a condiciones medioambientales que cambian a lo largo de su vida.

Deberías ser capaz de explicar por qué las plantas no solo tienen un SAM y un RAM, en su punta y en su base, en lo referente a su capacidad para crecer y reproducirse.

Cuando un meristema pasa de desarrollo vegetativo a reproductor, se activan los factores de transcripción reguladores que controlan la posición e identidad de los órganos florales.

Los meristemas que pasan por un desarrollo vegetativo pueden convertirse en desarrollos reproductores a medida que las plantas responden a cambios en la duración del día u otros estímulos me-

dioambientales. Una vez que un meristema floral se establece, distintas combinaciones de factores de transcripción reguladores codificados por los genes de clase *A*, *B* y *C* interaccionan para producir los sépalos, pétalos, estambres y carpelos de las flores.

Deberías ser capaz de explicar por qué a los individuos que tienen alelos defectuosos en el gen *B* se los considera mutantes homeóticos.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál es el destino de las dos células que se encuentran dentro de los granos de polen antes de la germinación?
   a. Una célula dirige el desarrollo del tubo polínico y la otra da lugar a los espermatozoides mediante mitosis.
   b. Una célula dirige el desarrollo del tubo polínico y la otra da lugar a los espermatozoides mediante meiosis.
   c. Una célula fecunda al óvulo y la otra se une con una célula diploide para formar endospermo triploide.
   d. Una célula inicia la germinación interaccionando con las proteínas de la superficie del estigma y la otra da lugar a espermatozoides.
2. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no representa un contraste entre el desarrollo vegetal y el animal?
   a. Bajo ciertas condiciones, las células vegetales se pueden «desdiferenciar» fácilmente.
   b. El destino de una célula está determinado en parte por su ubicación en el embrión.
   c. Las células germinales se apartan en el desarrollo temprano.
   d. Las células vegetales no se mueven.
3. ¿Qué evidencia sugiere que las concentraciones de auxina ayudan a determinar dónde se forman las hojas cerca de los SAM?
   a. La auxina se produce en los SAM y se transporta desde allí hasta la raíz.
   b. La auxina está presente en un gradiente de concentración, habiendo mayores concentraciones en la zona apical y menores concentraciones en la zona basal.
   c. Las concentraciones de auxina son relativamente constantes a lo largo del eje radial del organismo y las hojas se forman a lo largo del eje radial.
   d. La adición de pequeñas cantidades de auxina a un SAM puede inducir el desarrollo de una hoja.
4. ¿Cuál de las siguientes no ocurre durante la embriogénesis?
   a. Formación del eje radial.
   b. Producción del suspensor.
   c. Formación de los cotiledones y el hipocótilo.
   d. Formación de los ejes lateral y proximal-distal.
5. ¿Cuándo se ve por primera vez el eje apical-basal?
   a. Cuando se forman los tejidos epidérmico, fundamental y vascular.
   b. Cuando se forman los cotiledones, el hipocótilo y la raíz.
   c. Cuando la primera división celular produce la célula apical y la célula basal.
   d. Durante la fase globular, cuando el suspensor está completo.
6. ¿Qué evidencia sugiere que los cambios en la forma en que se expresa el gen *PHAN* podrían ser parcialmente responsables de los cambios evolutivos en la forma de las hojas?
   a. Si la expresión del gen *PHAN* se manipula experimentalmente, los individuos producen tipos de hoja que se encuentran en especies diferentes.
   b. Los experimentos han demostrado que *PHAN* desempeña un papel en el establecimiento del eje dorsoventral superficial de las hojas.
   c. Los estudios sobre secuenciación y otros datos han demostrado que *PHAN* codifica un factor de transcripción regulador.
   d. Todas las especies de plantas estudiadas hasta la fecha tienen un gen homólogo a *PHAN*.

Respuestas: 1. a; 2. b; 3. d; 4. d; 5. c; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Haz varios dibujos en los que se vea la secuencia de acontecimientos que tiene lugar entre el momento en el que un grano de polen «aterriza» sobre un estigma y ocurre la fecundación. Observa dónde se dan las interacciones proteína-proteína más importantes e indica cómo permiten las señales intercelulares que el espermatozoide y el óvulo se comuniquen. Explica lo que se duplica en la doble fecundación.
2. Dibuja los dos ejes principales del organismo que se encuentran en las plantas y los tres ejes de una hoja. Compara estos ejes con los tres ejes del organismo de los animales.
3. Compara las células madre de los animales con los meristemas de las plantas. ¿En qué se parecen ambos tipos de células? ¿En qué se diferencian?
4. ¿En qué sentido los tejidos epidérmico, fundamental y vascular producidos en los SAM y los RAM de un roble de 300 años de edad son «embrionarios»?
5. Cuando los experimentos de hibridación *in situ* documentaron dónde se expresaban los genes de las clases *A*, *B* y *C* en las flores que se desarrollaban en *Arabidopsis*, se consideró que era un gran respaldo al modelo ABC. Explica por qué. Explica también el significado de la observación de que todos los genes de las clases *A*, *B* y *C* codifican un dominio MADS-box.
6. Da un ejemplo de cómo cada uno de los cuatro procesos fundamentales de desarrollo, la proliferación celular, la expansión celular, las señales intercelulares y la diferenciación, desempeña un papel en el desarrollo vegetal.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Los factores de transcripción con MADS boxes también tienen lugar en hongos y animales. Pero los genes *MADS-box* de hongos y animales no están activos en la formación de estructuras complejas como las flores o los segmentos y no producen mutaciones homeóticas cuando dejan de funcionar adecuadamente. Formula una hipótesis para explicar por qué la función de las secuencias de DNA homólogas, como los genes *MADS-box*, puede ser tan diferente en plantas en comparación con estos otros grupos.
2. Cuando hay crecimiento de una forma ilimitada o no restringida, se dice que es indeterminado. Pero cuando el crecimiento tiene una duración limitada y posteriormente para, se dice que es determinante. ¿Qué proceso se observa en el desarrollo vegetativo y cuál en el desarrollo reproductivo? Explica tu lógica.
3. Se dice que la evolución convergente ocurre cuando las estructuras y procesos similares se observan en especies diferentes, pero no cuando las estructuras y procesos similares se deben a la homología, es decir, a antepasados comunes. Dicho de otra forma, la convergencia se debe a la evolución independiente de rasgos similares. Explica por qué la existencia de mutantes homeóticos tanto en plantas como en animales podría considerarse como una forma de evolución convergente. En este caso, ¿qué causaría la convergencia?
4. Haz un dibujo indicando las ubicaciones de SAM y RAM en un joven roble. Supón que se hace una acera de cemento al lado izquierdo del árbol, impidiendo que penetre el agua en el interior. Se construye un edificio a su lado derecho, quitándole la luz proveniente de esa dirección. Pero después de unos años, una tubería subterránea de agua que pasa al lado del edificio empieza a tener filtraciones, proporcionándole agua abundante todo el año. Dibuja las ubicaciones de los SAM y RAM que cabe esperar en el mismo árbol 50 años después del dibujo inicial. Explica por qué.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Evolución por selección natural

24

La diferencia de color entre estas dos *Biston betularia* se debe en gran medida a la acción de alelos diferentes de un mismo gen. Los biólogos han documentado cambios debido a la selección natural en las frecuencias de estos alelos en varias poblaciones diferentes en todo el mundo.

CONCEPTOS CLAVE

- Las poblaciones y las especies evolucionan, es decir, las características que pueden heredarse cambian con el tiempo. De forma más precisa: la evolución se define como los cambios que se producen con el tiempo en las frecuencias de los alelos.
- La selección natural tiene lugar cuando los individuos con unos alelos determinados producen descendientes que sobreviven en mayor medida en una población. Una aptitud es un rasgo con base genética que aumenta la capacidad de un individuo para producir descendencia en un entorno específico.
- La evolución por selección natural no es progresiva y no cambia las características de los individuos que se seleccionan, cambia solo las características de la población. Los animales no hacen las cosas por el bien de la especie y no todos los rasgos son adaptativos. Todas las adaptaciones están constreñidas por algunas pérdidas y por factores genéticos e históricos.

Este capítulo trata sobre una de las grandes ideas en la historia de la ciencia. La teoría de la evolución por selección natural, formulada de forma independiente por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, explica cómo han llegado a adaptarse los organismos a entornos que van desde la tundra ártica al bosque húmedo tropical. Como ejemplo de ruptura revolucionaria en nuestra comprensión del mundo, la teoría de la evolución por selección natural se sitúa al mismo nivel que la teoría copernicana del sol como centro de nuestro sistema solar, las leyes del movimiento y la teoría de la gravedad de Newton, la teoría de los gérmenes como origen de las enfermedades, la teoría de las placas teutónicas y la teoría general de la relatividad de Einstein. Estas ideas constituyen las piedras angulares de la ciencia moderna, todas ellas aceptadas basándose en pruebas abrumadoras.

La evolución por selección natural se ha convertido en una de las teorías más importantes y mejor fundadas de la historia de la investigación científica pero, como la mayor parte de los grandes avances científicos, no lo hizo con facilidad. Cuando Darwin publicó su teoría en 1859, en un libro titulado *El origen de las especies por medio de la selección natural*, desató una oleada de protestas por toda Europa. En aquellos momentos, la explicación imperante para la diversidad de los organismos era una teoría llamada «creación especial», que afirmaba que todas las especies habían sido creadas por Dios de forma independiente, quizá 6.000 años antes. La teoría de la creación especial también afirmaba que las especies eran inmutables o incapaces de cambiar y, por ello, habían permanecido inalteradas desde el momento de su creación. Las ideas de Darwin eran radicalmente diferentes: proponía que la vida sobre la Tierra era muy antigua y que las especies cambian en el tiempo.

Para comprender mejor el contraste entre la teoría de la creación especial y la teoría de la evolución por selección natural, recuerda del Capítulo 1 que las teorías científicas suelen tener dos componentes: una pauta y un proceso.

El primer componente es bien una afirmación sobre una pauta que existe en la naturaleza, bien una afirmación que resume una serie de observaciones sobre la naturaleza. En resumen: el componente de pauta trata de hechos, sobre cómo *son* las cosas en la naturaleza. El segundo componente de una teoría científica es un proceso que produce esa pauta o conjunto de observaciones. Por ejemplo, el componente de pauta en la teoría de la creación especial era que las especies se habían creado independientemente entre sí y que no cambian en el tiempo. El proceso que explicaba esta pauta era la creación instantánea e independiente de los organismos vivos por un ser sobrenatural.

Para ayudarte a comprender los componentes de pauta y proceso de la idea de la evolución por selección natural, el capítulo comienza analizando las ideas que resultaron en la innovadora idea de Darwin. La Sección 24.2 analiza el componente de pauta de la teoría, en concreto, las pruebas de la afirmación de que las especies no son independientes, sino que están relacionadas entre sí, y de que no son inmutables, sino que cambian con el tiempo. Darwin propuso que la selección natural, que se presenta en la Sección 24.3, explica esta pauta. Las secciones finales revisan dos estudios recientes de la evolución por selección natural, casos prácticos que ilustran cómo ponen a prueba los biólogos la teoría de Darwin estudiando la evolución en acción y contribuyen a aclarar algunas interpretaciones erróneas habituales sobre cómo funciona la evolución por selección natural.

24.1 La evolución del pensamiento evolucionista

La gente utiliza con frecuencia la palabra *revolucionaria* para describir la teoría de la evolución por selección natural, pues las revoluciones dan un vuelco a las cosas, sustituyen un ente ya existente por otro completamente nuevo y, con frecuencia, radicalmente diferente. Una revolución política expulsa las clases o grupos dominantes y las sustituyen por otras. La revolución industrial sustituyó los pequeños talleres de fabricación de bienes a mano por enormes líneas de montaje mecanizadas y una revolución científica, por el contrario, invalida una idea existente sobre cómo funciona la naturaleza y la sustituye por otra, radicalmente diferente.

La idea que Darwin y Wallace invalidaron había dominado el pensamiento sobre la naturaleza de los organismos durante más de 2.000 años. El filósofo griego Platón afirmó que cada organismo era ejemplo de una esencia perfecta o arquetipo creado por Dios y que dichos arquetipos eran inmutables. Platón reconocía que parecía que los organismos específicos en la Tierra no coincidían exactamente con el arquetipo perfecto, pero afirmaba que esto era similar a ver las sombras que producían los arquetipos perfectos sobre una pared. La clave para comprender la vida, en opinión de Platón, era hacer caso omiso de las sombras y centrarse en comprender cada arquetipo de esencia perfecta e inmutable.

Poco después de que Platón desarrollara sus ideas, Aristóteles organizó los tipos de organismos conocidos en aquel momento en un esquema lineal que denominó «la gran cadena de la vida», también llamada «escala de la naturaleza» o «escala de la vida» (**Figura 24.1**). Aristóteles proponía que las especies se organizaban en una secuencia basada en el aumento del tamaño y la complejidad, en cuya cima se encontraban los humanos.

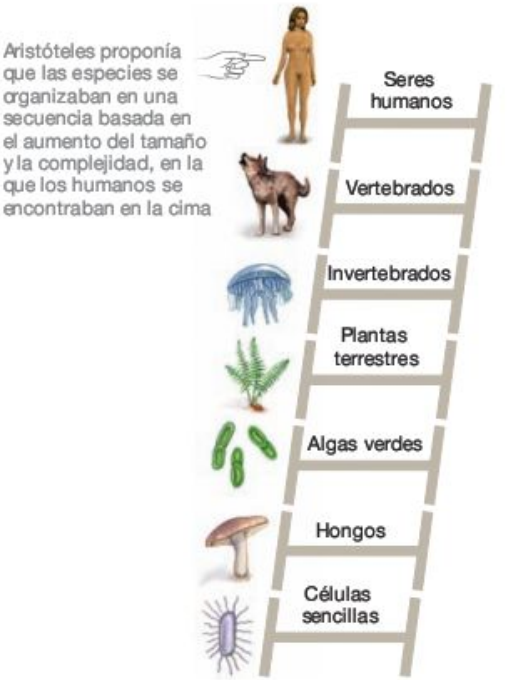


FIGURA 24.1 La gran cadena de los seres propuesta por Aristóteles.

Hoy en día, filósofos y biólogos denominan a este tipo de ideas «pensamiento tipológico», que se basa en la idea de que las especies son arquetipos inmutables y que las variaciones en ellas no tienen importancia o que son, incluso, engañosas. Este tipo de pensamiento se da en el Génesis bíblico, donde Dios crea un ejemplar de cada tipo de organismo, e inspiró el esfuerzo de Linneo en el siglo XVII para clasificar cada tipo de organismo en la jerarquía de reinos, clases, órdenes, familias y géneros que se presentó en el Capítulo 1.

Sin embargo, la idea de que los arquetipos nunca cambian comenzó finalmente a desmoronarse. En 1809 el biólogo Jean-Baptiste Lamarck propuso que las especies no son estáticas, sino que han ido cambiando en el tiempo. Él fue el primero en proponer una teoría formal de la **evolución,** la idea de que las especies cambian con el tiempo.

Sin embargo, el componente de pauta de la teoría de Lamarck se basó en principio en la gran cadena de los seres vivos. Cuando comenzó su obra sobre la evolución, Lamarck afirmó que los organismos sencillos se forman en la base de la cadena por generación espontánea (véase Capítulo 1) y, a continuación, evolucionan ascendiendo en la cadena con el tiempo. Por ello, la evolución de Lamarck es progresiva, en el sentido de que siempre se producen especies mayores y más complejas, o «mejores». Para ilustrar este punto, los biólogos suelen afirmar que Lamarck convirtió la escala de la vida en una escalera mecánica.

Lamarck también afirmaba que las especies cambian con el tiempo gracias a la herencia de los caracteres adquiridos. La idea es que los individuos cambian a medida que se desarrollan en respuesta a los retos que les plantea el entorno y que pasan estos cambios fenotípicos a su descendencia. Un ejemplo clásico es que los largos cuellos de las jirafas se desarrollan al estirarse para alcanzar las hojas en las copas de los árboles y, por ello, producirán descendencia con cuellos más largos.

En contraste con esto, Darwin y Wallace proponían que la evolución no sigue esta pauta lineal progresiva. (El **Cuadro 24.1** analiza por qué la teoría de la evolución por selección natural se asoció principalmente con el nombre de Darwin). Lo que es más importante, enfatizaban que el proceso responsable del cambio en el tiempo se basa en la variación entre los diferentes individuos de las poblaciones, una ruptura radical con el pensamiento de arquetipos que había dominado el pensamiento científico desde Platón. Darwin afirmaba que, en lugar de carecer de importancia o de ser una ilusión, la variación entre los individuos de una población resultaba clave para comprender la naturaleza de las especies; un punto de vista al que los biólogos hacen referencia con la expresión «pensamiento poblacional». Una **población** se compone de individuos de la misma especie que viven en la misma zona al mismo tiempo. Darwin y Wallace proponían que la evolución se produce porque los rasgos varían entre los individuos de una población y porque algunos individuos con rasgos específicos tenían más descendencia que otros.

CUADRO 24.1 ¿Por qué Darwin se lleva la mayor parte de la fama?

Aunque Charles Darwin y Alfred Russel Wallace formularon la misma explicación para el modo en que cambian las especies en el tiempo, el nombre de Darwin se asocia con mucha más prominencia a la teoría de la evolución porque desarrolló la idea con mucha más profundidad y proporcionó pruebas abrumadoras para ella en *El origen de las especies*, pero los historiadores de la ciencia especulan sobre si Darwin hubiera publicado su teoría si Wallace no hubiera amenazado con adelantársele (**Figura 24.2**).

Darwin escribió un artículo explicando la evolución por selección natural en 1842, 17 años antes de la publicación de la primera edición de *El origen de las especies*. Sin embargo, nunca lo presentó para su publicación. ¿La razón? Darwin afirmaba que necesitaba tiempo para documentar todas las razones a favor y en contra de la teoría y para examinar sus numerosas implicaciones. Probablemente haya aquí parte de verdad: Darwin era un pensador y escritor notablemente concienzudo, pero muchos historiadores de la ciencia arguyen que no lo hizo principalmente por miedo. Puesto que su teoría no coincidía con la historia de la creación que se relata en el Génesis bíblico, Darwin sabía que se vería expuesto a feroces críticas de los líderes religiosos y científicos. También era una persona extremadamente reservada que enfermaba con frecuencia, había recibido una educación muy religiosa y respondía a la tensión nerviosa o a los ataques personales con largas temporadas

(a) Charles Darwin.

(b) Alfred Russel Wallace.

FIGURA 24.2 Los descubridores de la evolución por selección natural. (a) Charles Darwin en 1840, cuatro años después de volver del viaje en el *Beagle* y dos años antes de esbozar su primer artículo explicando la evolución por selección natural. **(b)** Alfred Russel Wallace, quien en 1858 formuló de forma independiente la teoría de la selección natural. [(b) Alfred Russel Wallace retratado por un artista desconocido, según una fotografía de Thomas Sims (hacia 1860). Nº de registro: 1.765. National Portrait Gallery, Londres.]

afectado por alguna enfermedad debilitadora. El hecho de luchar por sus ideas contra los hombres más poderosos de Europa resultaba abrumador, pero Wallace le obligó a ponerse en marcha.

Wallace también había nacido en Inglaterra, pero había estado ganándose la vida coleccionando mariposas y otros ejemplares de historia natural en Malasia y vendiéndoselos a coleccionistas privados. Durante su recuperación de un brote de malaria en 1858, escribió un breve artículo en el que esbozaba la lógica de la evolución por selección natural y envió una copia a Darwin, quien inmediatamente se dio cuenta de que habían formulado la misma explicación para los cambios de las poblaciones en el tiempo. Ambos pidieron que se leyeran sus artículos ante la sociedad linneana de Londres y Darwin entonces se apresuró a hacer publicar *El origen de las especies*, cuya primera edición se agotó en un solo día, un año más tarde.

Por suerte para su salud, un amigo y compañero biólogo llamado Thomas Huxley defendió en público la teoría contra las críticas, que provenían tanto de las esferas científicas como de las religiosas. Darwin continuó viviendo apartado en Down (Inglaterra) y prosiguió de forma activa una brillante carrera investigadora.

La teoría de la evolución por selección natural era revolucionaria porque echaba por tierra la idea de que las especies eran estáticas e inmutables y porque sustituía el pensamiento tipológico por el pensamiento poblacional. También proponía un mecanismo que podía explicar el cambio en el tiempo y ponerse a prueba por medio de la observación y la experimentación. Platón y sus seguidores ponían énfasis en la existencia de tipos fijos; la evolución mediante selección natural habla de cambio y diversidad.

Ahora la pregunta es: ¿qué pruebas apoyan la afirmación de que las especies no son arquetipos fijos? ¿Qué datos convencieron a los biólogos de que la teoría de la evolución por selección natural es correcta?

24.2 La pauta de evolución: ¿han cambiado las especies con el tiempo?

En *El origen de las especies*, Darwin utilizó repetidamente la frase **descendencia con modificaciones** para describir la evolución. Con esta expresión quería decir que las especies que existen en la actualidad descienden de otras especies preexistentes y que las especies se modifican, cambian, con el tiempo, un punto de vista que constituía una ruptura radical de la pauta de especies inmutables creadas de forma independiente según la obra de Platón y la teoría de la creación especial. En esencia, el componente de pauta de la teoría de la evolución por selección natural realiza dos afirmaciones sobre la naturaleza de las especies: (1) cambian con el tiempo y (2) se relacionan mediante un antepasado común. Se analizarán detenidamente las pruebas para cada una de estas afirmaciones.

Pruebas del cambio a lo largo del tiempo

Cuando Darwin comenzó su trabajo, biólogos y geólogos acababan de comenzar a reunir e interpretar los registros fósiles. Un **fósil** es todo rastro de un organismo vivo en el pasado, rastros que van desde huesos y ramas a conchas, pistas o impresiones y excrementos (**Figura 24.3**). El **registro fósil** se compone de todos los fósiles hallados y descritos en la literatura científica.

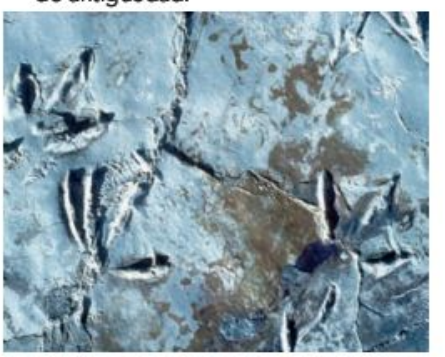
Al principio, los fósiles se organizaron de acuerdo con sus edades relativas. Esto fue posible porque la mayoría de los fósiles se encuentra en **rocas sedimentarias** que se forman a partir de arena o lodo u otros materiales depositados en lugares como playas o bocas de los ríos, y porque se sabe que las rocas sedimentarias forman capas. Se creía que los fósiles de las rocas inferiores eran más antiguos que los hallados en las rocas que se encontraban por encima de ellas. De este modo, los investigadores comenzaron a ordenar los fósiles en orden de antigüedad inverso. También comenzaron a nombrar diferentes periodos de tiempo geológico y crearon la secuencia de eones, épocas y periodos denominada **escala de tiempo geológico.** Después del descubrimiento de la radiactividad a finales del siglo XIX, los investigadores utilizaron técnicas de datación radiométrica para asignar edades absolutas a las edades relativas en la escala de tiempo geológica. Según los datos de la datación radiométrica, la Tierra tiene una edad aproximada de 4.600 millones de años y los primeros signos de vida aparecen en las rocas formadas hace unos 3.400 a 3.800 millones de años. En lugar de tener 6.000 años de antigüedad, como afirmaban algunos defensores de la teoría de la creación especial, la vida en la Tierra es mucho más antigua.

El registro fósil continúa su expansión en tamaño y calidad. Varias observaciones sobre este conjunto de datos convencieron a los biólogos de que las especies realmente han cambiado con el tiempo.

Extinción A principios del siglo XIX, los investigadores comenzaron a descubrir huesos, hojas y conchas fósiles con estructuras distintas a las de cualquier animal o planta conocidos. Al principio, muchos científicos insistieron en que podrían encontrarse ejemplares vivos de esas especies en las regiones inexploradas del globo pero, a medida que continuó la investigación y el número y la diversidad de colecciones fósiles fue en aumento, este argumento fue cada vez menos plausible. Después de que el barón Georges Cuvier publicara en 1812 un análisis detallado de una especie **extinguida,** es decir,

(a) Amonita de 110 millones de años.

(b) Rastros de ave de 50 millones de años de antigüedad.



(c) Heces de perezoso con una antigüedad de 20.000 años.

FIGURA 24.3 Un fósil es cualquier rastro de un organismo que vivió en el pasado. Además de **(a)** partes del cuerpo como conchas, huesos o ramas, los fósiles pueden ser **(b)** rastros o huellas, o incluso **(c)** heces.

una especie que ya no existe, el alce irlandés, la mayoría de los científicos aceptó la realidad de la extinción.

Se creyó que el ciervo gigante era demasiado grande como para haber escapado a su descubrimiento y demasiado diferenciado como para clasificarlo como una población de gran tamaño de una especie existente.

Los defensores de la teoría de la creación especial arguyeron que las especies fósiles habían sido víctimas de la inundación de los tiempos de Noé. Darwin, por el contrario, los interpretó como pruebas de que las especies no son entidades estáticas e inmutables desde el momento de la creación especial. Su razonamiento era que, si las especies se habían extinguido, entonces la gama de especies vivas sobre la Tierra había cambiado con el tiempo. Los análisis recientes del registro de fósiles apoyan la afirmación de que se han extinguido más especies de las que existen en la actualidad. Los datos también indican que durante la historia de la Tierra han ido extinguiéndose especies de forma continuada, no solo en uno o algunos acontecimientos catastróficos.

Formas de transición Mucho antes de que Darwin publicara su teoría, varios investigadores habían comunicado sorprendentes parecidos entre algunos fósiles hallados en las rocas de ciertas regiones y las especies halladas en las mismas áreas geográficas. La pauta era tan extendida que se conoció como «ley de sucesión». La observación general era que a las especies extinguidas en el registro de fósiles les sucedían, en la misma región, especies similares (**Figura 24.4a**). A principios del siglo XIX se comunicó la pauta, aunque no se interpretó, pero más tarde Darwin señaló que proporcionaba pruebas robustas a favor de la hipótesis de que las especies habían cambiado en el tiempo. Su idea era que las formas extinguidas y las vivas estaban relacionadas, que representaban a antepasados y sus descendientes.

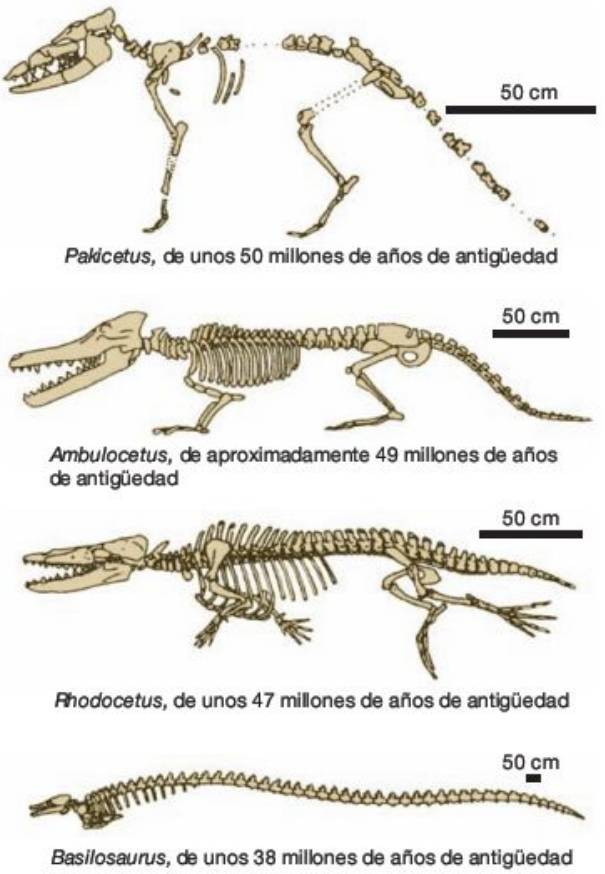
A medida que mejoró el registro de fósiles, los investigadores descubrieron formas de transición que ampliaban el ámbito de la ley de sucesión. Una **forma de transición** es una especie fósil con rasgos intermedios entre los de una especie más antigua y una más nueva. Por ejemplo, una serie de intensos trabajos durante las últimas décadas ha descubierto fósiles que documentan un cambio gradual con el tiempo desde mamíferos terrestres con miembros a mamíferos marinos con miembros reducidos o sin ellos (**Figura 24.4b**). Todas las especies de esta secuencia tienen tipos diferenciados de huesos del oído que los investigadores utilizan para identificar ballenas. Los fósiles de ballena más antiguos encontrados hasta la fecha son de animales del tamaño de un zorro con ojos situados en la parte superior de la cabeza. Basándose en esta observación y en el hecho de que los fósiles se hallaron en rocas que solo se forman en depósitos oceánicos, los biólogos sugieren que las ballenas más antiguas eran animales semiacuáticos no muy diferentes de los hipopótamos. Durante los doce millones de años siguientes, el registro fósil muestra que los miembros de la especie de las ballenas fueron reduciéndose gradualmente, observaciones que apoyan la hipótesis de que las ballenas fueron convirtiéndose de forma gradual en animales estrictamente acuáticos y más parecidos a las ballenas actuales en aspecto y estilo de vida. Las especies de ballena han cambiado claramente a lo largo del tiempo.

(a) Las especies vivas «suceden» a las fósiles en la misma región.

Perezoso fósil de Sudamérica

Perezoso actual de Sudamérica

(b) Formas de transición durante la evolución de las ballenas.



Pakicetus, de unos 50 millones de años de antigüedad

Ambulocetus, de aproximadamente 49 millones de años de antigüedad

Rhodocetus, de unos 47 millones de años de antigüedad

Basilosaurus, de unos 38 millones de años de antigüedad

FIGURA 24.4 Prueba de que las especies han cambiado con el tiempo. **(a)** Solo en Centroamérica y Sudamérica pueden encontrarse perezosos, tanto fósiles como vivos. Darwin arguyó que las especies vivas descienden de antepasados que vivieron en la misma zona. **(b)** Las formas de transición documentan los cambios que ocurrieron a medida que las ballenas pasaban de ser mamíferos terrestres para convertirse en los mamíferos acuáticos de la actualidad.

PREGUNTA ¿Cómo se explicarían todas estas observaciones según la teoría de la creación especial?

Otras secuencias similares de formas de transición documentan los cambios que llevaron a la evolución de las plumas y al vuelo en los pájaros, de estomas y tejido vascular en las plantas, la postura erecta y el cerebro de gran tamaño en los seres humanos, las mandíbulas en los **vertebrados** (animales con columna vertebral), los miembros en anfibios y otros vertebrados, la pérdida de miembros en las serpientes y otros rasgos. Cada una de estas formas de transición ofrece pruebas firmes del cambio con el tiempo.

Vestigios (rasgos vestigiales) Darwin fue el primero en ofrecer una interpretación ampliamente aceptada de los vestigios. Un **vestigio (rasgo vestigial)** es una estructura reducida o de desarrollo incompleto que no tiene función alguna o tiene una función reducida, pero que es claramente similar a órganos o estructuras que funcionan en especies relacionadas estrechamente.

Los biólogos han documentado miles de ejemplos de vestigios. Los genomas de los seres humanos y otros organismos contienen cientos de pseudogenes, secuencias de DNA sin función alguna que se presentaron en el Capítulo 20. Las ballenas boreales y las boas rosadas tienen diminutos huesos de piernas y caderas que no les sirven para nadar ni reptar; los avestruces y los kiwis tienen alas muy pequeñas, inútiles para el vuelo; los peces abisales ciegos continúan teniendo cuencas oculares. El apéndice humano es una versión reducida del ciego, un órgano que se encuentra en otros vertebrados con funciones digestivas. Los monos y muchos otros primates tienen largas colas, pero nuestro cóccix, que se muestra en la **Figura 24.5a,** es demasiado pequeño para ayudar a mantener el equilibrio. Gran número de mamíferos, primates incluidos, pueden mantener el pelo erizado cuando tienen frío o sienten entusiasmo, pero nuestro escaso pelo apenas sirve para mantenernos calientes y la piel de gallina es, en gran parte, ineficaz para señalar nuestro estado emocional (**Figura 24.5b**).

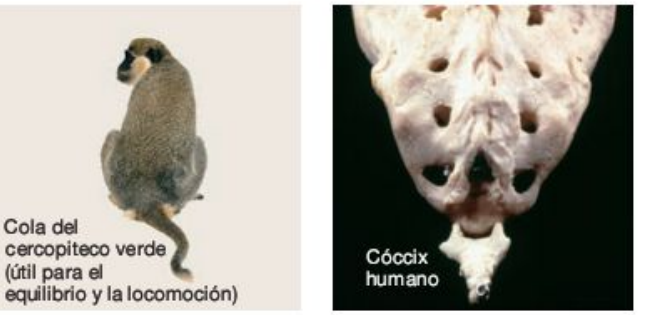
La existencia de vestigios es incoherente con la teoría de la creación especial, que mantiene que un ser sobrenatural diseñó de forma perfecta las especies, cuyas características son inmutables. En su lugar, los vestigios son la prueba de que las características de las especies han ido cambiando con el tiempo.

Ejemplos actuales Los biólogos han documentado cientos de poblaciones contemporáneas que están cambiando como respuesta a las modificaciones en su entorno. Las bacterias se han vuelto resistentes a los fármacos; los insectos se han vuelto resistentes a los insecticidas y las malas hierbas, a los herbicidas. La Sección 24.4 ofrece un análisis detallado de la investigación en dos ejemplos de la acción de la evolución.

Los biólogos también han estudiado docenas de casos en los que están formándose nuevas especies, directamente ante nuestros ojos. El Capítulo 26 permite el análisis de uno de los proyectos de investigación.

En resumen: el cambio con el tiempo continúa y puede medirse directamente. Las pruebas de los registros fósiles y las especies vivas indican que la vida es muy antigua, que las especies han cambiado durante el curso de la historia de la Tierra y que continúan cambiando. El mensaje que debe recordarse es que las especies son dinámicas, no estáticas e inmutables, como afirmaba la teoría de la creación especial.

(a) El cóccix humano es un vestigio.



(b) La piel de gallina es un vestigio.

FIGURA 24.5 Los vestigios son versiones reducidas de rasgos en otras especies. (a) El cóccix y **(b)** la piel de gallina son rasgos humanos cuya función se ha reducido y son similares a otras estructuras mayores y completamente funcionales en otras especies.

PREGUNTA ¿Cómo se explicarían estas observaciones si la evolución se produjera por medio de la herencia de los caracteres adquiridos?

Pruebas de que las especies están relacionadas

Los datos de los registros fósiles y las especies contemporáneas refutan la hipótesis de que las especies son inmutables. ¿Qué ocurre con la afirmación de que las especies se crearon de forma independiente, es decir, que no existe relación alguna entre ellas?

Relaciones geográficas Charles Darwin comenzó a darse cuenta de que las especies están relacionadas mediante antepasados comunes, a semejanza de las personas de una familia, durante un viaje de cinco años que realizó en el buque de la marina inglesa *Beagle*. Durante la realización de su misión para explorar y elaborar el mapa de la costa de Sudamérica, el *Beagle* pasó bastante tiempo en las islas Galápagos, en la costa del actual Ecuador. Darwin ostentaba el cargo de naturalista del barco y reunió extensas colecciones de plantas y animales que había encontrado en estas islas. Entre los pájaros que recogió se encontraba lo que se conoce ahora como sinsonte de Galápagos, que se muestra en la **Figura 24.6a.**

(a) Cuatro especies de sinsontes en las islas Galápagos.

Nesomimus parvulus

Nesomimus melanotis

Nesomimus trifasciatus

Nesomimus macdonaldi

(b) Darwin razonó que comparten un antepasado en común.

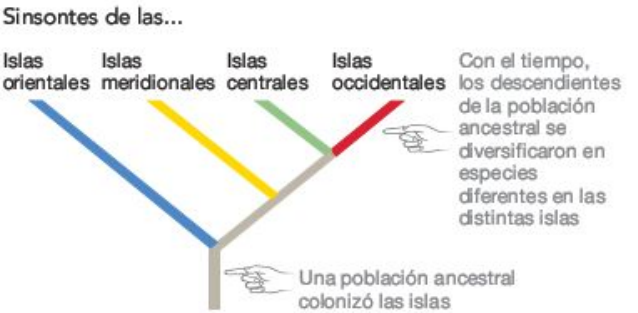


FIGURA 24.6 Las estrechas relaciones entre las diferentes formas en las islas apoyan la hipótesis de un antepasado común. (a) Darwin recogió sinsontes de diversas islas de las Galápagos. **(b)** Filogenia que ilustra la explicación de Darwin de por qué los sinsontes de las diferentes islas son similares pero distintos.

PREGUNTA ¿Cómo se explicarían todas estas observaciones según la teoría de la creación especial?

Varios años después de que Darwin hubiera vuelto a Inglaterra, un amigo naturalista en Londres le señaló que los sinsontes que Darwin había recogido en las diferentes islas eran especies distintas, basándose en las diferencias en la coloración, el tamaño y la forma del pico.

A Darwin esto le pareció notable: ¿por qué iban a ser tan similares especies que habitaban islas vecinas pero tan claramente diferenciadas? Esto ha resultado ser una pauta muy general: en los grupos de islas de todo el mundo suele ser habitual encontrar especies similares en islas vecinas. Darwin se dio cuenta de que esta pauta, que resulta desconcertante cuando se examina como un producto de la creación especial, es perfectamente lógica cuando se interpreta en el contexto de la evolución o de la descendencia con modificaciones. Propuso que los sinsontes eran similares porque descendían de un antepasado común, en cuyo caso la especie de los sinsontes forma parte de una filogenia, un árbol genealógico de poblaciones o especies. Es más: los sinsontes pueden situarse en un árbol filogenético, un diagrama ramificado que describe las relaciones entre antepasados y descendientes de las especies, de forma muy semejante a la manera en que una genealogía describe las mismas relaciones entre seres humanos. La **Figura 24.6b** ilustra esta idea. La hipótesis de Darwin era que, en lugar de haber sido creados de forma independiente, las poblaciones de sinsontes que colonizaron las diferentes islas habían cambiado con el tiempo y formado nuevas especies. La presencia de especies similares en la misma área geográfica se considera todavía una prueba fehaciente de que las especies están relacionadas mediante un antepasado común y, en concreto, que dicho antepasado vivía en la misma región.

Homología Traducida literalmente, la palabra *homología* significa «el estudio de las semejanzas». Cuando los biólogos comenzaron a estudiar la anatomía de los seres humanos y otros vertebrados se vieron sorprendidos por el notable parecido de sus esqueletos, músculos y otras estructuras pero, debido a que los biólogos que realizaron estos estudios tempranos eran defensores de la teoría de la creación esencial, no pudieron explicar por qué existían sorprendentes parecidos entre algunos organismos pero no entre otros. Hoy en día, los biólogos reconocen que la **homología** es un parecido que existe en las especies que descienden de un antepasado común. El pelo humano y el pelo de perro son homólogos. Los seres humanos tienen pelo y también los perros porque comparten un antepasado común que era mamífero y también tenía pelo.

La homología puede reconocerse y estudiarse a tres niveles que interaccionan entre sí. El nivel más fundamental entre ellos es la **homología genética,** una similitud en las secuencias de DNA de las especies diferentes. Como ejemplo, considera el gen de la *anoftalmia* en la mosca de la fruta y el gen de la *aniridia* en los sseres humanos. Ambos genes actúan para determinar dónde se desarrollarán los ojos y la secuencia de

Gen:	secuencia de aminoácidos (abreviaturas de una letra):
Aniridia (ser humano)	LQRNRTSFTQEQIEALEKEFERTHYPDVFARERLAAKIDLPEARIQVWFSNRRAKWRREE
Anoftalmia (mosca de la fruta)	LQRNRTSFTNDQIDSLEKEFERTHYPDVFARERLAGKIGLPEARIQVWFSNRRAKWRREE

Solo seis de los 60 aminoácidos que componen estas secuencias son diferentes. Ambas secuencias coinciden en un 90%

FIGURA 24.7 Homología genética: los genes de especies diferentes pueden ser similares en secuencia de DNA u otros atributos. Secuencias de aminoácidos de una porción del gen de la *Aniridia* hallados en los seres humanos y el gen de la anoftalmia hallado en *Drosophila*. Para una explicación de las abreviaturas de una letra utilizadas para los aminoácidos, consulta el Capítulo 3.

PREGUNTA ¿Cómo se explicarían estas observaciones si la evolución se produjera por medio de la herencia de los caracteres adquiridos?

DNA es tan similar entre estos dos genes que codifican proteínas cuya secuencia de aminoácidos es casi idéntica (**Figura 24.7**). Esta observación es interesante porque la estructura ocular es muy diferente entre las dos especies: las moscas de la fruta tienen ojos compuestos por gran número de lentes, mientras que los seres humanos tenemos un ojo de cámara con lente única. Para explicar esta observación, los biólogos proponen que la mosca de la fruta y los humanos descienden de un antepasado común con un gen similar al de la *anoftalmia* y *aniridia*, y que este gen participó en la formación de un único órgano recolector de luz. La estructura del órgano divergió a medida que se producía la evolución de insectos y mamíferos, pero el mismo gen continuó siendo responsable de la ubicación de los ojos.

Aunque los Capítulos 18 y 20 trataron otros ejemplos de homologías genéticas, la más notable de todas es el código genético que se presentó en el Capítulo 15. A excepción de uno o dos codones en un número reducido de especies, los mismos 64 codones de mRNA especifican los mismos aminoácidos en todos los organismos que se han estudiado. Para explicar la existencia del código genético universal, los biólogos han planteado la hipótesis de que el código actual existió también en el antepasado común de todos los organismos vivos en la actualidad. De forma parecida, todos los organismos vivos tienen en la actualidad una membrana plasmática compuesta de una doble capa fosfolípida con proteínas intercaladas, transcriben la información codificada en el DNA al RNA mediante la RNA polimerasa, usan ribosomas para la síntesis de proteínas, emplean la ATP como unidad de intercambio de energía y hacen copias de su genoma mediante la DNA-polimerasa. Igual que el código genético, estos rasgos sin duda existían en la célula que dio origen a todas las especies vivas hoy en día.

El segundo nivel en el que los biólogos analizan la homología se introdujo en los Capítulos 21 a 23. Una **homología de desarrollo** es una similitud en los rasgos embrionarios. Las homologías de desarrollo suelen observarse en la **morfología** general o forma de los embriones y en la suerte de algunos tejidos embrionarios específicos.

La **Figura 24.8** ilustra el fuerte parecido general entre los embriones de los animales vertebrados. En los estadios iniciales del desarrollo se forman en pollos, seres humanos y gatos unas estructuras denominadas bolsas branquiales y colas que sobrepasan el ano. En los estadios posteriores del desarrollo, se pierden las bolsas branquiales en las tres especies y las colas en los seres humanos. En los peces, sin embargo, las bolsas branquiales se mantienen intactas y resultan en unas agallas en pleno funcionamiento en adultos. Para explicar esta observación, los biólogos plantean la hipótesis de que las bolsas branquiales y las colas existen en pollos, seres humanos y gatos porque existieron en la especie semejante a un pez que fue el antepasado común de peces, mamíferos y aves actuales. Las bolsas branquiales embrionarias son un vestigio en pollos, seres humanos y gatos, mientras que las colas embrionarias son un vestigio en los seres humanos.

También se observan homologías de desarrollo a nivel de tejidos específicos. Aunque la estructura de la mandíbula adulta es diferente en peces y mamíferos, es el mismo grupo de células embrionarias el que da lugar a la estructura de la mandíbula en ambos grupos. Esta observación resulta lógica si peces y mamíferos descienden del mismo antepasado común y éste también tuviera una mandíbula que se desarrollara a partir de la misma población de células embrionarias.

Las homologías de desarrollo se deben a genes homólogos y dan lugar a **homologías estructurales,** semejanzas en la morfología adulta. Un ejemplo clásico es el plan estructural común que se observa en los miembros de los vertebrados (**Figura 24.9**). En palabras de Darwin: «¿Qué podría ser más curioso que el hecho de que la mano de un hombre, formada para el agarre, la de un topo formada para la excavación, la pata de un caballo, el remo de la marsopa y el ala de un murciélago derivaran todas del mismo patrón e incluyeran los mismos huesos en las mismas posiciones relativas?».

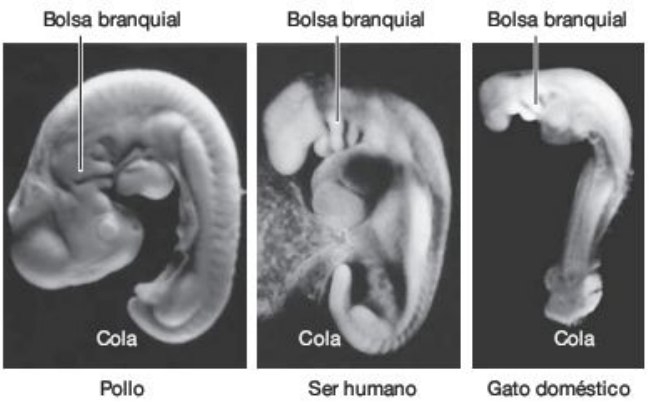


FIGURA 24.8 Homología embrionaria: las estructuras que aparecen en las etapas iniciales del desarrollo son similares. Los estadios embriónicos tempranos de una gallina, un ser humano y un gato muestran un gran parecido.

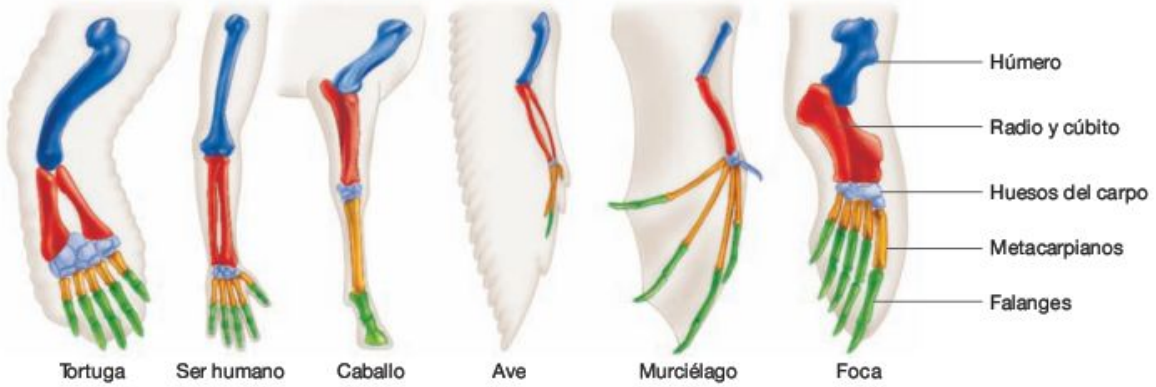


FIGURA 24.9 Homología estructural: las extremidades con funciones diferentes tienen la misma estructura subyacente. Aunque su función varía, todas las extremidades de los vertebrados son modificaciones del mismo número y la misma disposición ósea. Darwin interpretó las homologías estructurales como estas como un producto de la descendencia con modificación. (Las extremidades no se muestran a escala).

PREGUNTA ¿Cuál es la relación entre homologías genéticas, de desarrollo y estructurales?

Darwin planteó la cuestión porque un ingeniero nunca hubiera utilizado el mismo patrón subyacente para diseñar la estructura de una herramienta de agarre, un utensilio para excavación, un dispositivo para la deambulación, un propulsor y un ala. Pero si todos los mamíferos descienden de un antepasado común, y si dicho antepasado tenía una extremidad con el mismo plan básico que el que se muestra en la Figura 24.9, entonces resultaría lógico observar que sus descendientes presentaban formas modificadas del mismo diseño.

El punto general es que, en muchos casos, los rasgos resultan similares en especies diferentes porque las especies en cuestión están relacionadas entre sí por un antepasado común. Si las especies se hubieran creado de forma independiente unas de otras, estos tipos de semejanzas no ocurrirían.

La evolución es el cambio en el tiempo

Los biólogos se basan en datos de varias fuentes para enfrentarse a la hipótesis de que las especies son inmutables y se crearon de forma independiente. Los datos apoyan la idea de que las especies descienden, con modificaciones, de un antepasado común. La **Tabla 24.1** resume estas pruebas.

A finales del siglo XIX, la amplia mayoría de los biólogos estaba convencida de que el componente de pauta de la teoría de la evolución era válido y que la teoría de la creación especial era incorrecta. Esto fue mucho antes de la descripción de las homologías genéticas, antes de que se descubrieran muchas de las formas de transición más importantes y antes de que se hubieran documentado los ejemplos contemporáneos del cambio de las poblaciones con el tiempo y de la creación de nuevas especies. Entre los biólogos, la controversia sobre el hecho de la evolución terminó hace más de 120 años.

A medida que evalúas las pruebas que apoyan el componente de pauta de la teoría de la evolución, resulta importante reconocer que ninguna observación ni experimento únicos «probaron» de forma instantánea el hecho de la evolución y terminaron con la creencia en la creación especial. Más bien, Darwin y otros debatieron que la pauta llamada evolución era mucho más consistente con los datos de lo que lo era la pauta que predecía la creación especial. La descendencia con modificaciones era una teoría científica más robusta y con más éxito, porque explicaba algunas observaciones, como los vestigios y las estrechas relaciones entre las especies en islas vecinas, que no podía explicar la creación especial.

¿Qué ocurre con el componente de procesos de la teoría de la evolución por selección natural? Si las extremidades de murciélagos y humanos no se crearon de forma independiente hace poco tiempo, ¿cómo llegaron a aparecer?

TABLA 24.1 Pruebas de la evolución

Predicción 1: las especies no son estáticas, sino que cambian con el tiempo

- La mayoría de las especies se ha extinguido.
- Las especies fósiles (extinguidas) recuerdan con frecuencia las especies vivas que se encuentran en la misma área.
- Las formas de transición documentan el cambio de los rasgos en el tiempo.
- La Tierra es muy antigua.
- Los vestigios (rasgos vestigiales) son habituales.
- En la actualidad puede observarse el cambio de las poblaciones y especies.

Predicción 2: las especies están relacionadas, no son independientes

- Las especies estrechamente relacionadas viven con frecuencia en la misma zona geográfica.
- Los rasgos homólogos son habituales y existen a tres niveles:
  1. Genético (estructura y código genéticos).
  2. De desarrollo (estructuras y procesos embrionarios).
  3. Estructural (rasgos morfológicos).

24.3 El proceso de evolución: ¿cómo funciona la selección natural?

La mayor contribución de Darwin no residió en reconocer el hecho de la evolución. Lamarck y otros investigadores ya habían propuesto la evolución como una pauta en la naturaleza mucho antes de que Darwin comenzara su trabajo. En su lugar, la innovación crucial de Darwin reside en el reconocimiento de un proceso, denominado **selección natural,** que podría explicar la pauta de descendencia con modificaciones.

En su formulación original, Darwin dividió el proceso de la evolución mediante selección natural en cuatro simples postulados o pasos en una secuencia lógica:

1. Los organismos individuales que forman una población varían en los rasgos que poseen, como el tamaño y la forma.
2. Algunas de las diferencias son hereditarias, es decir, que se transmiten a la descendencia mediante los genes. Por ejemplo: los padres altos tienden a tener hijos de estatura elevada.
3. En cada generación se produce mucha más descendencia de la que puede sobrevivir. Así, solo algunos individuos de la población sobreviven el tiempo suficiente como para producir descendencia y, entre los individuos que lo hacen, algunos producen más descendencia que otros.
4. El subconjunto de individuos que sobrevive mejor y produce más descendencia no es una muestra aleatoria de la población. En su lugar, los individuos con ciertos rasgos heredables tienen más probabilidades de sobrevivir y reproducirse. La selección natural se produce cuando los individuos con características específicas producen más descendencia que otros individuos sin dichas características.

Puesto que los rasgos seleccionados se transmiten a la descendencia, la frecuencia de estos aumenta de una generación a la siguiente. La **evolución,** un cambio en las características genéticas de una población con el tiempo, es sencillamente el resultado de estos cuatro pasos.

Al estudiar estos pasos, debería quedar patente que la variación entre los individuos resulta esencial si debe ocurrir la evolución. También debe reconocerse que Darwin tuvo que introducir el pensamiento poblacional en la Biología porque son las poblaciones las que cambian con el tiempo cuando sucede la evolución. Para llegar a estos postulados y comprender sus consecuencias, Darwin tuvo que pensar de forma revolucionaria.

Hoy en día, los biólogos suelen condensar los cuatro postulados de Darwin en dos afirmaciones que comunican la esencia de la evolución por selección natural de forma más rotunda: la evolución por selección natural se produce cuando (1) la variación heredable lleva a (2) la diferencia en el éxito en la supervivencia y la reproducción.

Para ilustrar esta versión condensada de la lógica de Darwin, considera una población de diez polillas cuyas diferencias en el color de las alas se deban principalmente a dos alelos de un único gen (**Figura 24.10a**). Estos alelos se denominan A_1 y A_2.

Los individuos con el genotipo A_1A_1 tienen una coloración gris claro, mientras que los individuos con genotipo

(a) Si hay una variación hereditaria...

El color varía entre los diferentes ejemplares principalmente debido a las diferencias en su genotipo

(b)... resulta en diferencias en el éxito...

Las aves encuentran y comen muchas más polillas de alas oscuras que de alas claras

(c)... entonces se produce la evolución.

	Frecuencia del alelo A_1	Frecuencia del alelo A_2
Inicio	0,5 (10 de 20 alelos presentes)	0,5 (10 de 20 alelos presentes)
Final	0,625 (5 de 8 alelos presentes)	0,375 (3 de 8 alelos presentes)

La frecuencia de los alelos ha cambiado en las polillas supervivientes

FIGURA 24.10 La evolución por selección natural se produce cuando las variaciones heredables resultan en diferencias en el éxito. Véase el texto para una explicación. Recuerda que este ejemplo no es hipotético. Los cambios en la frecuencia de los alelos que se muestran aquí se han producido de forma independiente en poblaciones de *Biston betularia* en Inglaterra y en varios lugares de Norteamérica.

PREGUNTA ¿Por qué resulta importante que se hayan observado cambios similares en las frecuencias de alelos en diferentes poblaciones de esta especie de forma independiente?

A_1A_2 o A_2A_2 son de color negro. Ahora bien, es importante reconocer que parte de la variación en el color de las alas en esta población se debe a las diferencias en el entorno en que se encuentran los individuos, y parte debido a las diferencias en los alelos de los que son portadores. Por ejemplo, no todos los individuos con el genotipo A_2A_2 tendrán exactamente el mismo tono de negro, porque cada uno ha estado expuesto a temperaturas diferentes y ha dispuesto de distintas cantidades de nutrientes durante el desarrollo de las alas y cuando estaba activo el producto del gen *A*. Pero puesto que los alelos A_1 y A_2 tienen un efecto tan diferente sobre el color de las alas, hay una variación hereditaria en el rasgo dentro de la población.

Estas polillas están activas por la noche y pasan el día descansando sobre los troncos y las ramas de los árboles, donde son presa de los pájaros. En un entorno en que son habituales los árboles con corteza clara, los pájaros pueden encontrar y comer individuos con alas oscuras con mucha mayor facilidad que encontrar, y comer, individuos con alas claras. Puesto que la actividad predadora de los pájaros produce selección natural sobre el color de las alas, hay una diferencia en el éxito: en este entorno, los individuos con alas claras sobreviven mejor que los que tienen alas oscuras. En nuestro ejemplo, solo cuatro individuos sobrevivieron, lo cual implica que ahora solo hay ocho alelos presentes en la población (**Figura 24.10b**). Como resultado, se produce la evolución. La evolución se define como un cambio en las frecuencias de los alelos en una población con el tiempo. En este caso, la frecuencia del alelo A_1 aumenta en esta población con el tiempo (**Figura 24.10c**).

Para explicar el proceso de selección natural, Darwin hizo referencia a los individuos con éxito como individuos «mejor adaptados, más adecuados» que los otros. Dio a la palabra *adecuación* una definición diferente a su uso cotidiano en el idioma. La **adecuación darwiniana** es la capacidad de un individuo para producir descendencia en relación con esa habilidad en otros individuos de la población, lo cual es una cantidad mensurable. Los investigadores estudian poblaciones en el laboratorio o con trabajos de campo y calculan la adecuación relativa de cada individuo contando cuánta descendencia produce en relación con otros. En entornos donde la mayoría de los árboles tenga una corteza de color gris claro, las polillas de alas claras son más adecuadas que de alas oscuras pero, en entornos dominados por árboles de corteza oscura, las polillas de alas negras son más adecuadas que las de alas claras.

El concepto de adecuación, a su vez, ofrece un modo compacto de definir formalmente la aptitud. El significado biológico de la palabra *aptitud*, como el significado biológico de *adecuación*, es bastante diferente de su uso cotidiano. En Biología, una **aptitud** es un rasgo heredable que aumenta la adecuación de un individuo a un entorno particular en relación a los individuos que carecen de ese rasgo. Las adaptaciones aumentan la adecuación, la habilidad de tener descendencia. Las alas de color claro son una aptitud en aquellos entornos en los que la mayoría de los árboles tiene una corteza clara.

En resumen: la evolución por selección natural se produce cuando la variación heredable en los rasgos lleva a la diferencia en el éxito en la supervivencia y la reproducción. Si comprendes este concepto, deberías poder elaborar una figura análoga a la Figura 24.10 para ilustrar lo que sucedería en las frecuencias de los alelos en la población si los árboles de corteza oscura fueran más abundantes que los de corteza clara. También deberías poder explicar qué sucedería si toda la variación en el color de las alas se debiera a las diferencias en nutrición o temperatura que experimentan los individuos, lo cual implicaría que todos tendrían el mismo genotipo.

Para ayudarte a comprender en profundidad cómo funciona la evolución mediante selección natural, la Sección 24.4 se dedica a los datos: en concreto, a los estudios recientes sobre cómo funciona la selección natural en poblaciones reales. Los biólogos aceptan la teoría de Darwin no solo por su poder de explicación, sino también porque se ha observado de forma directa la evolución por selección natural.

24.4 La evolución en acción: investigación actual sobre la selección natural

La teoría de la evolución por selección natural de Darwin es comprobable. Si la teoría es correcta, los biólogos deberían poder probar la validez de cada uno de los postulados de Darwin y observar la evolución en las poblaciones naturales.

Esta sección resume dos ejemplos en los que se ha observado, o está observándose, la evolución por selección natural en la naturaleza. Se cuenta con cientos de casos más disponibles, que implican una amplia variedad de rasgos y organismos. Para comenzar, se explorará la evolución de la resistencia a los fármacos, uno de los mayores retos a los que se enfrentan los investigadores biomédicos y los médicos actuales.

¿Cómo se volvió resistente a los antibióticos *Mycobacterium tuberculosis*?

Mycobacterium tuberculosis, la bacteria que causa tuberculosis o TB, lleva mucho tiempo considerándose como un azote de la humanidad. Fue responsable de casi la cuarta parte de todas las muertes en la ciudad de Nueva York en 1804, mientras que en el París del siglo XIX la cifra se aproximaba más a la tercera parte. Para poner estas cifras en perspectiva, debe considerarse que todos los tipos de cáncer combinados son responsables en la actualidad del 30 por ciento de las muertes que suceden en EE.UU., lo cual quiere decir que la tuberculosis fue en un tiempo un problema de salud pública de tanta magnitud como el cáncer en la actualidad.

Aunque la tuberculosis continúa matando a más adultos que cualquier otra enfermedad vírica o bacteriana en el mundo, atrajo relativamente poca atención en las naciones industrializadas durante los años comprendidos entre 1950 y 1990, puesto que durante ese periodo fue principalmente una enfermedad de las naciones emergentes.

El declive de la tuberculosis en Europa occidental, Norteamérica, Japón, Corea y Australia constituye uno de los grandes triunfos de la medicina moderna. En estos países se produjo una mejora importante de las condiciones generales de vida, las condiciones higiénicas y la nutrición a principios del siglo XX.

Cuando las personas se encuentran sanas y bien alimentadas, su sistema inmunitario funciona lo suficientemente bien como

para terminar con rapidez con la mayoría de las infecciones por *M. tuberculosis,* antes de que la infección pueda dañar a la persona y de que pueda transmitirse a un nuevo huésped. Además, a principios de la década de 1950 comenzó la disponibilidad de antibióticos como la rifampicina en los países industrializados, fármacos que permitieron a los médicos frenar incluso las infecciones avanzadas y que salvaron millones de vidas.

A finales de la década de 1980, no obstante, las tasas de infección por *M. tuberculosis* aumentaron en muchos países y, en 1993, la Organización Mundial de la Salud (OMS) declaró que la tuberculosis constituía una emergencia sanitaria a nivel mundial. Los médicos estaban especialmente alarmados porque las cepas de *M. tuberculosis* responsables del aumento eran, en gran parte o totalmente, resistentes a la rifampicina y a otros antibióticos que antaño habían sido muy efectivos. ¿Cómo y por qué se produjo la evolución de la resistencia a los fármacos? El caso de un único paciente, un joven residente en Baltimore, ilustrará lo que está ocurriendo en todo el mundo.

La historia comienza cuando ingresó en el hospital un muchacho con fiebre y tos. Las radiografías torácicas, a las que siguieron cultivos bacterianos del líquido expulsado de los pulmones, mostraron que sufría una infección de tuberculosis activa. Se le administraron varios antibióticos durante seis semanas, seguidos de dosis dos veces a la semana de rifampicina e isoniacida durante 33 semanas más. Diez meses más tarde, los cultivos bacterianos de los líquidos torácicos indicaban que no existían células de *M. tuberculosis* en absoluto, las radiografías de tórax también eran normales y los antibióticos parecían haber eliminado la infección.

No obstante, apenas dos meses después de obtener resultados normales en las pruebas de detección de la tuberculosis, el joven volvió a ingresar en el hospital con fiebre, tos grave y dificultad para respirar. A pesar de recibir tratamiento con diferentes antibióticos, incluyendo rifampicina, murió por insuficiencia respiratoria diez días más tarde. Las muestras de material de sus pulmones evidenciaron que en ellos volvía a crecer de forma activa *M. tuberculosis* pero, en esta ocasión, las células bacterianas eran totalmente resistentes a la rifampicina.

Una bacteria resistente a los fármacos había matado a este paciente. ¿De dónde procedía? ¿Es posible que una cepa resistente al tratamiento antibiótico hubiera evolucionado *en su interior*? Para responder a esta pregunta, un equipo de investigación analizó el DNA de la cepa resistente a los fármacos y lo comparó con el DNA que habían conservado de las células de *M. tuberculosis* que habían aislado un año antes del mismo paciente. Después de examinar amplias partes de cada genoma, los biólogos solo pudieron hallar una diferencia: una mutación puntual en un gen llamado *rpoB* que codifica un componente de la enzima RNA polimerasa. Recuerda del Capítulo 16 que la RNA-polimerasa transcribe DNA a mRNA y que una mutación puntual es un cambio en una única base en el DNA. En este caso, la mutación cambió una citosina a una timina, lo cual alteró el codón normal TCG a un codón mutante, TTG. Como resultado, la RNA polimerasa producida por la cepa resistente a los fármacos presentaba leucina en lugar de serina en el aminoácido 153 de la cadena polipeptídica.

Este resultado es significativo. El fármaco que estaba utilizándose para el tratamiento del paciente actúa uniéndose a la RNA polimerasa de *M. tuberculosis*. Cuando el fármaco entra en una célula de *M. tuberculosis* y se une a la RNA polimerasa, dificulta la transcripción. Si hay suficiente cantidad de rifampicina presente durante un tiempo lo bastante largo y si el fármaco se une con firmeza, las células bacterianas no podrán elaborar proteínas con eficiencia y su multiplicación será escasa. Pero, aparentemente, la sustitución de una leucina por una serina impide la unión eficiente de la rifampicina. Por consiguiente, las células con la mutación C → T continúan multiplicándose de forma eficiente, incluso en presencia del fármaco.

Estos resultados sugieren que una cadena de sucesos causó la muerte de este paciente (**Figura 24.11**). Los investigadores presentaron la hipótesis de que, por azar, una o algunas de las células presentes en los estadios iniciales de la infección tenían un gen *rpoB* con la mutación C → T. En condiciones normales, las formas mutantes de RNA polimerasa no funcionan tan bien como la forma más común, de forma que la mutación C → T no se hubiera multiplicado tanto y su frecuencia se hubiera mantenido baja, incluso aunque la población total aumentara hasta el punto de provocar los síntomas que enviaron al joven al hospital.

En ese momento comenzó el tratamiento con rifampicina. En respuesta, las células de la población con RNA polimerasa normal comenzaron a crecer con mucha mayor lentitud o a morir. Como resultado, la población bacteriana total se redujo de forma tan drástica que el paciente pareció estar curado: sus síntomas comenzaron a desaparecer. Pero las células con la mutación C → T tenían ventaja en el nuevo entorno, comenzaron a multiplicarse con más rapidez que las células normales y su número continuó aumentando después de terminar el tratamiento. Con el tiempo, la población de *M. tuberculosis* volvió a aumentar como al principio y los síntomas del paciente volvieron a aparecer. No obstante, ahora las células resistentes a los fármacos dominaban la población, razón por la cual la segunda ronda de tratamiento con rifampicina resultó inútil. Si los trabajadores sanitarios o la familia del paciente hubieran contraído tuberculosis por contagio de él, el tratamiento con rifampicina les hubiera resultado inútil también a ellos y la enfermedad hubiera continuado propagándose.

¿Significa esta secuencia de acontecimientos que se produjo evolución por selección natural? Un modo de responder a esta pregunta es revisar los cuatro postulados darwinianos y determinar si se probó y comprobó cada uno de ellos:

1. *¿Existía variación en la población?* La respuesta es sí. Debido a la mutación, tanto las cepas resistentes como no resistentes de tuberculosis estaban presentes antes de la administración del fármaco. De hecho, la mayoría de poblaciones de *M. tuberculosis* muestran variación en las cepas y los estudios de cultivos de *M. tuberculosis* revelan que se produce una mutación que consigue resistencia a la rifampicina una vez cada 10^7 a 10^8 células.

2. *¿Era hereditaria esta variación?* La respuesta es sí. Los investigadores demostraron que la variación en los fenotipos de ambas cepas, de sensibilidad ante los fármacos a resistencia a los fármacos, se debía a la variación en sus genotipos. Puesto que el gen mutante *rpoB* se transmite a las células hijas cuando se replica una *Mycobacterium*, el alelo y el fenotipo que produce (resistencia a los fármacos) se transmite a la descendencia.

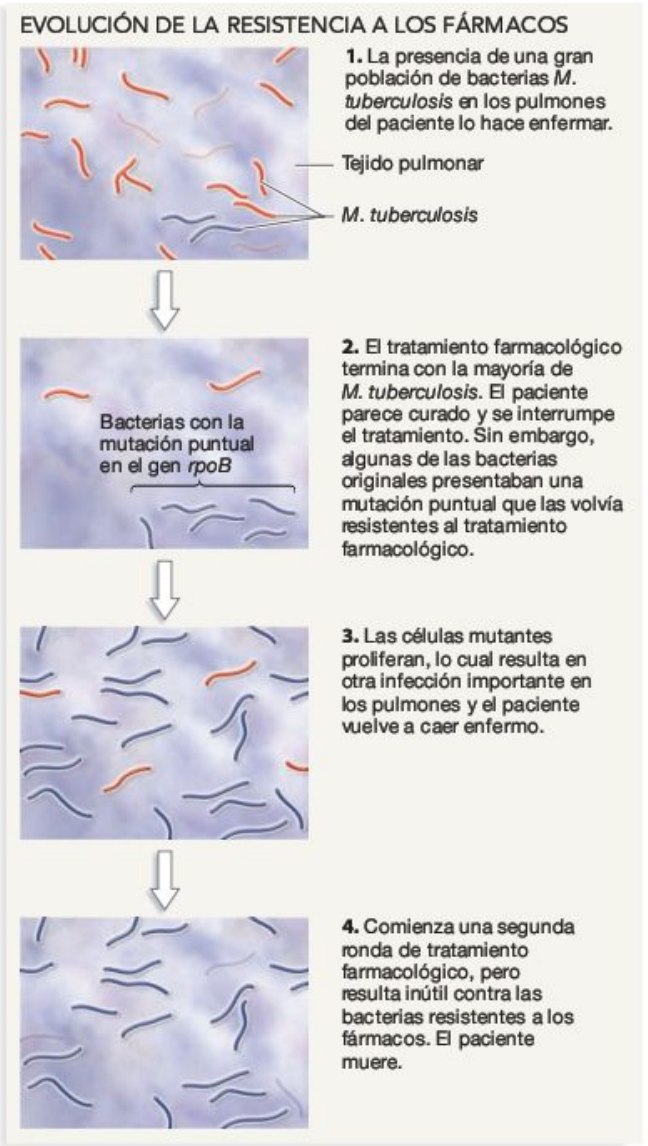


FIGURA 24.11 La frecuencia de los alelos que producen resistencia a los fármacos aumenta cuando se utilizan.

PREGUNTA En la mayoría de las personas, el sistema inmunitario puede eliminar las pocas bacterias que continúan presentes en el paso 2. Esta persona, sin embargo, sufría de sida, por lo que su sistema inmunitario estaba disminuido. ¿Por qué se produjo el paso 3? Si hubiera transmitido la infección a otra persona en los pasos 3 o 4, ¿habría respondido al tratamiento?

3. *¿Se produjo variación en el éxito reproductivo?* Es decir: ¿sobrevivieron mejor algunos individuos de *M. tuberculosis* y produjeron más descendencia que otros? La respuesta es sí». Solo una minúscula fracción de células de *M. tuberculosis* en el paciente sobrevivió a la primera ronda de antibióticos durante el tiempo suficiente como para reproducirse, tan pocos que, tras el tratamiento inicial, la radiografía de su tórax era normal y las muestras de su líquido de los pulmones no contenían célula alguna de *M. tuberculosis*. Esto ocurrió porque un pequeño número de células bacterianas resistentes a los fármacos sobrevivió y continuó multiplicándose tras el inicio del tratamiento farmacológico.

4. *¿Se produjo selección?* Es decir: ¿produjo un subconjunto no aleatorio de la población la mayor parte de la descendencia? La respuesta es sí. La población de *M. tuberculosis* presente en los estadios tempranos de la infección era diferente de la población de *M. tuberculosis* presente al final. Esto solo podía haber ocurrido si las células con el alelo resistente a los fármacos hubieran obtenido un éxito reproductor superior cuando había rifampicina presente de lo que lo hacían las células con el alelo normal. Los ejemplares de *M. tuberculosis* con el gen *rpoB* mutante presentaban una mayor aptitud en un entorno donde había rifampicina. El alelo mutante produce una proteína que es una aptitud cuando el entorno de la célula contiene el antibiótico.

Este estudio comprobó los cuatro postulados y confirmó que se había producido evolución por selección natural. La población de *M. tuberculosis* evolucionó porque aumentó la frecuencia del alelo mutante *rpoB*. No obstante, las células individuales no evolucionaron ellas mismas. Cuando se produjo la selección natural, las células individuales no cambiaron con el tiempo; sencillamente, sobrevivieron o murieron, o produjeron más o menos descendencia. Este es un punto de fundamental importancia: la selección natural actúa sobre los individuos porque son ellos los que experimentan las diferencias de éxito, pero solo las poblaciones evolucionan. Las frecuencias de alelos cambian en las poblaciones, no en los individuos. Comprender la evolución por selección natural requiere pensamiento poblacional, no tipológico.

Estos acontecimientos han ocurrido muchas veces en otros pacientes. Algunas encuestas recientes indican que las cepas resistentes a los fármacos son ahora aproximadamente el 10 por ciento de *M. tuberculosis* causantes de infección por todo el mundo. Y la emergencia de la resistencia a los fármacos en la tuberculosis no es nada inusual. Cientos de insectos, hongos, bacterias, virus y plantas han evolucionado para desarrollar resistencia a una amplia variedad de insecticidas, fungicidas, antibióticos, fármacos antivíricos y herbicidas. En muchos casos se conocen las mutaciones específicas que llevan a una ventaja adaptativa y a la propagación de los alelos resistentes.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Natural Selection for Antibiotic Resistance

¿Por qué están cambiando el tamaño y la forma del pico, además del tamaño del cuerpo, de los pinzones de las Galápagos?

El ejemplo de la tuberculosis es especialmente satisfactorio, porque se comprende la base molecular tanto de la variación hereditaria como de la diferencia en el éxito. Es uno de los numerosos ejemplos de selección natural y evolución rápida provocada por los fármacos, los pesticidas, los herbicidas u otros cambios causados por los seres humanos en el entorno. Pero, ¿pueden los biólogos estudiar la evolución en respuesta al cambio en el entorno natural, sin intervención humana? La respuesta es sí. Como ejemplo de cómo se realiza este tipo de trabajo, se puede revisar la investigación dirigida por Peter y Rosemary Grant, unos biólogos que han estado investigando los cambios en el tamaño y la forma del pico y del tamaño

FIGURA 24.12 El pinzón de Darwin mediano es granívoro.

corporal que se han producido en los pinzones de las islas Galápagos.

El pinzón de Darwin, que se muestra en la **Figura 24.12**, sobrevive comiendo semillas, que parte con su pico. El equipo de los Grant lleva más de tres décadas estudiando la población de pinzones de Darwin en la isla Daphne Mayor de las Galápagos. Puesto que es pequeña, aproximadamente del tamaño de 80 campos de fútbol, los investigadores han podido atrapar, pesar y medir todos los individuos y marcarlos con una combinación única de bandas coloreadas en las piernas.

Los estudios iniciales de la población de pinzones establecieron que el tamaño y la forma del pico y el tamaño corporal varían entre los individuos y que la morfología del pico y el tamaño del cuerpo son hereditarios. En otras palabras: los padres con pico especialmente ancho tienden a producir descendencia con esa característica. La descendencia de los padres de gran tamaño tiende también a ser de gran tamaño. El tamaño y la forma del pico y el tamaño corporal son rasgos con variación hereditaria. No mucho después de que el equipo hubiera establecido estos resultados, se produjo un acontecimiento de selección drástico: en la estación húmeda anual de 1977, la isla Daphne Mayor recibió solo 24 mm de lluvia en lugar de los 130 mm habituales. Durante la sequía, pocas plantas pudieron producir semillas y el 84 por ciento (unos 660 ejemplares) de la población de pinzones de Darwin desapareció.

Dos observaciones apoyan la hipótesis de que todos, o la mayoría de estos ejemplares murieron de inanición. Los investigadores hallaron un total de 38 pájaros muertos, todos ellos extremadamente delgados. Además, ninguno de los ejemplares que faltaba se encontró en las islas cercanas y ninguno volvió a aparecer una vez terminada la sequía y vuelta a la normalidad de la provisión de alimentos.

El equipo de investigación se dio cuenta de que la gran mortalidad constituía una oportunidad para estudiar la selección natural. El cambio en el entorno produjo lo que los biólogos llaman un **experimento natural**. En lugar de comparar grupos creados mediante manipulación directa en condiciones controladas, los experimentos naturales permiten a los investigadores la comparación de grupos de tratamiento creados mediante un cambio natural no planificado en las condiciones. En este caso, el equipo de Grant pudo comparar la población antes y después de la sequía. ¿Eran diferentes los supervivientes de los que no habían sobrevivido? Cuando los biólogos analizaron las características de cada grupo, hallaron que los supervivientes tendían

Experimento

Pregunta: ¿Se produjo selección natural en los pinzones de suelo cuando cambió el entorno?

Hipótesis que debe ponerse a prueba: Las características de los picos cambiaron en respuesta a los cambios en la disponibilidad de los alimentos.
Hipótesis nula: No se produjeron cambios en las características del pico, aunque cambió la disponibilidad de los alimentos.

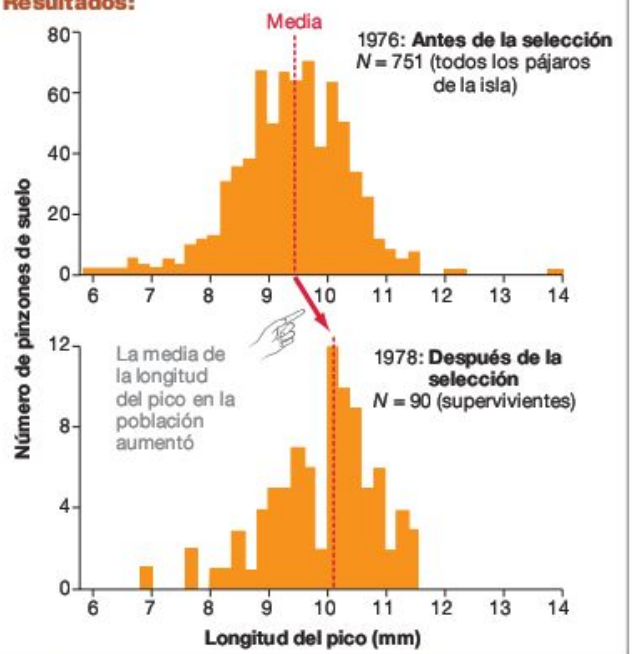
Diseño del experimento:

Medir y pesar todos los pájaros en la población antes y después de la sequía.

Predicción de la hipótesis de selección natural:

Predicción de la hipótesis nula (sin selección):

Resultados:



Conclusión: Se produjo selección natural. Las características de la población han cambiado.

FIGURA 24.13 Un experimento natural: los cambios en una población de pinzones de Darwin medianos en respuesta a un cambio en el entorno (una sequía). Los histogramas en la sección de resultados muestran la distribución de longitud del pico en pinzones de Darwin medianos en la isla Daphne Major antes y después de la sequía de 1977. N es el tamaño de la muestra.

PREGUNTA ¿Por qué era el tamaño de la muestra mucho más pequeño en 1978?

EJERCICIO Rellena las predicciones realizadas por ambas hipótesis.

a tener picos mucho más largos que los de las aves muertas (**Figura 24.13**), un hallazgo importante, porque el tipo de semillas de que disponían los pinzones había cambiado radicalmente cuando continuó la sequía. En el punto culminante de la sequía, fueron los resistentes frutos de una planta llamada *Tribulus cistoides* los que sirvieron de fuente de alimentación principal para los pinzones, unos frutos tan difíciles de abrir que se pasan por alto los años en los que la provisión de comida es normal. El grupo de Grant planteó la hipótesis de que los ejemplares con picos especialmente grandes y anchos tenían más probabilidad de poder abrir estos frutos de forma lo suficientemente eficiente como para sobrevivir.

Los Grant habían demostrado que la selección natural resultaba en un aumento en la media de la anchura del pico de la población. Cuando continuó la cría en 1978, los descendientes tenían picos medio milímetro más anchos, de media, que los de la población que había existido antes de la sequía, lo que confirmó que se había producido evolución. En solo una generación, la selección natural había resultado en un cambio mensurable en las características de la población. La frecuencia de los alelos que llevan al desarrollo de picos anchos debía haber aumentado. Los picos grandes y anchos eran una aptitud para poder partir frutas y semillas de gran tamaño. Su trabajo más reciente, que se repasa en el **Cuadro 24.2** de la página 499, ha identificado uno de los genes cuya frecuencia de alelos puede haber cambiado durante este acontecimiento.

En 1983, sin embargo, el entorno volvió a cambiar. En siete meses cayeron un total de 1.359 mm de agua de lluvia. El crecimiento de las plantas era espectacular y los pinzones se alimentaron de semillas pequeñas y blandas que estaban produciéndose en abundancia. Durante este intervalo, los ejemplares pequeños con picos pequeños y puntiagudos obtuvieron un éxito reproductor excepcionalmente elevado y las características de la población volvieron a cambiar. De hecho, los Grant han documentado la continuación de la evolución en respuesta a los continuos cambios en el entorno. La **Figura 24.14** documenta los cambios que han tenido lugar en el tamaño medio del cuerpo, el tamaño y la forma del pico durante los últimos 30 años. Aunque el tamaño del pico no mostró cambio neto alguno si se comparan el inicio y el final de este intervalo, la forma del pico sí cambió notablemente. De media, los picos de los pinzones fueron haciéndose mucho más afilados durante el curso del estudio. Además, el tamaño corporal total disminuyó. Los estudios a largo plazo, como este, han sido muy firmes porque han obtenido éxito en la documentación de la selección natural en respuesta a los cambios en el entorno.

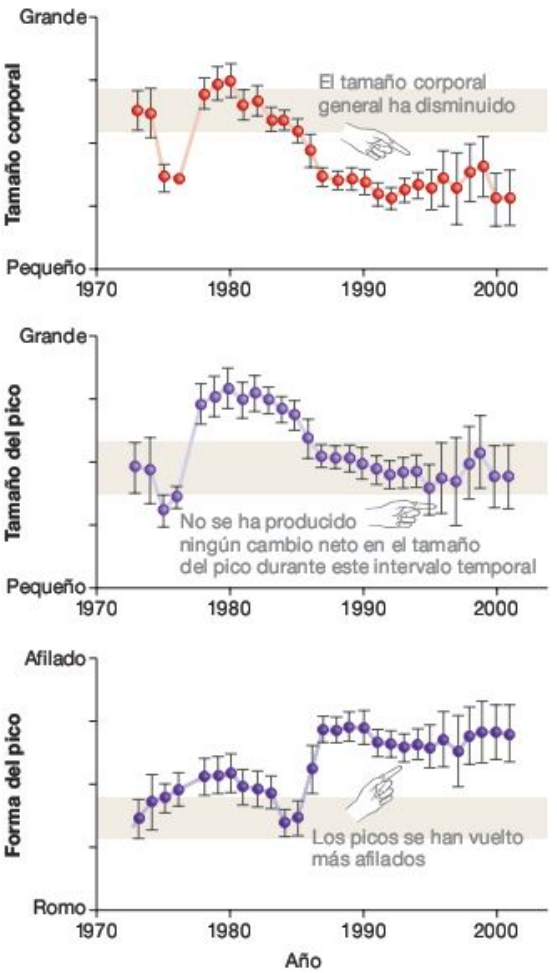


FIGURA 24.14 Cambio del tamaño corporal, el tamaño y la forma del pico en los pinzones durante un intervalo de 30 años.

EJERCICIO Marca la sequía en 1977 y el año de lluvias en 1983. Rodea con un círculo los años en los que (1) aumentó el tamaño corporal medio, (2) se redujo el tamaño medio del pico y (3) los picos se volvieron más afilados.

EJERCICIO Los Grant publicaron recientemente más datos relativos al tamaño del pico (gráfico central). En 2005 y 2006, el tamaño medio del pico se redujo aproximadamente a la primera marca sobre «Pequeño» en el eje vertical. Coloca estos nuevos datos en el gráfico. ¿Cambian estos nuevos datos tu interpretación?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Si los individuos con alelos específicos producen la mayoría de la descendencia en una población, entonces la frecuencia de esos alelos aumenta con el tiempo. La evolución, un cambio en la frecuencia de los alelos, resulta de este proceso (selección natural sobre las variaciones hereditarias).

Deberías ser capaz de...

1) Realizar una lista de los cuatro postulados de Darwin.
2) Relacionar los cuatro postulados con la variación hereditaria y las diferencias en el éxito reproductor.
3) Ilustrar la variación hereditaria y las diferencias en el éxito reproductor con un ejemplo extraído de la investigación sobre la selección natural en las poblaciones de *Biston betularia*, la bacteria de la tuberculosis y los pinzones de las islas Galápagos.

24.5 La naturaleza de la selección natural y la aptitud

La selección natural parece ser un proceso sencillo, pero las apariencias engañan. La investigación ha demostrado que

a menudo no se comprende bien. Para contribuir a aclarar cómo funciona la selección natural, se van a tratar algunas de las ideas equivocadas sobre ella a la luz de los datos sobre la resistencia a los fármacos en la bacteria causante de la tuberculosis y los cambios en las poblaciones de pinzones.

La selección actúa sobre los individuos, pero el cambio evolutivo se produce en las poblaciones

Quizá el punto que resulta más importante aclarar sobre la selección natural es que durante el proceso no cambian los individuos, solo la población. Durante la sequía, los picos de los pinzones no aumentaron de tamaño. En su lugar, el tamaño medio del pico en la población aumentó con el tiempo, porque los individuos con pico más grande producían más descendencia que los que tenían el pico más pequeño. La selección natural actuó sobre los individuos, pero el cambio evolutivo tuvo lugar en las características de la población.

Del mismo modo, las células bacterianas específicas no cambiaron cuando se introdujo la rifampicina en su entorno. Todas las células de *M. tuberculosis* mantuvieron los mismos alelos de polimerasa durante toda su vida pero, debido a que la frecuencia del alelo mutante aumentó con el tiempo, las características de la población bacteriana cambiaron.

Este punto debería estar claro, dado que la definición de «evolución» la equipara a «cambios en las frecuencias de los alelos». Las frecuencias de los alelos de un individuo no pueden cambiar con el tiempo: mantiene los alelos con los que nació durante toda su vida.

Este punto también resalta un nítido contraste entre la evolución por selección natural y la evolución por herencia de caracteres adquiridos, la hipótesis que defendía Jean-Baptiste Lamarck, quien proponía que los individuos cambian en respuesta a los retos planteados por el entorno y que los rasgos modificados se transmitían entonces a la descendencia. Por el contrario, Darwin observó que los individuos no cambian cuando se seleccionan, sencillamente producen más descendencia que otros.

El tema es espinoso, porque los individuos a menudo *sí* que cambian en respuesta a los cambios en el entorno. Por ejemplo, las ranas de bosque nativas de Norteamérica están expuestas a temperaturas extremadamente frías durante el invierno. Cuando comienza a formarse hielo sobre su piel, sus cuerpos empiezan a producir una especie de anticongelante natural, moléculas que protegen sus tejidos de resultar dañados por los cristales de hielo. Estos individuos están cambiando en respuesta a un cambio de temperatura.[1] Puede que hayas observado cambios en tu propio cuerpo al adaptarse a vivir a gran altura o en un entorno especialmente frío o cálido. Los biólogos utilizan el término **aclimatación** para describir los cambios en el fenotipo de un individuo que se producen en respuesta a los cambios en las condiciones medioambientales. La clave está en darse cuenta de que los cambios fenotípicos no se transmiten a la descendencia y, como resultado, no pueden producir evolución. ● Si comprendes este concepto, deberías poder explicar la diferencia entre la definición biológica de aptitud y su uso en el lenguaje cotidiano y, a continuación, explicar la diferencia entre aclimatación y aptitud.

La evolución no tiene un objetivo ni es progresiva

Resulta tentador pensar que la evolución por selección natural tiene un objetivo. Por ejemplo: puede que escuches a algún estudiante decir que las células de *M. tuberculosis* «querían» o «necesitaban» el alelo mutante resistente a los fármacos para poder sobrevivir y continuar reproduciéndose en un entorno que incluía rifampicina. Esto no ocurre así. La mutación que creó el alelo mutante se produjo de manera aleatoria debido a un error durante la síntesis de DNA y fue únicamente una casualidad que fuera ventajosa cuando cambió el entorno. Las adaptaciones no se producen porque los organismos las quieran o las necesiten.

También resulta tentador pensar que la evolución por selección natural es progresiva, es decir, que los organismos han «mejorado» con el tiempo. (En este contexto, «mejor» suele significar «más complejo»). Es verdad que los grupos que aparecen más tarde en el registro fósil son a menudo más complejos o «avanzados» desde el punto de vista morfológico que los grupos estrechamente relacionados que aparecieron antes. Las plantas con flores se consideran más complejas que el musgo y la mayoría de los biólogos estaría de acuerdo con la afirmación de que la morfología de los mamíferos es más compleja que la de los anfibios. Pero no hay nada predeterminado o absoluto en esta tendencia. De hecho, los rasgos complejos suelen perderse o simplificarse con el tiempo como resultado de la evolución por selección natural. Las poblaciones parasitarias tienen especial tendencia a ello. Las tenias, por ejemplo, carecen de boca y de sistema digestivo. Como parásitos residentes en los intestinos de seres humanos y otros mamíferos, no tienen más que absorber directamente los nutrientes de su entorno, a través de sus membranas plasmáticas. Pero las tenias evolucionaron de especies que tenían un sistema digestivo sofisticado, que perdieron como resultado de la evolución por selección natural. De forma parecida, las serpientes evolucionaron de antepasados semejantes a lagartos, con patas (véase Capítulo 21).

La naturaleza no progresiva de la evolución por selección natural contrasta marcadamente con la concepción lamarquiana del proceso evolutivo en el que los organismos avanzan con el tiempo a niveles cada vez superiores de la cadena de los seres. Según las hipótesis de Aristóteles y de Lamarck, resulta sensato hablar de organismos «superiores» e «inferiores» (**Figura 24.15a**). Pero según la evolución por selección natural, no hay nada que se parezca a un organismo superior o inferior (**Figura 24.15b**). Puede que las algas marinas sean un grupo más antiguo que las plantas con flores, pero ninguno de los grupos es superior o inferior al otro. Las algas marinas sencillamente han realizado un conjunto de adaptaciones diferentes a las plantas con flores, de forma que se dan mejor en tipos de entorno diferentes.

[1] En algunas especies de rana, se congela tanto líquido extracelular durante las olas de frío que parecen estar completamente congeladas. Sus corazones dejan también de latir. Cuando las temperaturas se calientan en primavera, sus corazones vuelven a latir, los tejidos se deshielan y continúan con sus actividades normales.

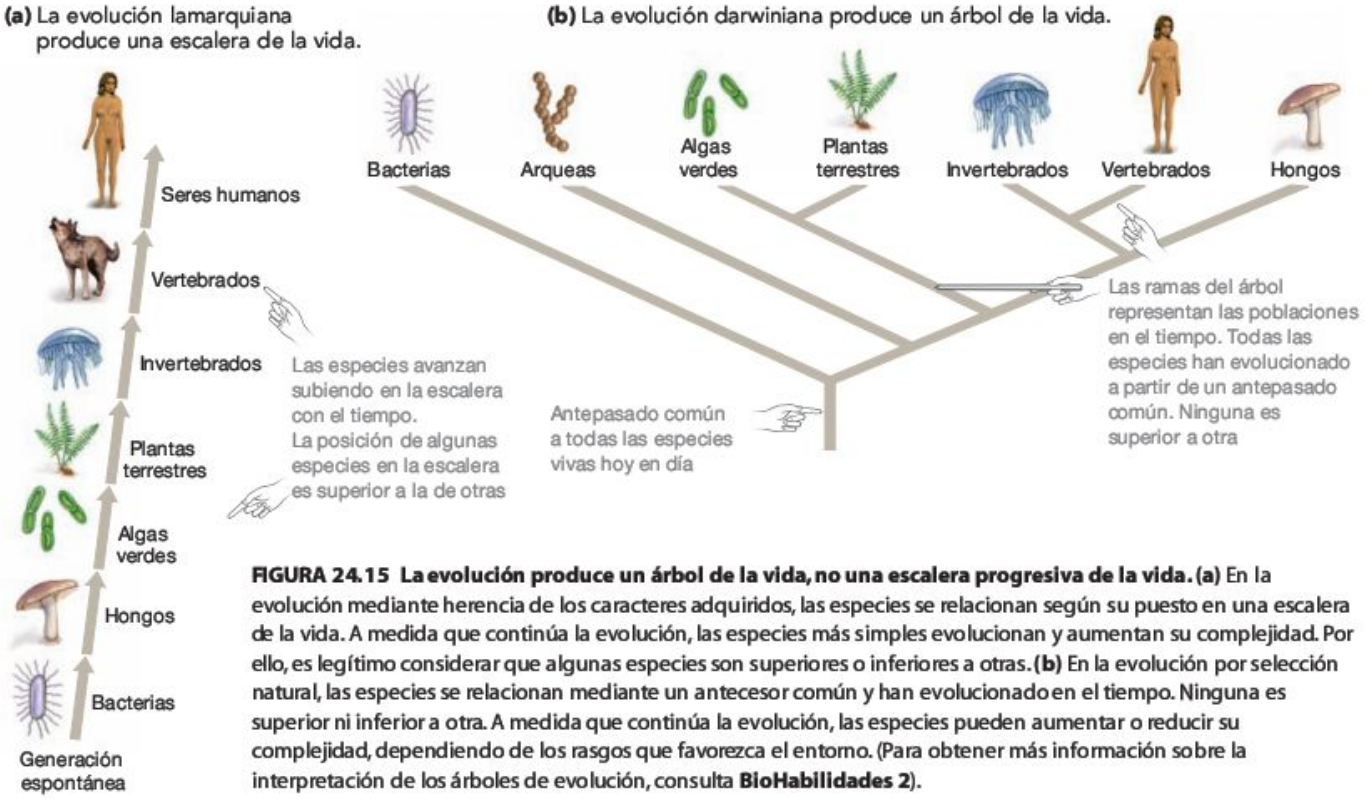


FIGURA 24.15 La evolución produce un árbol de la vida, no una escalera progresiva de la vida. (a) En la evolución mediante herencia de los caracteres adquiridos, las especies se relacionan según su puesto en una escalera de la vida. A medida que continúa la evolución, las especies más simples evolucionan y aumentan su complejidad. Por ello, es legítimo considerar que algunas especies son superiores o inferiores a otras. **(b)** En la evolución por selección natural, las especies se relacionan mediante un antecesor común y han evolucionado en el tiempo. Ninguna es superior ni inferior a otra. A medida que continúa la evolución, las especies pueden aumentar o reducir su complejidad, dependiendo de los rasgos que favorezca el entorno. (Para obtener más información sobre la interpretación de los árboles de evolución, consulta **BioHabilidades 2**).

El mensaje general es que todas las poblaciones han evolucionado mediante selección natural basándose en su capacidad de reunir recursos y producir descendencia. Todos los organismos se adaptan a su entorno. La evolución por selección natural no es progresiva, por lo que ningún organismo es «superior» a otro.

Para ilustrar este punto, cabe recordar qué pasó cuando cayeron las lluvias torrenciales en la isla Daphne Mayor: en lugar de continuar el aumento del tamaño del pico, el tamaño medio de la población de pinzones se redujo.

La selección natural no produjo una progresión hacia picos cada vez mayores. En su lugar, la población sencillamente respondió a los cambios que iban produciéndose en su entorno. En muchas poblaciones bacterianas y víricas, la frecuencia de individuos resistentes a un fármaco se ha reducido significativamente cuando se ha interrumpido la administración del fármaco en cuestión.

La selección natural no tiene un objetivo ni es progresiva. No hace más que favorecer a los ejemplares que, en un momento dado, están mejor adaptados a su entorno.

Los animales no actúan por el bien de la especie

Analicemos la conocida anécdota que explica que los *lemmings*, un tipo de roedor, se sacrifican por el bien de su especie. Se afirma que cuando las poblaciones de este roedor son numerosas, los pastos se agotan hasta tal punto que toda la especie se ve amenazada por el hambre y la extinción. En respuesta a ello, algunos individuos se tiran al mar y se ahogan, lo que reduce la población total y permite que la vegetación se recupere lo suficiente como para salvar la especie. Incluso aunque los individuos sufren, la hipótesis del bien de la especie mantiene que el comportamiento evolucionó porque el grupo se beneficia.

La historia del suicidio de los *lemmings* es falsa. Aunque los *lemmings* se dispersan de las áreas con una densidad de población elevada para encontrar hábitats con mayor disponibilidad de alimentos, no se tiran al mar. El individuo que lleva el flotador en la **Figura 24.16** representa la razón por la cual los *lemmings* no se suicidan por el bien de la especie. La viñeta asume que algunos alelos predisponen a los *lemmings* a sacrificarse por otros, pero el flotador representa lo que los biólogos llaman un alelo «egoísta». Los individuos con alelos suicidas mueren y no producen descendencia, mientras que los individuos con alelos egoístas sobreviven y producen descendencia. Como resultado, la frecuencia de los alelos egoístas aumenta, mientras que la de los alelos suicidas se reduce. Por ello, no resulta posible que los individuos se sacrifiquen por el bien de la especie y, de hecho, no se ha registrado nunca en la naturaleza ningún ejemplo de conducta de autosacrificio puro, en la cual el individuo no recibiera ningún beneficio de adecuación a cambio. El Capítulo 52 ofrece más detalles al respecto.

No todos los rasgos son adaptativos

Aunque los organismos están con frecuencia exquisitamente adaptados a su entorno, la aptitud dista de ser perfecta. Los vestigios tales como el cóccix humano, la piel de gallina y el apéndice no aumentan la adecuación de los individuos con dichos rasgos. Las estructuras no son adaptativas, existen sencillamente porque estaban en la población ancestral.

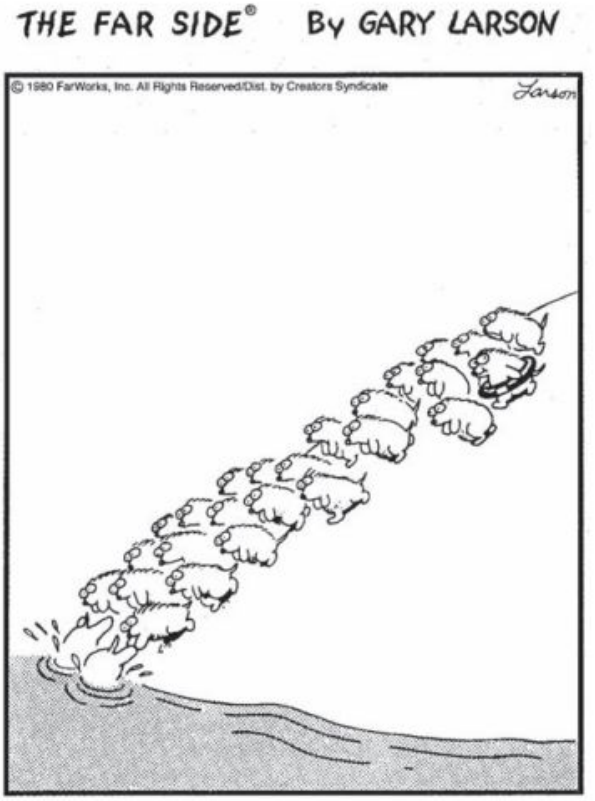


FIGURA 24.16 El comportamiento de autosacrificio no puede evolucionar si existen los alelos «egoístas». La mayoría de los individuos en esta población tiene alelos que llevan a un comportamiento de autosacrificio y resultan en la muerte; el individuo con flotador tiene alelos que impiden este comportamiento de autosacrificio.

PREGUNTA ¿Por qué sonríe el individuo que lleva el flotador?

Los vestigios o rastros vestigiales no son los únicos tipos de estructuras sin función. Algunos rasgos adultos existen como vestigios de estructuras que aparecen en los primeros estadios de desarrollo. Por ejemplo: los machos humanos tienen glándulas mamarias rudimentarias. Las estructuras no son adaptativas, existen solo porque los pezones se forman en el embrión humano antes de que las hormonas sexuales comiencen a dirigir el desarrollo de los órganos masculinos en lugar de los femeninos.

Quizá el mejor ejemplo de rasgos no adaptativos sean los cambios evolutivos en las secuencias de DNA. Recuerda que el Capítulo 16 explicaba que una mutación puede cambiar una base en la tercera posición de un codón sin cambiar la secuencia de aminoácidos de la proteína codificada por dicho gen. Dichos cambios se denominan «neutros» o «silenciosos», suceden debido a la redundancia del código genético (véase Capítulo 16). Los cambios silenciosos en las secuencias de DNA son extremadamente comunes, aunque no adaptativos. El punto general que está planteándose es que no todos los rasgos son adaptativos. La evolución por selección natural no deriva en la «perfección» pues, además de un conjunto de rasgos sin función alguna, las adaptaciones que han sufrido los organismos los limitan de formas diferentes en gran medida.

Limitaciones genéticas

El equipo de los Grant analizó datos sobre las características de los pinzones que sobrevivieron a la sequía de 1977 y observaron un hecho muy interesante: aunque los ejemplares con picos más grandes sobrevivieron mejor que los que tenían picos más cortos, las aves con picos especialmente estrechos sobrevivieron mejor que los que tenían picos más anchos, una observación lógica porque los pinzones abren los frutos de la planta *Tribulus* girándolos y los picos estrechos concentran la fuerza de giro con más eficiencia que los anchos, por lo que resultan especialmente útiles para abrir estos frutos. Pero estos no evolucionaron en la población. Para explicar la razón, los biólogos observaron que los progenitores con picos largos tienden a tener descendencia con picos largos y anchos, un patrón habitual. Muchos alelos que afectan al tamaño corporal producen efecto en todos los aspectos del tamaño, no solo en una estructura o una dimensión y, como resultado, la selección de un pico de mayor tamaño anuló la selección de un pico más estrecho, aun cuando un pico estrecho y largo hubiera sido más ventajoso.

El punto que debe quedar claro es que la selección no pudo optimizar todos los aspectos de un rasgo. En el caso de los pinzones, unos picos más anchos no eran la mejor forma de pico posible para los ejemplares que vivieran en un hábitat árido. Los picos más anchos evolucionaron, de todos modos, debido a un tipo de limitación denominada **correlación genética,** un fenómeno que se produce debido a la pleiotropía (véase Capítulo 13). En este caso, la selección de alelos para un rasgo (aumento de la longitud del pico) provocó un aumento relacionado, aunque no óptimo, en otro rasgo (anchura del pico).

Las correlaciones genéticas no son la única limitación genética sobre la aptitud. La falta de variación genética también es importante. Se puede pensar en la capacidad de las salamandras para volver a reproducir las extremidades cortadas, la posibilidad de detectar los campos eléctricos que poseen algunos tiburones y anguilas o la de detectar campos magnéticos y ver luz ultravioleta de las aves. Aunque es posible que estos rasgos podrían conferir un aumento del éxito reproductor a los humanos, no existen, porque carecen de los genes necesarios.

Compensación de adecuación

En el idioma cotidiano, el término *compensación* hace referencia a un acuerdo entre dos objetivos en competencia. Resulta difícil diseñar un automóvil que sea grande y consuma poco combustible, una bicicleta resistente y ligera o un avión rápido y manejable.

En la naturaleza, la selección se produce en el contexto de compensaciones de adecuación. Una **compensación de adecuación** es un compromiso entre los rasgos, en relación a cómo actúan en el entorno. Durante la sequía en las Galápagos, por ejemplo, los pinzones de Darwin con cuerpos de gran tamaño tenían ventaja, porque ganaban en las peleas para hacerse con las escasas fuentes de semillas que quedaban, pero los ejemplares con cuerpos grandes también necesitan gran cantidad de comida para mantener su masa y tienden a ser más lentos y menos ágiles que los más pequeños. Cuando hay escasez de comida, los ejemplares de gran tamaño tienden a morir por inanición. Aunque el tamaño grande resulte una ventaja en un entorno, siempre hay una selección en sentido contrario que impide que el tamaño aumente cada vez más.

CUADRO 24.2 ¿Qué frecuencias de alelos cambiaron en el pico de los pinzones?

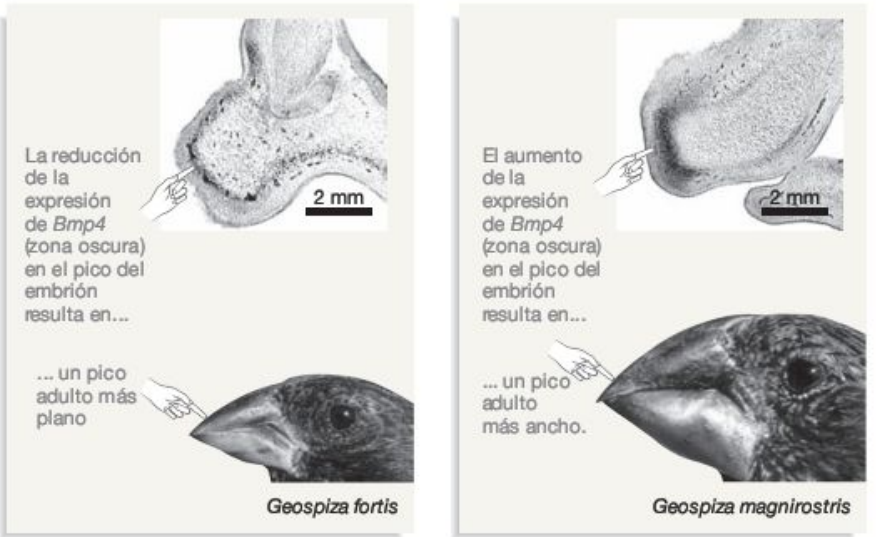
Los investigadores que estudiaban la evolución de las poblaciones de *M. tuberculosis* tienen pruebas fehacientes de que la frecuencia de los alelos del gen *rpoB* cambió cuando se introdujo el antibiótico rifampicina en el entorno. En este y otros muchos casos de evolución en respuesta a fármacos, herbicidas o pesticidas, los biólogos saben con exactitud qué pares de bases en genes específicos resultan favorecidos por la selección natural.

En casos como la evolución de los picos de los pinzones, sin embargo, resulta mucho más difícil comprender qué genes y alelos están exactamente implicados. Las características tales como el tamaño y la forma del cuerpo son poligénicas, es decir, hay un gran número de genes, cada uno de los cuales produce un efecto relativamente pequeño, que influye sobre el rasgo (véase Capítulo 13). Y puesto que la mayoría de la investigación en genética molecular se ha realizado en organismos como *E. coli* y *Drosophila melanogaster*, se sabe relativamente poco acerca de cuáles son los genes que pudieran estar provocando el cambio evolutivo en organismos tales como aves, peces y mamíferos.

Sin embargo, la situación comienza a cambiar con rapidez, gracias a los avances en el campo denominado evolución y desarrollo (véase Capítulo 21). Como ejemplo de ello, se puede reseñar la labor que está llevándose a cabo en el laboratorio de Cliff Tabin. Estos investigadores suelen trabajar en temas como el control genético del desarrollo de las extremidades en gallinas y otros vertebrados. Se centran en la comprensión de las señales intercelulares y los factores de transcripción que regulan el desarrollo. Pero los biólogos del desarrollo son conscientes de que existen diferentes alelos para cada una de las señales intercelulares y de los factores de trascripción reguladores que identifican. Estos alelos representan variación heredable que puede influir sobre la evolución de rasgos como el tamaño y la forma de las extremidades.

Cuando el grupo de Tabin comenzó a interaccionar con Peter y Rosemary Grant se produjeron algunos avances interesantes. Los investigadores comenzaron a estudiar el desarrollo del pico en un grupo de pinzones de Darwin de las islas Galápagos. Más específicamente, buscaban la variación en la pauta de expresión de las señales intercelulares que ya se habían identificado como importantes en el desarrollo de las gallinas. Dieron con la gallina de los huevos de oro cuando realizaron hibridación *in situ*, que mostró que se expresaba una señal intercelular llamada *Bmp4*. Según muestra la **Figura 24.17a**, hay una fuerte correlación entre el nivel de expresión de *Bmp4* cuando se desarrollan los picos en los pinzones de Darwin jóvenes de las islas Galápagos y la anchura y longitud de los picos adultos. Y cuando los investigadores aumentaron de forma experimental la expresión de *Bmp4* en gallinas jóvenes, hallaron que la anchura y la longitud de los picos aumentaba (**Figura 24.17b**). Basándose en estos datos, los investigadores sugieren que los alelos que aumentan la expresión de *Bmp4* fueron los seleccionados durante la sequía de 1977 y este puede haber sido uno de los varios genes cuyas frecuencias de alelo cambiaron y provocaron la evolución.

(a) Variación natural en la expresión de *Bmp4:* pinzones.



(b) Variación experimental en la expresión de *Bmp4:* pollos.

FIGURA 24.17 Los cambios en la expresión de *Bmp4* cambian la longitud y la anchura del pico. (a) Las micrografías muestran hibridaciones in situ (véase Capítulo 21) que muestran la ubicación y la extensión de la expresión de *Bmp4* en jóvenes *Geospiza fortis* y *G. magnirostris*. En estas y cuatro especies más investigadas, la cantidad de proteína Bmp4 producida se correlaciona con la longitud y la anchura del pico adulto. **(b)** Cuando se aumenta de forma experimental la expresión de *Bmp4* en pollos en desarrollo, aumentan la longitud y la anchura del pico.

Los biólogos han documentado compensaciones entre el tamaño de los huevos o las semillas que produce un individuo y el número de descendientes que puede producir, entre crecimiento rápido y duración larga de la vida y entre una coloración viva y la tendencia a atraer a los depredadores. El mensaje de esta investigación es sencillo: puesto que la selección actúa sobre gran número de rasgos a la vez, toda aptitud es un compromiso.

Restricciones históricas Además de venir constreñidas por correlaciones genéticas, falta de variación genética y compensaciones para adecuación, las adaptaciones están constreñidas por la historia. La razón es sencilla: todos los rasgos han evolucionado de rasgos que ya existían con anterioridad. Por ejemplo, los diminutos huesos del oído medio (martillo, yunque y estribo) evolucionaron a partir de huesos que formaban parte de la mandíbula y del cráneo de los antepasados de los mamíferos. Estos huesos son ahora instrumentales en la transmisión y amplificación del sonido desde el oído externo al interno. Los biólogos suelen interpretar estos huesecillos como adaptaciones que mejoran la capacidad de oír sonidos transmitidos por el aire. Pero, ¿son los huesecillos una solución «perfecta» al problema de la transmisión del sonido desde el exterior al interior del oído? La respuesta es no. Son la mejor solución posible, dada una restricción histórica importante. La selección natural estaba actuando sobre estructuras que, en su origen, tenían una función muy diferente. Otros vertebrados tienen estructuras diferentes que participan en la transmisión del sonido al oído. Al menos en algunos casos, estas estructuras pueden ser más eficientes que nuestro conjunto de huesecillos, martillo, yunque y estribo.

En resumen, no todos los rasgos son adaptativos e incluso los rasgos adaptativos se ven limitados por factores genéticos e históricos. Además, la selección natural no es el único proceso que produce cambio evolutivo. El Capítulo 25 presenta otros tres procesos que cambian las frecuencias de los alelos con el tiempo. En comparación con la selección natural, estos procesos producen consecuencias muy diferentes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La selección por fármacos sobre la bacteria de la tuberculosis y los cambios en la disponibilidad de las semillas para los pinzones de Darwin en las islas Galápagos son ejemplos bien estudiados de evolución por selección natural.
- La evolución por selección natural es un concepto sencillo pero bastante poco comprendido.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué no cambian los individuos cuando se produce la selección natural.
2) Explicar por qué la evolución no es progresiva.
3) Explicar por qué las compensaciones y los límites genéticos e históricos impiden que las adaptaciones sean «perfectas».

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las poblaciones y las especies evolucionan, es decir, las características que pueden heredarse cambian con el tiempo. Más exactamente: la evolución se define como los cambios que se producen con el tiempo en las frecuencias de los alelos.

Durante los últimos años se han acumulado las pruebas de la evolución, el hecho de que las especies se relacionan por medio de unos antepasados comunes y han cambiado con el tiempo. Una amplia cantidad de observaciones resulta inconsistente con la teoría alternativa de que las especies se formaron de forma instantánea, independiente y reciente, y han permanecido inalterables durante el transcurso del tiempo. Estas observaciones incluyen la proximidad geográfica de especies estrechamente relacionadas, tales como el sinsonte de las Galápagos, la existencia de homologías estructurales, genéticas y de desarrollo, la casi universalidad del código genético, los parecidos de las formas modernas con las fósiles, los fósiles de transición, el hecho de la extinción, y la presencia de vestigios o rasgos vestigiales. Estos datos apoyan la hipótesis de que las poblaciones y las especies cambian con el tiempo.

Deberías ser capaz de predecir cómo se explicarían los cambios en las poblaciones de pinzones de Darwin y de *Mycobacterium* en la teoría de la creación especial y de la evolución por herencia de los caracteres adquiridos.

La selección natural tiene lugar cuando los individuos con unos alelos determinados producen la mayoría de los descendientes supervivientes en una población. Una aptitud es un rasgo genéticamente basado que aumenta la capacidad de un individuo para producir descendencia en un entorno específico.

La selección natural se produce siempre que las diferencias de base genética entre los individuos resultan en diferencias en su capacidad de reproducción, cuando la variedad heredable resulta en el éxito reproductor en la supervivencia y la reproducción. Se dice que los alelos o rasgos que aumentan el éxito reproductor de un individuo aumentan su adecuación. Un rasgo que deriva en una mejora de la adecuación, en relación a los individuos que carecen de él, es una aptitud. Si un alelo específico aumenta la adecuación y lleva a la aptitud, la frecuencia de ese alelo aumentará en la población.

La evolución es el resultado de la selección natural. Se define como los cambios en las frecuencias de los alelos que se producen en las poblaciones de una generación a la siguiente. La evolución por selección natural se ha confirmado en una amplia variedad de estudios y se ha considerado durante mucho tiempo como el principio central organizador de la Biología.

Deberías ser capaz de explicar la diferencia entre las definiciones biológicas y del lenguaje cotidiano de las palabras *adecuación* y *aptitud*.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Natural Selection for Antibiotic Resistance

La evolución por selección natural no es progresiva y no cambia las características de los individuos que se seleccionan, cambia solo las características de la población. Los animales no hacen las cosas por el bien de la especie y no todos los rasgos son adaptativos. Todas las adaptaciones están constreñidas por algunas pérdidas compensatorias y por factores genéticos e históricos.

Los individuos que resultan naturalmente seleccionados no cambian por ese proceso, sencillamente, producen más descendencia que otros. Los rasgos cuya frecuencia aumenta con la selección natural lo hacen porque mejoran la adecuación, no porque sean necesariamente mayores o más complejos. Puesto que la selección natural actúa solo sobre rasgos existentes, no lleva a la perfección.

Deberías ser capaz de dar un ejemplo de aptitud, como los grandes cerebros del *Homo sapiens* o la habilidad de los halcones para volar a gran velocidad, y comentar sus limitaciones. **También deberías ser capaz de** explicar por qué no puede aumentar la frecuencia de los alelos suicidas y por qué los individuos no cambian cuando actúa sobre ellos la selección.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cómo puede estimarse la adecuación darwiniana?
   a. Documentando durante cuánto tiempo sobreviven en una población diferentes individuos.
   b. Contando el número de descendientes de diferentes individuos en una población.
   c. Determinando qué individuos son más fuertes.
   d. Determinando cuál es el fenotipo más común en una población dada.
2. ¿Por qué se consideran algunos rasgos como vestigios?
   a. Porque mejoran la adecuación de un individuo que los posee, en comparación con la adecuación de los individuos sin ellos.
   b. Porque cambian en respuesta a las influencias del entorno.
   c. Porque existieron hace mucho tiempo.
   d. Porque son de tamaño, complejidad y función reducidos en comparación con los rasgos en especies relacionadas.
3. ¿Qué es una aptitud?
   a. Un rasgo que mejora la adecuación del que lo posee, en comparación con los individuos sin ese rasgo.
   b. Un rasgo que cambia en respuesta a las influencias medioambientales durante la vida de un individuo.
   c. Un rasgo ancestral que se modificó para formar el rasgo que se observa en la actualidad.
   d. La capacidad de producir descendencia.
4. ¿Por qué la presencia de formas extinguidas y de transición apoya el componente de pauta de la teoría de la evolución por selección natural?
   a. Apoya la hipótesis de que los individuos cambian con el tiempo.
   b. Apoya la hipótesis de que las especies más débiles resultan eliminadas por la selección natural.
   c. Apoya la hipótesis de que las especies evolucionan para hacerse más complejas y mejor adaptadas con el tiempo.
   d. Apoya la hipótesis de que las especies han cambiado en el tiempo.
5. ¿Por qué son similares los rasgos homólogos?
   a. Derivan de un antepasado común.
   b. Derivan de diferentes antepasados.
   c. Resultan de una evolución convergente.
   d. Su aspecto, estructura o desarrollo resultan similares.
6. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es correcta?
   a. Cuando los individuos cambian en respuesta a los retos del entorno, sus rasgos alterados se transmiten a la descendencia.
   b. Las especies se han creado de forma independiente entre sí y no cambian con el tiempo.
   c. Las poblaciones, no los individuos, cambian cuando tiene lugar la selección natural.
   d. La Tierra es joven y la mayor parte de las formas terrestres de la actualidad se creó durante la inundación en los tiempos de Noé.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. a; 4. d; 5. a; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Compara y contrasta la teoría de la evolución por selección natural, la teoría de la creación especial y la evolución por herencia de caracteres adquiridos. ¿Cuáles son las afirmaciones centrales de cada teoría? ¿Qué predicciones comprobables hace cada una?
2. Algunos biólogos resumen la evolución por selección natural en la frase: «La mutación propone y la selección dispone». Explica qué quieren decir utilizando los términos formales que se presentan en este capítulo.
3. Revisa la sección sobre la evolución de la resistencia a los fármacos en *Mycobacterium tuberculosis*.
   - En *M. tuberculosis*, ¿cómo surge la variación heredable para el rasgo de resistencia a los fármacos?
   - ¿Qué pruebas tienen los investigadores de que una cepa resistente a los fármacos evolucionó en el paciente analizado en su estudio, en lugar de haberle sido transmitida de otro individuo infectado?
   - Si se prohibiera el antibiótico rifampicina, ¿tendría el gen mutante *rpoB* una adecuación superior o inferior en el nuevo entorno?
   - ¿Continuaría aumentando la frecuencia de la mutación en las poblaciones de *M. tuberculosis*?
4. Compara y contrasta el pensamiento tipológico con el pensamiento poblacional. ¿Por qué era el énfasis que Darwin ponía en la importancia de la variación entre los individuos crucial para su teoría y por qué era una idea revolucionaria en la ciencia occidental?
5. Las pruebas que apoyan el componente de pauta de la teoría de la evolución pueden criticarse basándose en el hecho de que son indirectas. Por ejemplo: nadie ha observado directamente la

formación de un vestigio en el tiempo. Debido a la condición indirecta de las pruebas, podría discutirse que las homologías genéticas y estructurales son meramente coincidentes y no resultan de un antepasado común. ¿Es legítimo basar una teoría científica en pruebas indirectas? ¿Estás convencido de que la descendencia con modificaciones es la mejor explicación de que se dispone para los datos que se muestran en la Sección 24.2? ¿Por qué?

6. ¿Por qué no es progresiva la evolución por selección natural? ¿Por qué no siempre producen los individuos más fuertes de una población la mayor cantidad de descendientes?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El especialista en genética James Crow escribió que las teorías científicas con éxito muestran las características siguientes: (1) explican observaciones que, por otra parte, son desconcertantes; (2) ofrecen conexiones entre observaciones, por otra parte, inconexas; (3) realizan predicciones que pueden comprobarse; y (4) son heurísticas, es decir, abren nuevos caminos a la teoría y la experimentación. Crow añadió otros dos elementos que considera importantes a nivel personal y emocional: (5) deben ser elegantes, es decir, sencillas y poderosas; y (6) deben incluir un elemento de sorpresa.

   ¿Hasta qué punto responde la teoría de la evolución por selección natural a estos seis criterios? Piensa en una teoría que se te haya presentado en otro curso de ciencias, como la teoría del átomo o la teoría de que la enfermedad viene provocada por los gérmenes, y evalúala utilizando esta lista.

2. La altura media de los seres humanos ha ido aumentando de forma continuada durante los últimos cien años en las naciones industrializadas. Este rasgo claramente ha cambiado con el tiempo. La mayoría de los médicos y especialistas en genética humana cree que el cambio se debe a la mejora de la nutrición y la reducción de la incidencia de las enfermedades. ¿Ha evolucionado la altura de los seres humanos?

3. Los proyectos de secuenciación genómica pueden afectar de forma drástica al modo en que los biólogos analizan los cambios evolutivos en los rasgos cuantitativos. Por ejemplo, supongamos que se secuencian los genomas de muchos seres humanos vivos y que pueden secuenciarse los genomas de muchas personas que hayan vivido hace cien años. (Podría ser posible si se han conservado los tejidos). Si se halla que la altura depende de 20 genes, ¿cómo podrías emplear los datos secuenciales de estos genes para probar la hipótesis de que la altura humana ha evolucionado en respuesta a la selección natural?

4. En algunas poblaciones humanas, las personas se broncean a causa de la exposición a la luz solar. El bronceado es una respuesta de aclimatación a un cambio temporal en el entorno. Es adaptativa porque impide las quemaduras solares. La capacidad de bronceado varía, no obstante, entre los individuos de dichas poblaciones. ¿Es la capacidad de broncearse una aclimatación o una aptitud? Explica tu lógica.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Procesos evolutivos

25

Un ave del paraíso Raggiana, a la izquierda, se muestra en todo su esplendor para una hembra, a la derecha. Sus largas plumas coloridas y su comportamiento dramático resultan de la selección sexual, un proceso que se presenta en este capítulo.

CONCEPTOS CLAVE

- El principio de Hardy-Weinberg actúa como una hipótesis nula cuando el investigador desea probar si está produciéndose evolución o apareamiento no aleatorio en un gen particular.
- Cada uno de los cuatro mecanismos evolutivos produce consecuencias diferentes: solo la selección natural produce adaptación; la deriva genética tiene como consecuenca fluctuaciones aleatorias en las frecuencias de los alelos, el flujo génico iguala las frecuencias de los alelos entre las poblaciones y la mutación introduce alelos nuevos.
- La endogamia cambia las frecuencias genotípicas, pero no las frecuencias de los alelos.
- La selección sexual resulta en la evolución de los rasgos que ayudan a los individuos a atraer a sus parejas. Suele ser más fuerte en machos que en hembras.

El Capítulo 24 definió la evolución como un cambio en las frecuencias de los alelos. Uno de los conceptos clave de ese capítulo era que, aunque la selección natural actúa sobre los individuos, el cambio evolutivo se produce en las **poblaciones.** Una población es un grupo de individuos de la misma especie que vive en la misma zona y se cruza con regularidad.

Sin embargo, la selección natural no es el único proceso que produce evolución; de hecho, hay cuatro mecanismos que cambian las frecuencias de los alelos en las poblaciones:

1. La *selección natural* aumenta la frecuencia de algunos alelos determinados, los que contribuyen al éxito en la supervivencia y la reproducción.
2. La *deriva genética* produce el cambio aleatorio de las frecuencias de los alelos y, en algunos casos, puede incluso causar el aumento de la frecuencia de alelos que reducen la aptitud.
3. El *flujo génico* se produce cuando algunos individuos abandonan una población, se unen a otra y se cruzan. Las frecuencias de los alelos pueden cambiar cuando se produce flujo génico porque los individuos que llegan introducen alelos en su nueva población y los individuos que salen eliminan alelos de su población antigua.
4. Las *mutaciones* modifican las frecuencias de los alelos introduciendo continuamente alelos nuevos. Los alelos creados por mutación pueden resultar beneficiosos, dañinos o carecer de efecto sobre la aptitud.

Este capítulo tiene dos mensajes fundamentales: la selección natural no es el único agente responsable de la evolución, y cada uno de los cuatro procesos evolutivos tiene diferentes consecuencias; pero sí es el único mecanismo que, actuando por sí solo, puede resultar en adaptación. La mutación, el flujo génico y la deriva genética no favorecen algunos alelos en relación con otros. La mutación y la deriva introducen un componente no adaptativo en la evolución.

Se analizarán más detenidamente los cuatro procesos evolutivos examinando una hipótesis nula: ¿qué ocurre con las frecuencias de los alelos cuando *no* operan los mecanismos evolutivos?

25.1 Análisis del cambio en las frecuencias de los alelos: el principio de Hardy-Weinberg

Para estudiar cómo afectan los cuatro procesos evolutivos a las poblaciones, los biólogos adoptan un enfoque con tres aspectos. Primero crean modelos matemáticos que realizan el seguimiento de la trayectoria temporal de los alelos; a continuación recogen datos para poner a prueba las predicciones de las ecuaciones de los modelos y, por último, aplican los resultados a la resolución de problemas en la genética humana, la conservación de las especies en peligro de extinción, o en otros campos.

Esta estrategia de investigación comenzó en 1908, cuando tanto G. H. Hardy como Wilhelm Weinberg publicaron un hallazgo de gran importancia de forma independiente. En aquel momento se creía que los cambios en la frecuencia de los alelos se producían sencillamente como resultado de la reproducción sexual, la meiosis seguida de la fusión aleatoria de los gametos (óvulos y espermatozoides) para dar lugar a la descendencia. Algunos biólogos afirmaban que la frecuencia de los alelos dominantes aumenta de forma inevitable y otros predecían que ambos alelos del mismo gen inevitablemente alcanzan una frecuencia de 0,5.

Para poner a prueba estas hipótesis, Hardy y Weinberg analizaron lo que ocurre con las frecuencias de los alelos cuando un gran número de individuos de una población se aparea y produce descendencia. En lugar de pensar en las consecuencias de un apareamiento entre dos progenitores con un par específico de genotipos, como en el caso de los cuadrados de Punnett en el Capítulo 13, Hardy y Weinberg querían saber qué ocurría en una población completa cuando *todos* los individuos y, por tanto, todos los genotipos posibles, se cruzaban; como Darwin, Hardy y Weinberg utilizaron el pensamiento poblacional.

Para analizar las consecuencias de los cruces entre todos los individuos de una población, Hardy y Weinberg inventaron un nuevo enfoque: imaginaron que todos los gametos producidos en cada generación estaban comprendidos en un único grupo llamado **acervo génico** y, a continuación, se combinaban de forma aleatoria para formar la descendencia. Un proceso muy similar a este se produce en especies como las almejas o las estrellas y erizos de mar, que liberan sus gametos en el agua, donde se mezclan de forma aleatoria con gametos de otros individuos de la población y se combinan para formar cigotos.

Para determinar qué genotipos estarían presentes en la siguiente generación y su frecuencia, Hardy y Weinberg no tenían más que calcular qué ocurría cuando se tomaban al azar dos gametos del acervo génico, muchas veces, y cada uno de estos pares de gametos se combinaba entonces para formar descendencia. Estos cálculos predecirían los genotipos de la descendencia que se produciría, así como la frecuencia de cada genotipo.

Los investigadores comenzaron analizando la situación más sencilla posible: solo dos alelos para un gen específico en la población. Se los llamará A_1 y A_2. Se empleará p para simbolizar la frecuencia de los alelos A_1 en un acervo génico y q para indicar la frecuencia de los alelos A_2 en el mismo acervo génico. Puesto que solo hay dos alelos, las dos frecuencias deben sumar 1, es decir, $p + q = 1$. Aunque el valor de p y q puede ser cualquiera entre 0 y 1, supongamos que la frecuencia inicial de A_1 es 0,7 y la de A_2 es 0,3 (**Figura 25.1,** paso 1). En este caso, el 70 por ciento de los gametos en el acervo génico son portadores de A_1 y el 30 por ciento de A_2 (Figura 25.1, paso 2).

Puesto que solo hay dos alelos, solo son posibles tres genotipos: A_1A_1, A_1A_2 y A_2A_2 (Figura 25.1, paso 3). ¿Cuál será la frecuencia de estos tres genotipos en la generación siguiente? El paso 4 de la Figura 25.1 explica la lógica del resultado de Hardy y Weinberg:

- La frecuencia del genotipo A_1A_1 es p^2;
- La frecuencia del genotipo A_1A_2 es $2pq$;
- La frecuencia del genotipo A_2A_2 es q^2.

Las frecuencias de los genotipos en la generación descendiente deben sumar 1, lo cual implica que $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. En nuestro ejemplo numérico, 0,49 + 0,42 + 0,09 = 1. El paso 5 de la Figura 25.1 muestra cómo se calculan las frecuencias de los alelos A_1 y A_2 a partir de estas frecuencias de genotipos. En nuestro ejemplo, la frecuencia del alelo A_1 continúa siendo 0,7 y la del alelo A_2 continúa siendo 0,3. Así, la frecuencia del alelo A_1 en la generación siguiente continúa siendo p y la frecuencia del alelo A_2 continúa siendo q: no se ha producido ningún cambio en la frecuencia de los alelos. Incluso si A_1 es dominante en relación con A_2, su frecuencia no aumenta (Figura 25.1, paso 6) y no se produce tendencia alguna de que ambos alelos alcancen una frecuencia de 0,5. La **Figura 25.2** ilustra el mismo resultado de forma algo diferente. La figura utiliza un cuadrado de Punnett de forma novedosa: predecir el resultado del apareamiento aleatorio, es decir, las combinaciones aleatorias de todos los gametos en una población, con un resultado igual al de la Figura 25.1.

Este resultado se conoce como **principio de Hardy-Weinberg** y postula dos afirmaciones fundamentales:

1. Si las frecuencias de los alelos A_1 y A_2 en una población se definen mediante p y q, entonces las frecuencias de los genotipos A_1A_1, A_1A_2 y A_2A_2 vendrán definidas por p^2, $2pq$ y q^2 generación tras generación.
2. Cuando los alelos se transmiten según las normas de la herencia mendeliana, sus frecuencias no cambian con el tiempo. Para que se produzca evolución, deben darse otros factores.

¿Cuáles son estos otros factores?

El modelo de Hardy-Weinberg realiza suposiciones importantes

El modelo de Hardy-Weinberg se basa en suposiciones importantes sobre el comportamiento de las poblaciones y los alelos. En concreto, para que una población se conformara con el

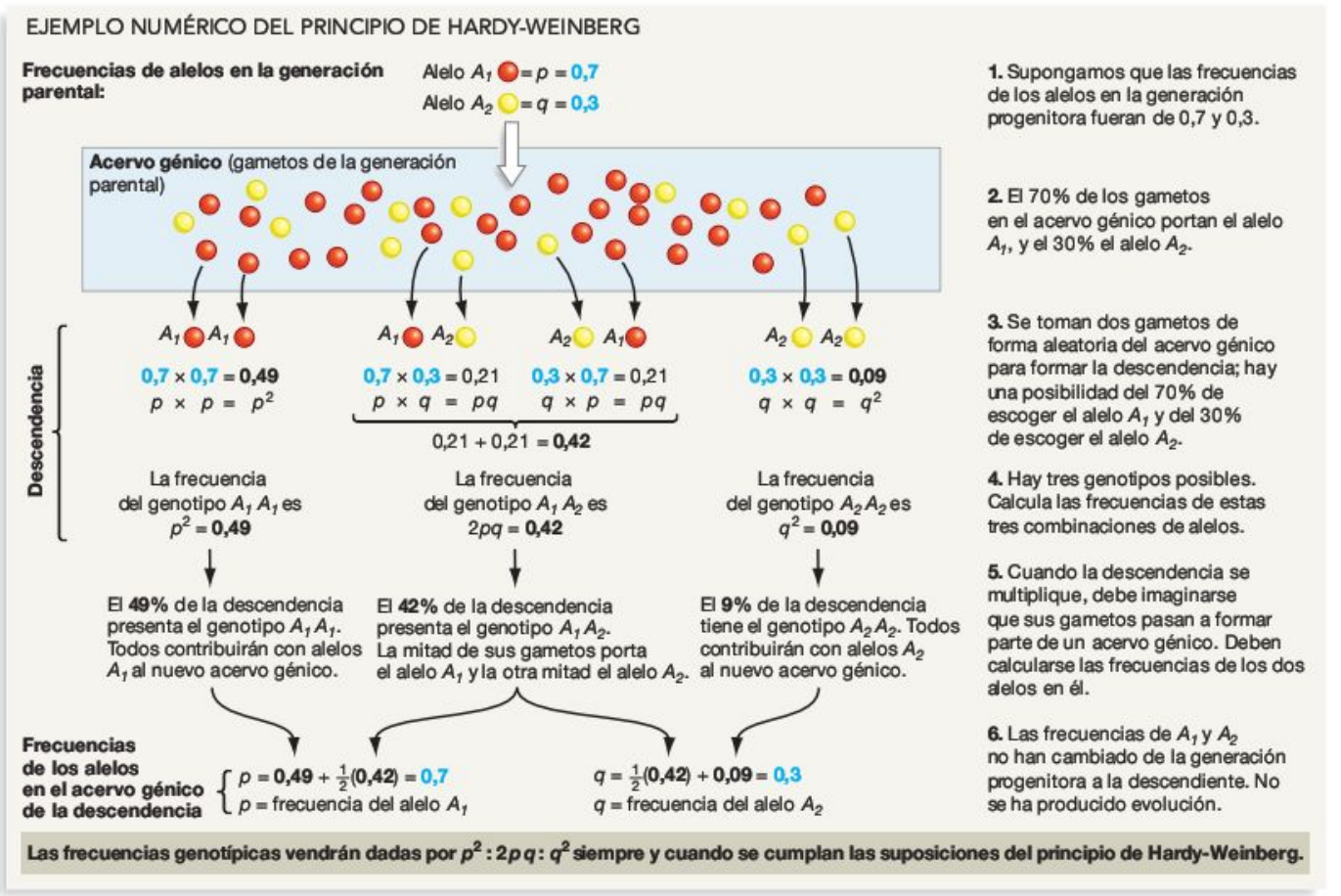


FIGURA 25.1 Ejemplo numérico del principio de Hardy-Weinberg. Para comprender la lógica tras el cálculo de la frecuencia de los genotipos A_1A_2 en el paso 4, véase **BioHabilidades 9.**

principio de Hardy-Weinberg, no podría actuar sobre ella ninguno de los cuatro mecanismos de la evolución. Además, el modelo asume que el apareamiento es aleatorio en relación al gen del que se trate. Así, deben cumplirse cinco condiciones:

1. *No debe producirse selección natural* en el gen del que se trata. El modelo asumió en el paso 2 de la Figura 25.1 que todos los miembros de la generación parental sobrevivieron y contribuyeron con un número de gametos iguales al acervo génico, independientemente de su genotipo.
2. *La deriva genética o los cambios aleatorios en la frecuencia de los alelos* no afectaron al gen de que se trataba. Se evitó este tipo de cambio en la frecuencia de los alelos en el paso 4 de la Figura 25.1 al asumir que se tomaban alelos en sus frecuencias exactas p y q y no en valores diferentes debidos al azar. Por ejemplo, el alelo A_1 no «tuvo suerte» y apareció en más del 70 por ciento de las ocasiones. No se produjeron cambios aleatorios debidos al azar.
3. *No se produjo flujo génico*. En ningún paso de la Figura 25.1 se añadieron alelos nuevos por inmigración ni se perdieron debido a la emigración. Como resultado, todos los alelos de la población descendiente provenían del acervo génico de la población original.

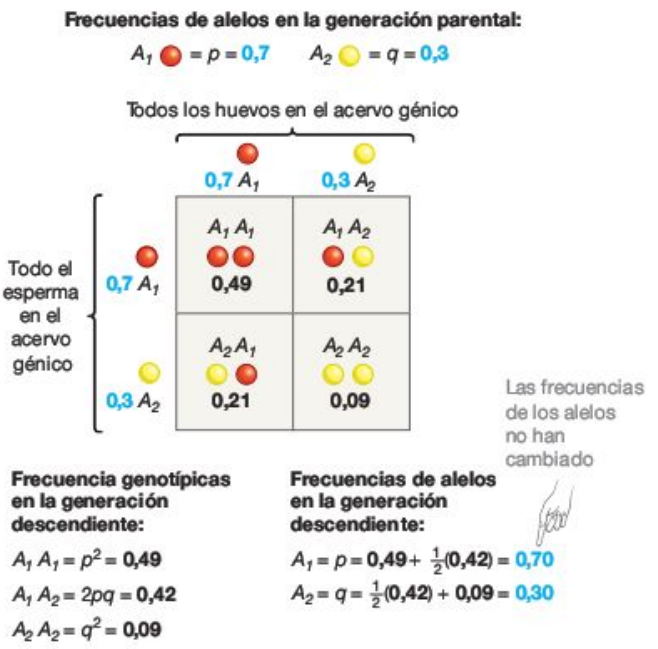


FIGURA 25.2 Un cuadro de Punnett ilustra el principio de Hardy-Weinberg.

4. *Sin mutaciones.* No se tuvo en cuenta que podían haberse introducido otros alelos A_1s o A_2s nuevos en el acervo génico en los pasos 2 o 5 de la Figura 25.1.

5. *Apareamiento aleatorio* en relación al gen del que se trate. Se forzó esta condición tomando gametos del acervo génico al azar en el paso 3 de la Figura 25.1. No se permitió a los individuos escoger una pareja basándose en su genotipo.

El principio de Hardy-Weinberg indica qué esperar si un gen no se ve afectado por la selección, la deriva genética, el flujo génico y las mutaciones, y si el apareamiento es aleatorio en relación a ese gen. En esas condiciones, los genotipos A_1A_1, A_1A_2 y A_2A_2 deberían aparecer en las proporciones p^2, $2pq$ y q^2 de Hardy-Weinberg y no se produciría evolución.

¿Cómo se utiliza el principio de Hardy-Weinberg como hipótesis nula?

Recuerda del Capítulo 1 que una hipótesis nula predice que no hay diferencias entre los grupos de tratamiento en un experimento. Los biólogos a menudo desean comprobar si la selección natural actúa sobre un gen específico, si está produciéndose apareamiento no aleatorio o si hay otro mecanismo evolutivo en acción. Al tratar temas similares, el principio de Hardy-Weinberg funciona como hipótesis nula. Dado un conjunto de frecuencias de alelos, predice cuáles serán las frecuencias cuando no afecten al gen la selección natural, la mutación, la deriva genética y el flujo génico, y cuando el apareamiento es aleatorio en relación a este gen. Si los biólogos observan frecuencias genotípicas que no cumplen con la predicción del principio de Hardy-Weinberg, significa que está ocurriendo algo interesante: o está produciéndose apareamiento no aleatorio, o las frecuencias de los alelos están cambiando por alguna razón. Se necesita más investigación para determinar cuál de las cinco condiciones de Hardy-Weinberg se está quebrantando.

Se consideran dos ejemplos para ilustrar cómo se emplea el principio de Hardy-Weinberg como hipótesis nula: los tipos sanguíneos MN y los genes *HLA*, ambos en humanos.

¿Están los tipos sanguíneos MN en humanos en equilibrio según Hardy-Weinberg? Uno de los primeros genes que pudieron analizar los especialistas en genética en las poblaciones naturales fue el grupo sanguíneo MN en humanos. La mayoría de las poblaciones humanas tiene dos alelos de este gen, llamados *M* y *N*. Puesto que el gen codifica una proteína que se encuentra en la superficie de los eritrocitos, los investigadores pudieron determinar si las personas son *MM*, *MN* o *NN* tratando las muestras de sangre con anticuerpos de cada proteína (esta técnica se presentó por primera vez en el Capítulo 8). Para calcular las frecuencias aproximadas de cada genotipo en una población, los especialistas en genética obtienen datos de gran número de individuos y, a continuación, dividen el número de individuos con cada genotipo por el número total de los individuos de la muestra.

La **Tabla 25.1** muestra las frecuencias de los genotipos MN para poblaciones de diferentes partes del mundo e ilustra cómo se comparan las frecuencias genotípicas observadas con las frecuencias genotípicas previstas si se cumple el principio de Hardy-Weinberg. El análisis se basa en los pasos que se indican a continuación:

1. Estimación de las frecuencias genotípicas mediante observación; en este caso, mediante el análisis de gran cantidad de muestras sanguíneas para comprobar los alelos *M* y *N*. Estas frecuencias se indican en las filas con la etiqueta «observadas» en la Tabla 25.1.
2. Cálculo de las frecuencias de alelos observadas a partir de las frecuencias genotípicas observadas. En este caso, la frecuencia del alelo *M* es la frecuencia de los homocigotos *MM* más la mitad de la frecuencia de heterocigotos *MN*; la frecuencia del alelo *N* es la frecuencia de los homocigotos *NN* más la mitad de la frecuencia de los heterocigotos *MN*. (Puedes revisar la lógica subyacente a este cálculo en los pasos 5 y 6 de la Figura 25.1).
3. Empleo de las frecuencias de alelos observadas para calcular los genotipos previstos según el principio de Hardy-Weinberg. Según la hipótesis nula de no evolución y apareamiento aleatorio, las frecuencias genotípicas esperadas son p^2: $2pq$: q^2.

TABLA 25.1 El grupo sanguíneo MN en humanos: frecuencias genotípicas observadas y previstas

Las frecuencias genotípicas previstas se calculan a partir de las frecuencias de alelos observadas, utilizando el principio de Hardy-Weinberg.

		Frecuencias genotípicas			Frecuencias de alelos	
Población y ubicación		***MM***	***MN***	***NN***	***M***	***N***
Inuit (Groenlandia)	Observada	0,835	0,156	0,009	0,913	0,087
	Prevista	0,834	0,159	0,008		
Nativos americanos (EE.UU.)	Observada	0,600	0,351	0,049	0,776	0,224
	Prevista	0,602	0,348	0,050		
Raza blanca (EE.UU.)	Observada	0,292	0,494	0,213	0,540	0,460
	Prevista	0,290	0,497	0,212		
Aborígenes (Australia)	Observada	0,025	0,304	0,672	0,178	0,825
	Prevista	0,031	0,290	0,679		
Ainu (Japón)	Observada	0,179	0,502	0,319		
	Prevista					

Paso 1 → Paso 2 → Paso 3

EJERCICIO Rellena con los valores de las frecuencias de los alelos y las frecuencias genotípicas previstas para los ainu de Japón.

4. Compara los valores observados y esperados. Los investigadores deben utilizar pruebas estadísticas para determinar si las diferencias entre las frecuencias genotípicas observadas y previstas son lo suficientemente pequeñas como para ser debidas al azar o lo suficientemente grandes como para rechazar la hipótesis nula de no evolución y apareamiento aleatorio.

Aunque la utilización de pruebas estadísticas supera el ámbito de este texto (véase **BioHabilidades 3** para una breve introducción al tema), deberías poder revisar las cifras y comentarlas. En estas poblaciones, por ejemplo, las frecuencias genotípicas *MN* observadas y esperadas son casi idénticas. (Una prueba estadística muestra que las pequeñas diferencias que se observan se deben probablemente al azar). Para cada población estudiada, los genotipos en el lugar *MN* se encuentran en las proporciones correspondientes al principio de Hardy-Weinberg. Como resultado, los biólogos han llegado a la conclusión de que las suposiciones del modelo Hardy-Weinberg son válidas para este punto. Los resultados implican que, cuando se recogen estos datos, los alelos *M* y *N* en estas poblaciones no se ven afectados por los cuatro mecanismos evolutivos y que el apareamiento fue aleatorio en relación a este gen, lo cual indica que los humanos no escogían pareja basándose en su genotipo *MN*.

Sin embargo, antes de avanzar es importante remarcar que un estudio como este no significa que el gen *MN* no haya sufrido nunca selección o no haya estado sujeto a apareamiento no aleatorio o deriva genética. Incluso si la selección es muy fuerte durante muchas generaciones, una generación sin fuerzas evolutivas y de apareamiento aleatorio resultará en frecuencias genotípicas que cumplen con las expectativas de Hardy-Weinberg. El principio de Hardy-Weinberg se utiliza para probar la hipótesis de que en la actualidad no está produciéndose evolución en un gen particular y que, en la generación anterior, el apareamiento fue aleatorio en relación con el gen en cuestión.

¿Están los genes *HLA* en humanos en equilibrio de acuerdo con el principio de Hardy-Weinberg? Un equipo de investigación recogió recientemente datos sobre los genotipos de 125 individuos de la tribu de los havasupai, nativos de Arizona, EE.UU. Estos biólogos estudiaban dos genes que resultan importantes en el funcionamiento del sistema inmunitario humano; en concreto, los genes que analizaron codifican proteínas que ayudan a las células del sistema inmunitario a reconocer y destruir las bacterias y los virus invasores. Algunos trabajos anteriores habían demostrado que hay alelos diferentes en los genes *HLA-A* y *HLA-B*, y que los alelos de cada gen codifican proteínas que reconocen organismos patógenos ligeramente diferentes. Al igual que los alelos *M* y *N*, los alelos *HLA* son *codominantes*, es decir, ambos expresan y crean el fenotipo (véase el Capítulo 13). Como resultado, el grupo de investigación planteó la hipótesis de que los individuos heterocigóticos en uno o ambos genes tienen una ventaja adaptativa robusta. La lógica es que las personas heterocigóticas tienen una mayor variedad de proteínas HLA, por lo que sus sistemas inmunitarios pueden reconocer y destruir más tipos de bacterias y virus. Deberían ser más sanos y tener más descendencia que las personas homocigóticas.

Para probar esta hipótesis, los investigadores utilizaron sus datos sobre las frecuencias genotípicas para determinar la frecuencia de cada alelo presente. Cuando usaron estas frecuencias de alelos para calcular el número esperado de cada genotipo según el principio de Hardy-Weinberg, hallaron los valores observados y esperados que se muestran en la **Tabla 25.2.** Cuando revises estos datos, observa que hay muchos más heterocigotos y muchos menos homocigotos de lo previsto según las condiciones del principio de Hardy-Weinberg. Las pruebas estadísticas muestran que es extremadamente improbable que la diferencia entre las cifras observadas y esperadas pudiera ocurrir sencillamente por azar.

TABLA **25.2** **Genes *HLA* humanos: genotipos observados y previstos**

	Cifra observada	Número previsto según el principio de Hardy-Weinberg
HLA-A		
Homocigóticos	38	48
Heterocigóticos	84	74
HAL-B		
Homocigóticos	21	30
Heterocigóticos	101	92

FUENTE: T. Markow et al. «*HLA* polymorphism in the Havasupai: Evidence for balancing selection», *American Journal of Human Genetics* 53 (1993): 943-952.

Estos resultados apoyaron la predicción del equipo e indicaron que se quebrantaba uno de los supuestos del principio de Hardy-Weinberg, pero ¿cuál? Los investigadores afirmaron que la mutación, la migración y la deriva son desdeñables en este caso y ofrecieron explicaciones diferenciadas para sus datos:

1. *El apareamiento puede no ser aleatorio en relación al genotipo* HLA. En concreto, las personas pueden preferir de forma inconsciente parejas con genotipos *HLA* diferentes al propio y, con ello, producir un exceso de descendencia heterocigótica. Esta hipótesis es plausible. Por ejemplo: algunos experimentos han demostrado que los estudiantes universitarios pueden distinguir los genotipos de otros en los genes relacionados con *HLA* basándose en el olor corporal. Las personas en este estudio se sentían más atraídas por el olor de genotipos diferentes al suyo propio. Si esto se da entre los havasupai, entonces el apareamiento no aleatorio derivaría en un exceso de personas heterocigóticas en comparación con la proporción prevista según Hardy-Weinberg.
2. *Los individuos heterocigóticos pueden ser más adecuados.* Esta hipótesis viene apoyada por los datos recogidos por un equipo de investigación diferente que estudió a los hutteritas que viven en Dakota del Sur (EE.UU.). En esta población, las mujeres casadas con alelos relacionados con *HLA* iguales a los de sus maridos encuentran más difícil quedarse embarazadas y presentan tasas de abortos espontáneos superiores a las mujeres con alelos *HLA* diferentes a los de sus maridos. Los datos indican que los fetos homocigóticos son menos adecuados que los heterocigóticos en estos genes. Si esto fuera verdad en los havasupai, la selección podría resultar en un exceso de individuos heterocigóticos en relación con los esperados según el principio de Hardy-Weinberg.

¿Qué explicación es la correcta? Es posible que ambas lo sean, pero, de hecho, nadie lo sabe. El empleo del principio de Hardy-Weinberg como hipótesis nula permitió a los biólogos detectar una pauta interesante en una población natural, aunque continúa la investigación sobre la causa de la existencia de esa pauta.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El principio de Hardy-Weinberg funciona como hipótesis nula cuando los investigadores prueban si se está produciendo apareamiento aleatorio o evolución en un gen particular.

Deberías ser capaz de...

Crear un conjunto de frecuencias genotípicas o las cifras de diferentes genotipos observados en una población y:

1) Calcular las frecuencias de los alelos observadas.
2) Calcular las frecuencias genotípicas previstas según el principio de Hardy-Weinberg.
3) Comparar las frecuencias genotípicas observadas y las esperadas.
4) Sugerir si los datos apoyan la hipótesis nula del apareamiento aleatorio y carencia de selección, deriva genética, flujo génico o mutación, y explicar por qué es así o no.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Hardy-Weinberg Principle

25.2 Tipos de selección natural

Se produce selección natural cuando algunos individuos con fenotipos específicos producen más descendencia que aquellos con otros fenotipos. Si hay algunos alelos específicos asociados con los fenotipos que resultan favorecidos, aumenta su frecuencia, mientras que la de otros se reduce. El resultado es la evolución. Para utilizar el lenguaje presentado en el Capítulo 24, la evolución por selección natural ocurre cuando una variación heredable resulta en diferencias en el éxito en la supervivencia y la reproducción.

Aunque deberías contar con una comprensión sólida de las razones por las que ocurre la selección natural, resulta importante reconocer que la selección natural se produce con una amplia variedad de pautas, cada una de ellas con causas y consecuencias diferentes. Por ejemplo, la segunda explicación para los datos en la Tabla 25.2 es una pauta de selección natural llamada **selección equilibradora** o **ventaja heterocigótica.** Cuando se produce, los individuos heterocigóticos presentan mejor aptitud que los homocigóticos y su consecuencia es que se mantiene la variación genética en las poblaciones. La **variación genética** hace referencia al número y a la frecuencia relativa de los alelos presentes en una población específica.

Cuando los biólogos analizan las consecuencias de las diferentes pautas de selección, con frecuencia se centran en la variación genética. La razón es sencilla: la falta de variación genética en una población suele ser un hecho negativo. Para comprender la razón, recuerda del Capítulo 24 que la selección solo puede suceder si existen variaciones heredables en una población. Si la variación genética es baja y el entorno cambia, quizá debido a la emergencia de un nuevo virus patógeno, un cambio rápido en el clima o una reducción en la disponibilidad de la fuente de un alimento específico, es poco probable que haya alelos con gran aptitud en las nuevas condiciones. Como resultado, la aptitud media de la población se verá reducida y, si el cambio medioambiental es lo suficientemente drástico, puede que la población se enfrente a su extinción.

A continuación se examinan algunos de los diferentes tipos de selección natural teniendo presente esta pregunta: ¿cómo afectan al nivel de variación genética en la población?

Selección direccional

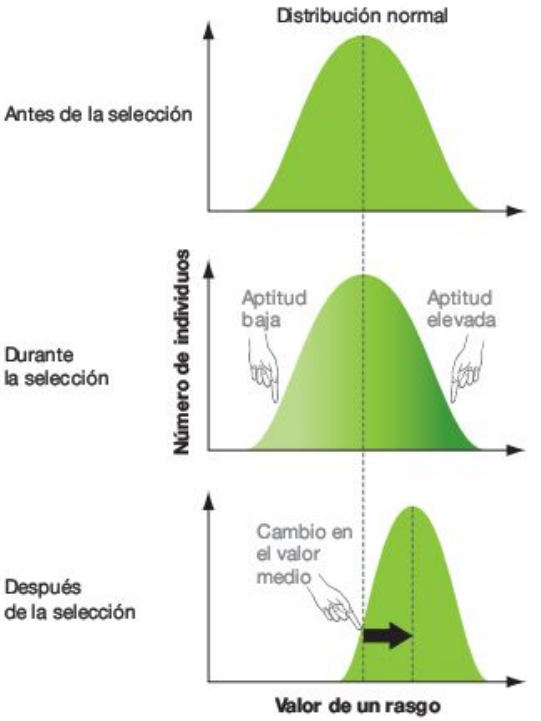
Según los datos presentados en el Capítulo 24, la selección natural ha aumentado la frecuencia de cepas resistentes a los fármacos de la bacteria causante de la tuberculosis y cambiado la forma y el tamaño del pico de los sinsontes de Darwin. Este tipo de selección natural se conoce como **selección direccional** porque el fenotipo medio de las poblaciones cambió en una dirección.

La **Figura 25.3a** ilustra el modo en que funciona la selección direccional cuando el rasgo en cuestión presenta una distribución normal en campana en una población. Recuerda del Capítulo 13 que cuando hay muchos genes diferentes que influyen sobre un rasgo, la distribución de los fenotipos en la población tiende a adoptar la forma de una campana en curva. En tales casos, la selección direccional actúa en muchos genes diferentes a la vez. No obstante, en el caso de la selección de resistencia a los fármacos en la bacteria de la tuberculosis, la selección actuó sobre un único gen.

La selección direccional tiende a reducir la diversidad genética de las poblaciones. Si continúa en el tiempo, los alelos favorecidos alcanzarán finalmente una frecuencia de 1,0, mientras que la frecuencia de los desfavorecidos será de 0,0. Se dice que los alelos que alcanzan una frecuencia de 1,0 son fijos, mientras que los que alcanzan una frecuencia de 0,0 se han perdido. Cuando la frecuencia de los alelos que producen desventaja dedina se dice que se ha producido una **selección purificante.**

En cualquier caso, la fijación y la pérdida no siempre se producen con selección direccional. Para apreciar la razón, considera los datos recientes sobre el tamaño corporal de las golondrinas de rabadilla canela nativas de las grandes praderas americanas. En 1996 una población de esas aves soportó un periodo de seis días con un tiempo excepcionalmente lluvioso y frío. Estas golondrinas se alimentan atrapando mosquitos y otros insectos durante el vuelo, todos los cuales desaparecieron durante este periodo frío, por lo que los biólogos recogieron los cuerpos de 1.853 golondrinas muertas de inanición. Tan pronto como mejoró el tiempo, los investigadores atraparon y midieron el tamaño corporal de 1.027 supervivientes de la misma población. Según muestran los histogramas de la **Figura 25.3b,** los supervivientes eran mucho mayores, de media, que los pájaros que habían muerto. Se había producido selección direccional que favoreció un tamaño corporal grande. Para explicar esta observación, los investigadores sugieren que los pájaros de mayor tamaño sobrevivieron

(a) La selección direccional cambia el valor medio de un rasgo.



(b) Por ejemplo, la selección direccional provocó el aumento del tamaño corporal medio de una población de golondrinas de rabadilla canela.

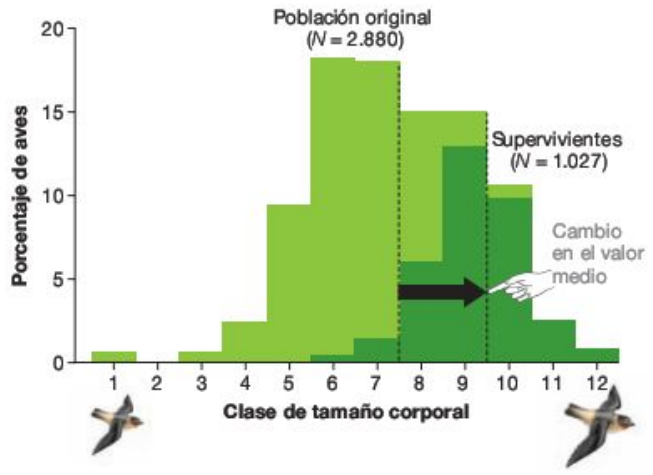


FIGURA 25.3 Selección direccional. (a) Cuando la selección direccional actúa sobre rasgos con distribución normal, los individuos con un conjunto de valores extremos sufren un mal éxito reproductivo. **(b)** El histograma de color verde muestra la distribución del tamaño corporal general en las golondrinas antes de un periodo largo de frío que acabó con gran número de individuos. (Las diversas clases de tamaño corporal se calcularon por medio de medidas de longitud de las alas, de la cola y de las patas, además del tamaño del pico). El histograma de color verde oscuro muestra la distribución del tamaño de los individuos de la misma población que sobrevivieron al periodo de frío. Aquí *N* indica el tamaño de la muestra.

porque tenían depósitos grasos mayores y no se enfriaron tanto como los más pequeños.

Como resultado, la probabilidad de morir por exposición al frío de los pájaros de mayor tamaño era menor y la probabilidad de evitar la inanición hasta la mejora del tiempo y la disponibilidad de insectos, mayor.

Si las diferencias en tamaño corporal entre los individuos se debían en parte a las diferencias en sus genotipos, es decir, existía variación heredable en el tamaño corporal, entonces la población evolucionaría. En ese caso, y si continuara este tipo de selección direccional, los alelos que contribuyen al pequeño tamaño corporal se eliminarían con rapidez de la población de golondrinas. Sin embargo, no queda claro que este sea el caso, pues la selección direccional no suele ser constante en todo el rango de una especie ni en el tiempo. Al examinar los partes meteorológicos, los investigadores establecieron que no resultan frecuentes los periodos fríos tan crudos como el que tuvo lugar en 1996. Además, las investigaciones en otras especies de golondrinas indican que los pájaros más pequeños disponen de mayor maniobrabilidad durante el vuelo, por lo que son más eficientes en su alimentación, en cuyo caso la selección por eficiencia en alimentación contrarrestaría la selección por mal tiempo. Cuando esto sucede, se verían favorecidos los individuos con un tamaño corporal medio. Las pautas opuestas de selección direccional contribuirán a mantener la variación genética en este rasgo.

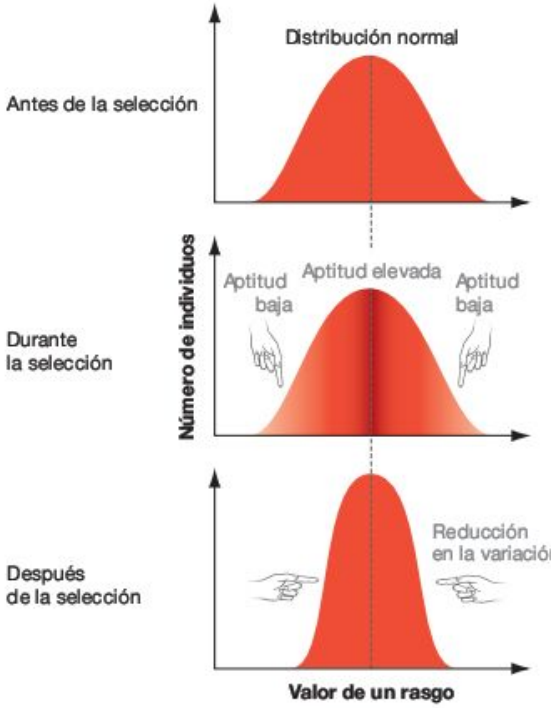
Cuando se tienen en cuenta los estudios realizados en un amplio conjunto de especies y poblaciones, resulta habitual encontrar que una causa de selección direccional en un rasgo se ve equilibrada por un factor diferente que provoca la selección en la dirección opuesta. Este concepto, que se conoce como compensación de adecuación, se presentó en el Capítulo 24 y, en tales casos, el fenotipo óptimo es intermedio. La misma pauta puede resultar de un tipo de selección natural completamente diferente, que se conoce como «selección estabilizadora».

Selección estabilizadora

Cuando las golondrinas quedaron expuestas al frío, la selección redujo en gran medida un extremo del rango de fenotipos y dio como resultado un cambio direccional en las características medias de la población. Pero la selección también puede reducir ambos extremos en una población, según ilustra la **Figura 25.4a.** Esta pauta de selección se denomina **selección estabilizadora,** con dos consecuencias importantes: no hay cambio alguno en el valor medio de un rasgo en el tiempo y se reduce la variación genética en la población.

La **Figura 25.4b** muestra un conjunto de datos clásico en los humanos que ilustra este tipo de selección. Los biólogos que analizaron los pesos y la mortalidad en el momento del nacimiento en 13.730 neonatos en hospitales británicos en la década de 1950 hallaron que los niños de tamaño medio (con peso ligeramente superior a unos 3,5 kg) tenían la máxima probabilidad de supervivencia. La mortalidad era muy elevada para los bebés de tamaño muy pequeño y muy grande. Estas son pruebas fehacientes de que el peso en el momento de nacer en esta población se encuentra bajo selección estabilizadora importante y de que los alelos asociados con un peso en el momento del nacimiento alto o bajo se veían sujetos a selección purificadora.

(a) La selección estabilizadora reduce la cantidad de variación en un rasgo.



(b) Por ejemplo, los bebés de tamaños muy pequeño y muy grande tienen las máximas probabilidades de morir, lo cual deja una distribución más estrecha de los pesos al nacer.

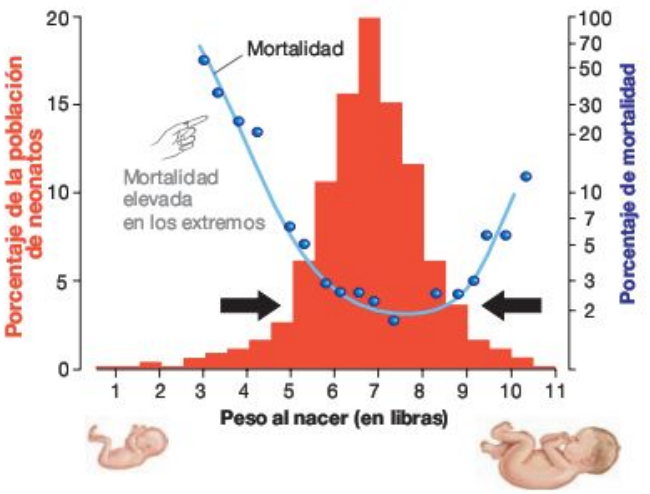
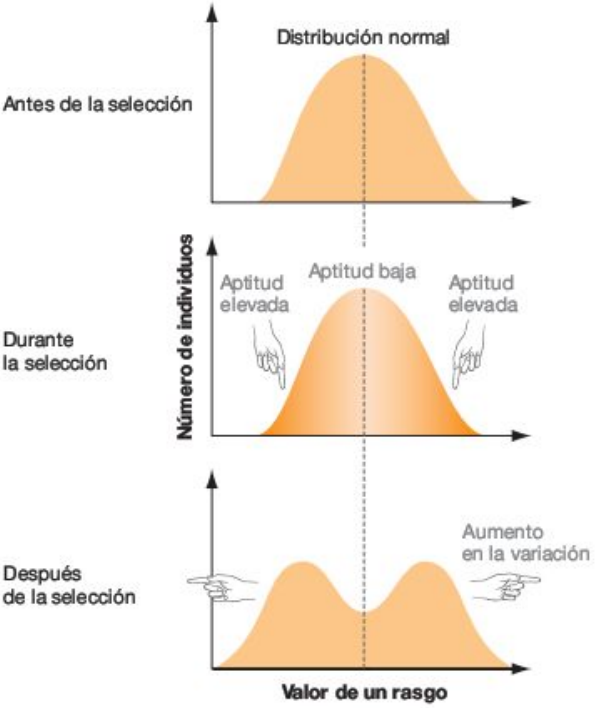


FIGURA 25.4 Selección estabilizadora. (a) Cuando la selección estabilizadora actúa sobre rasgos con distribución normal, los individuos con fenotipos extremos sufren un pésimo éxito reproductivo. **(b)** El histograma muestra los porcentajes de neonatos con diferentes pesos al nacer en el eje izquierdo. Los puntos púrpura indican el porcentaje de neonatos que murió en cada clase de peso, calculado para el gráfico sobre la escala logarítmica que se muestra en la derecha.

(a) La selección disruptiva aumenta la cantidad de variación en un rasgo.



(b) Por ejemplo, solo los pinzones cascanueces de vientre negro jóvenes que tenían unos picos muy largos o muy cortos sobrevivieron lo suficiente como para multiplicarse.

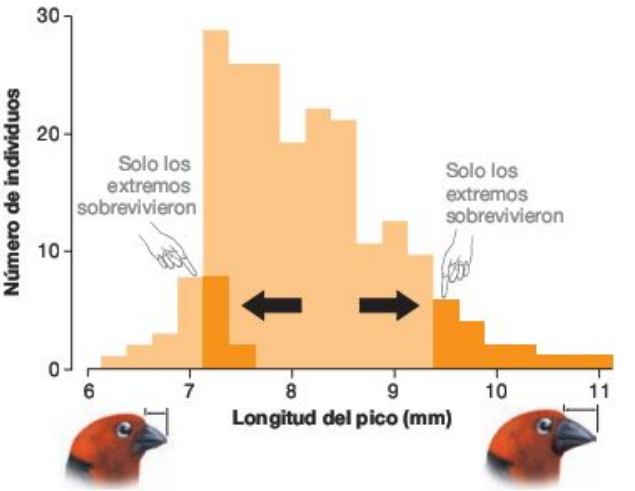


FIGURA 25.5 Selección disruptiva. (a) Cuando la selección disruptiva actúa sobre rasgos con distribución normal, los individuos con fenotipos extremos presentan gran éxito reproductivo. **(a)** Histograma que muestra la distribución de la longitud de pico en una población de pinzones cascanueces de vientre negro. Las barras de color naranja claro muestran todos los jóvenes; las de color naranja oscuro, todos los que sobrevivieron hasta la edad adulta.

Selección disruptiva (o transformadora)

La **selección disruptiva** produce el efecto opuesto a la selección estabilizadora. Es decir, en lugar de favorecer los fenotipos cercanos al valor medio y eliminar los fenotipos de los extremos, elimina los fenotipos cercanos al valor medio y favorece los extremos (**Figura 25.5a**). Cuando se produce la selec-

ción disruptiva, se mantiene la cantidad total de variación genética en la población.

Algunas investigaciones recientes han mostrado que la selección disruptiva es responsable de los sorprendentes picos de los pinzones cascanueces de vientre negro que aparecen en la **Figura 25.5b.** Los datos que se muestran en la figura explican que los individuos con picos muy cortos o muy largos presentan una supervivencia óptima y que los pájaros con fenotipos intermedios se encuentran en desventaja. En este caso, el agente que produce la selección natural es la comida. En un centro de estudio en la parte sur-central de Camerún (en África occidental), un investigador halló que solo hay dos tamaños de semillas a disposición de los pinzones cascanueces: grande y pequeño. Los pájaros con picos pequeños rompen y comen las semillas pequeñas con eficiencia; aquellos con picos grandes comen las semillas grandes con eficiencia, pero los pájaros con picos de tamaño intermedio tienen problemas con ambos tipos de semillas, por lo que los alelos asociados con los picos de tamaño medio se ven sometidos a selección purificante. La selección disruptiva mantiene una variación total elevada en esta población.

La selección disruptiva resulta importante porque en ocasiones desempeña una función en la **especiación** o formación de especies nuevas. Si los pájaros con picos pequeños comenzaran a aparearse con otros individuos de pico pequeño, su descendencia tendería a tener picos pequeños y a alimentarse de pequeñas semillas. De forma parecida, si los individuos con picos grandes escogen solo otros individuos con picos grandes como compañeros, tenderían a producir descendencia de picos grandes que se alimentarían de semillas de tamaño grande. De este modo, la selección tendría como resultado dos poblaciones diferenciadas y, en algunas condiciones específicas, las poblaciones podrían formar dos especies nuevas al final. El Capítulo 26 analiza en detalle el proceso de formación de especies basado en la selección disruptiva y otros mecanismos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Three Modes of Natural Selection

25.3 Deriva genética

La selección natural no es aleatoria, viene dirigida por el entorno y los resultados de la adaptación. **La deriva genética,** por el contrario, no está dirigida. Se define como todo cambio debido al azar en las frecuencias de los alelos en una población. El proceso recibe un nombre adecuado, porque hace que las frecuencias de los alelos aumenten y se reduzcan al azar con el tiempo. Cuando se produce la deriva genética, las frecuencias de los alelos cambian debido, sencillamente, a la suerte, lo que se conoce como **error de muestreo.**

Para comprender por qué se produce la deriva genética, se puede analizar el grupo de personas que fundó la población actual de la isla Pitcairn, en el Pacífico Sur. El acontecimiento fundacional se produjo en 1789, cuando un pequeño grupo de amotinados liderado por Fletcher Christian se apoderó del buque de guerra británico *Bounty* y huyó a Pitcairn. A estos seis marineros se les unieron dos hombres y seis mujeres de Tahití. Supongamos que se formaron seis parejas y que cada una hubiera tenido dos hijos. ¿Cómo sería la comparación entre las frecuencias de alelos de la población fundadora que tuvo descendencia con la de la generación siguiente?

TABLA **25.3 Un experimento sobre la deriva genética**

Los genotipos de los niños en esta tabla se generaron tirando una moneda al aire para simular qué alelos se combinaban durante la fecundación. Las frecuencias de los alelos A_1, A_2 y A_3 difieren en las dos generaciones debido a la deriva genética.

	Padre	Madre	Hijo 1	Hijo 2
Pareja 1	A_3A_3	A_2A_3	A_3A_3	A_3A_3
Pareja 2	A_2A_3	A_2A_3	A_2A_3	A_3A_2
Pareja 3	A_1A_2	A_2A_3	A_2A_3	A_1A_2
Pareja 4	A_1A_1	A_1A_2	A_1A_2	A_1A_1
Pareja 5	A_1A_2	A_3A_3	A_1A_3	A_1A_3
Pareja 6	A_1A_2	A_1A_3	A_2A_3	A_2A_1

Para responder a esta pregunta hay que centrarse en un gen hipotético *A* con alelos A_1, A_2 y A_3. Supongamos que los seis hombres y las seis mujeres en las parejas originales presentan los genotipos que se muestran en la **Tabla 25.3.** Los gametos formados por cada uno de estos padres tienen igual posibilidad de llevar cada uno de los alelos. Además, los óvulos y el esperma se combinan de forma aleatoria durante la fecundación, lo cual implica que cada tipo de óvulo y de esperma tiene igual probabilidad de combinación independientemente de su genotipo. Para simular el proceso de fecundación, puede echarse una moneda al aire para decidir qué gametos se combinan. «Cara» indicará el primer alelo listado en el genotipo del padre y «cruz» el segundo alelo en la lista. Al realizar estos lanzamientos de monedas se produjeron los genotipos de descendencia que se muestran en las columnas con los encabezamientos «Hijo 1» y «Hijo 2» de la Tabla 25.3.

Ahora han de contarse los alelos y calcular su frecuencia. Puesto que hay 12 individuos progenitores y 12 descendientes, el número total de alelos presentes en cada generación (sin tener en cuenta a los dos individuos fundadores que no tuvieron descendencia) es de 24. Según la Tabla 25.3, las frecuencias de alelos son las siguientes:

	A_1	A_2	A_3
Frecuencias de alelos en los padres	$\frac{7}{24} = 29{,}2\%$	$\frac{8}{24} = 33{,}3\%$	$\frac{9}{24} = 37{,}5\%$
Frecuencias de alelos en la descendencia	$\frac{7}{24} = 29{,}2\%$	$\frac{7}{24} = 29{,}2\%$	$\frac{10}{24} = 41{,}6\%$

Aunque la frecuencia del alelo A_1 no cambió, la del alelo A_2 se redujo en más de un 4 por ciento y la de A_3 aumentó en más de ese porcentaje, únicamente por azar. El alelo A_3 no resultaba en una mejora de la aptitud; en su lugar, tuvo suerte. La suerte aleatoria produjo evolución, un cambio en la frecuencia de los alelos de una población. En lugar de una muestra con igual frecuencia de los alelos al formar la descendencia, según asume el principio de Hardy-Weinberg, se produjo un error de muestreo.

Este ejercicio contribuye a ilustrar varios puntos importantes:

- La deriva genética es aleatoria en relación con la aptitud. Los cambios en la frecuencia de los alelos que produce no son adaptativos.

- La deriva genética es más pronunciada en las poblaciones pequeñas. Si la población original hubiera incluido solo las parejas 1 y 2, entonces la frecuencia del alelo A_2 se hubiera visto reducida en un 12,5 por ciento y la del alelo A_3 hubiera aumentando en un 12,5 por ciento. Cuanto más pequeña es la muestra, mayor es el error de muestreo. Así, si la población se hubiera compuesto de 500 parejas con una descendencia de mil personas (para lo cual se necesitaría lanzar la moneda dos mil veces), resulta extremadamente improbable que la deriva hubiera producido un cambio en la frecuencia de los alelos que alcanzara el 4 por ciento.
- Con el tiempo, la deriva genética puede dar como resultado la pérdida o fijación aleatorias de alelos. Si el alelo A_1 continuara sin suerte generación tras generación, derivaría finalmente en una frecuencia 0,0 y se perdería. Si el alelo A_3 continuara con suerte durante varias generaciones más, podría derivar en una frecuencia de 1,0. Cuando tiene lugar la pérdida o fijación aleatoria, se reduce la variación genética en la población.

La **Figura 25.6** ofrece un ejemplo de estos puntos. Los gráficos muestran el resultado de algunas simulaciones por ordenador que combinan los alelos en un acervo génico de forma aleatoria para crear una generación descendiente, calcular las frecuencias de alelos en ella y usar esas frecuencias para crear un nuevo acervo génico. Este proceso se continuó durante 100 generaciones. El gráfico superior muestra ocho réplicas de este proceso con un tamaño de población de 4; el gráfico de la parte inferior muestra ocho réplicas con una población de 400. Observa las sorprendentes diferencias entre los efectos de la deriva en la población de gran tamaño en relación con la pequeña y las consecuencias de la variación genética cuando la deriva de los alelos resulta en su fijación o en su pérdida.

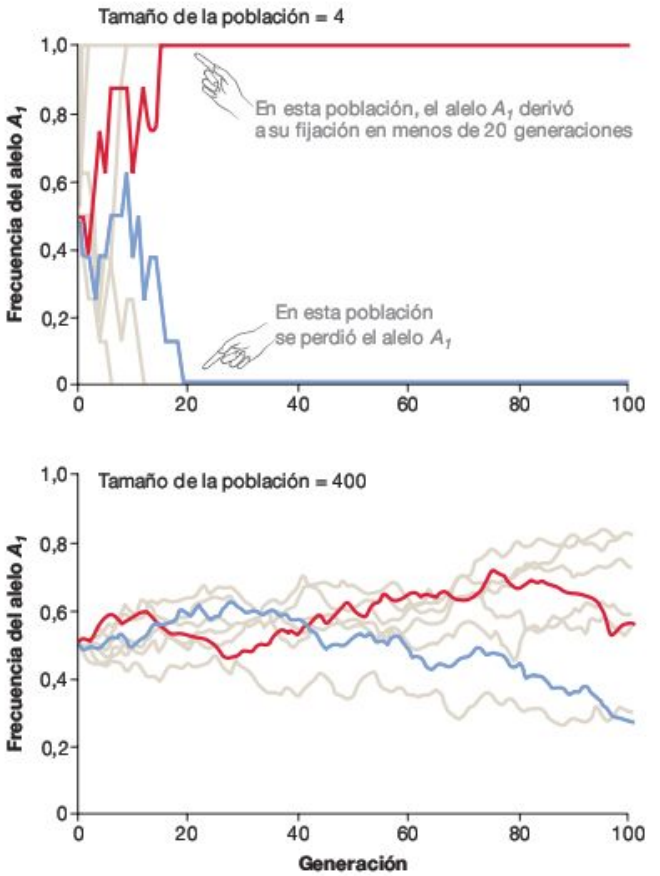


FIGURA 25.6 La deriva genética es más pronunciada en las poblaciones pequeñas que en las grandes.

EJERCICIO Dibuja gráficas que predigan cómo serían estas gráficas para un tamaño de población de 40 y un tamaño de población de 4.000.

Con tiempo suficiente, la deriva puede ser un factor importante incluso en las poblaciones de gran tamaño. Para ilustrar este punto, considera dos tipos de alelos introducidos en los capítulos anteriores, sin efecto alguno en la aptitud. Recuerda del Capítulo 16 que los alelos que contienen mutaciones silenciosas, normalmente en la tercera posición de un codón, no cambian el producto génico. Como resultado, no producen efectos en el fenotipo. Pero estos alelos suelen derivar en una frecuencia elevada o incluso en la fijación, con el tiempo. De forma similar, recuerda del Capítulo 20 que los pseudogenes no codifican un producto. Aunque su presencia no afecta al fenotipo de un individuo, hay docenas de pseudogenes en el genoma humano que han llegado a la fijación gracias a la deriva.

Estudios experimentales sobre la deriva genética

La investigación sobre la deriva genética comenzó con trabajos teóricos en las décadas de 1930 y 1940, que utilizaron modelos matemáticos para predecir el efecto de la deriva genética sobre las frecuencias de los alelos y la variación genética, y a mediados de la década de 1950, Warwick Kerr y Sewall Wright realizaron un experimento para mostrar cómo funciona la deriva en la práctica. Los biólogos comenzaron con una gran población de laboratorio de moscas del vinagre que contenían un **marcador genético,** un alelo específico que causa un fenotipo distintivo. En este caso, el marcador era la morfología de las cerdas o quetas: las moscas del vinagre tienen cerdas que pueden ser rectas o curvas, una diferencia en el fenotipo que depende de un único gen. La población del laboratorio de Kerr y Wright contenía solo dos alelos: el normal (recto) y el «bifurcado» (curvo).

Para comenzar el experimento, los investigadores colocaron 96 jaulas en su laboratorio. A continuación, colocaron cuatro hembras adultas y cuatro machos adultos de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* en cada una de ellas. Escogieron las moscas individuales para comenzar estas poblaciones experimentales de forma que la frecuencia de los alelos normales y los curvos en cada una de las poblaciones iniciales de 96 elementos fuera de 0,5. Ninguno de los dos alelos afectaba a la aptitud de las moscas en el entorno del laboratorio, por lo que Kerr y Wright podían confiar en que, si se producían cambios en la frecuencia de los fenotipos normal y curvo, no se deberían a la selección natural.

Después de la multiplicación de esta primera generación de adultos, Kerr y Wright criaron su descendencia. A continuación, escogieron de forma aleatoria cuatro machos y cuatro hembras, es decir, se tomaron individuos independientemente de si sus cerdas eran normales o curvas, de cada una de las 96 poblaciones descendientes, y se les permitió aparearse y producir la ge-

neración siguiente. Los investigadores repitieron este procedimiento hasta que las 96 poblaciones obtuvieron un total de 16 generaciones. Durante el curso completo del experimento no se produjo migración alguna de una población a otra. Los estudios anteriores habían mostrado que las mutaciones de normal a curvado eran raras. Así, el único proceso evolutivo que operó durante el experimento era la deriva genética.

¿Su resultado? Después de 16 generaciones, las 96 poblaciones se repartían en tres grupos (**Figura 25.7**). Se hallaron cerdas curvas (bifurcadas) en todos los individuos en 29 de las poblaciones experimentales. Debido a la deriva, el alelo bifurcado se había fijado en estas 29 poblaciones y se había perdido el alelo normal. En otras 41 poblaciones, sin embargo, se cumplía el caso contrario: todos los individuos presentaban cerdas normales. En estas poblaciones, el alelo bifurcado se había perdido debido al azar. Ambos alelos continuaban presentes en 26 poblaciones. El mensaje del estudio es sorprendente: en el 73 por ciento de las poblaciones del experimento (70 de las 96) la deriva genética había reducido la diversidad alélica de este gen a cero. Según la predicción, la deriva redujo la variación genética en las poblaciones y aumentó las diferencias genéticas entre las poblaciones. ¿Es importante la deriva también en las poblaciones naturales?

Deriva genética en las poblaciones naturales

El proceso de muestro que ocurre durante la fecundación y que causó los cambios en las frecuencias de los alelos en los habitantes de las islas Pitcairn y en las moscas del vinagre tiene lugar en todas las poblaciones, en todas las generaciones y en cada generación en todas las especies de reproducción sexual. Es particularmente importante en poblaciones pequeñas, donde los errores de muestreo tienden a ser elevados. Esto constituye una enorme preocupación para los biólogos conservacionistas, porque las poblaciones de todo el planeta se ven drásticamente reducidas en tamaño por la destrucción del hábitat y otras actividades humanas. Las pequeñas poblaciones que ocupan las reservas naturales o los zoológicos son especialmente sensibles a la deriva genética y, si esta deriva resulta en una pérdida de diversidad genética, volvería aún más difícil el futuro ya de por sí dudoso de algunas especies en peligro de extinción.

Es importante observar que, puesto que la deriva es consecuencia de un error de muestreo, puede ocurrir en cualquier proceso o acontecimiento que implique muestreo, no solo en el muestreo de los gametos que se produce durante la fecundación. Se tendrán en cuenta dos ejemplos, llamados efectos de fundación y cuellos de botella.

¿Cómo causan los efectos fundadores la deriva? Cuando un grupo de individuos emigra a una nueva zona geográfica y establece una nueva población, se dice que se ha producido un «evento fundador». Si el grupo es lo suficientemente pequeño, es casi seguro que las frecuencias de los alelos en la nueva población serán diferentes de las de la población original, debido a un error de muestreo. Un cambio en las frecuencias de los alelos que se produce con el establecimiento de una población nueva se denomina **efecto fundador.** Tan pronto como los amotinados y los tahitianos pusieron pie en la isla Pitcairn y se asentaron allí, se había producido evolución mediante deriva genética, por medio de un efecto fundador: las frecuencias de los alelos en la nueva población eran diferentes de las de las personas en Inglaterra o en Tahití. (Una vez se produjo la reproducción, la deriva continuó por medio de errores de muestreo ocurridos durante la fecundación).

Los pescadores de la isla de Anguila en el Caribe presenciaron hace unos años un evento fundador en el que participaron las

(a) La forma de las cerdas es un marcador genético útil en las moscas del vinagre.

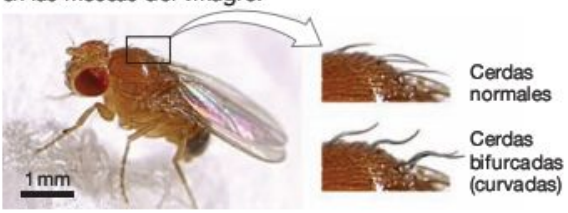
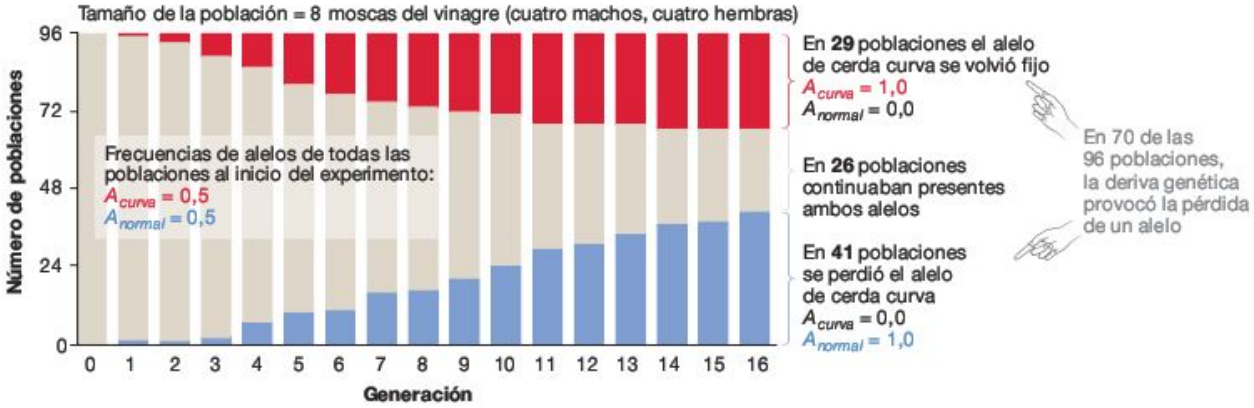


FIGURA 25.7 Experimento sobre los efectos de la deriva genética en poblaciones pequeñas. En este experimento sobre moscas del vinagre, el tamaño de la población en 96 poblaciones separadas se mantuvo en ocho individuos de cada generación durante 16 generaciones. La única fuerza evolutiva que actuaba en estas poblaciones era la deriva genética. Al inicio del experimento, las frecuencias de los alelos de cerdas curvas y naturales eran exactamente del 50 por ciento cada una.

PREGUNTA Predice cuáles serían los resultados de este experimento si la frecuencia original del alelo para las cerdas curvas fuera del 90 por ciento en lugar del 50 por ciento.

(b) En la mayoría de las poblaciones del experimento, el alelo de cerda curva derivó a pérdida o fijación.



iguanas verdes. Algunas semanas después de que los huracanes Luis y Marilyn barrieran la región en septiembre de 1995, una gran almadraba compuesta de troncos caídos y otros restos llegó flotando hasta una playa de Anguila. Los pescadores observaron que había iguanas verdes en la balsa y varias en la costa. Puesto que antes no se habían hallado iguanas verdes en Anguila, los pescadores avisaron a los biólogos, quienes pudieron documentar que habían llegado al menos 15 individuos; dos años más tarde, confirmaron que al menos algunos de ellos estaban multiplicándose. Durante este evento fundador, es extremadamente improbable que las frecuencias de alelos en la nueva población de iguanas verdes en Anguila coincidieran exactamente con las de la población original, que se cree está en las islas de Guadalupe.

Los eventos fundadores como este han sido la principal fuente de las poblaciones que ocupan las islas de todo el mundo, además de hábitats similares como cuevas, lagunas y praderas montañosas. Cada vez que se produce un evento fundador, es probable que lo acompañe un efecto fundador que cambie las frecuencias de los alelos mediante deriva genética.

¿Cómo causan los cuellos de botella la deriva? Si una gran población sufre una repentina reducción de tamaño, se dice que ha ocurrido un cuello de botella poblacional, un término derivado de la metáfora de cómo algunos individuos pasan por el cuello de una botella, por casualidad. Las epidemias, catástrofes naturales como inundaciones, incendios o tormentas, u otros acontecimientos pueden producir cuellos de botella poblacionales.

Al igual que los efectos fundadores siguen a los eventos fundadores, todo cuello de botella poblacional viene seguido de un **cuello de botella genético,** una repentina reducción del número de alelos en una población. La deriva se produce durante los cuellos de botella genéticos y causa un cambio en las frecuencias de los alelos. Como ejemplo de ello, se puede considerar la población humana del atolón Pingelap en el Pacífico Sur, una isla en la que solo unas 20 personas de una población de varios miles pudieron sobrevivir a los efectos de un tifón y la hambruna que lo siguió, en torno a 1775.

Los supervivientes parecen haber incluido una persona portadora de un alelo de pérdida de función en un gen llamado *CNGB3,* que codifica una proteína implicada en la visión en color. El alelo es recesivo y, cuando es homocigótico, causa un déficit visual grave conocido como acromatopsia. Este trastorno es extremadamente raro en la mayoría de las poblaciones, puesto que el genotipo homocigótico y la enfermedad se dan en aproximadamente el 0,005 por ciento de la población. Si los genotipos de este punto se encuentran en las proporciones de Hardy-Weinberg, entonces $q^2 = 0{,}00005$ y la frecuencia del alelo de pérdida de función en la mayoría de las poblaciones sería aproximadamente $\sqrt{0{,}00005}$ o el 0,7 por ciento. En la población que sobrevivió al desastre en el atolón de Pingelap, sin embargo, la frecuencia del alelo de pérdida de función era de aproximadamente 1/40 o el 2,5 por ciento. Si el alelo se producía en la frecuencia típica del 0,7 por ciento antes del cuello de botella poblacional, entonces se produjo un enorme cambio en la frecuencia durante este fenómeno, debido a la deriva.

En la población actual del atolón Pingelap aproximadamente 1 de cada 20 personas se ve afectada de acromatopsia y la frecuencia del alelo supera el 20 por ciento. Puesto que es extremamente improbable que el alelo de pérdida de función se vea favorecido por selección direccional o por ventaja heterocigótica, los investigadores han planteado la hipótesis de que su frecuencia en esta pequeña población haya continuado aumentando durante los últimos 230 años debido a la deriva.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Se produce deriva genética cada vez que cambia la frecuencia de los alelos debido al azar.
- La deriva quebranta las suposiciones del principio de Hardy-Weinberg y tiene lugar durante muchos tipos diferentes de acontecimientos, que incluyen la fusión aleatoria de los gametos en el momento de la fecundación, los acontecimientos fundadores y los cuellos de botella poblacionales.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué la deriva resulta en una pérdida o fijación aleatoria de los alelos.
2) Explicar por qué la deriva resulta de especial importancia como fuerza evolutiva en las poblaciones pequeñas.

25.4 Flujo génico

El **flujo génico** es el movimiento de alelos de una población a otra y se produce cuando algunos individuos abandonan una población, se unen a otra y se cruzan. Como mecanismo evolutivo, el flujo génico suele tener un resultado: iguala las frecuencias de alelos entre la población original y la receptora. Cuando los alelos pasan de una población a otra, las poblaciones tienden a homogeneizarse. Para capturar este punto, los biólogos dicen que el flujo génico homogeneiza las frecuencias de los alelos entre las poblaciones.

Para ver las consecuencias de este fenómeno en acción, se pueden estudiar los datos de las poblaciones de *Lupinus lepidus* del monte Santa Helena en el Estado de Washington (EE.UU.), una planta perenne, lo cual significa que los individuos crecen del mismo sistema de raíces año tras año. Sin embargo, su vida es bastante breve, puesto que cada individuo no suele vivir más de cinco años. Esta planta se encuentra con más frecuencia a gran altitud en volcanes y hábitats como el que se muestra en la **Figura 25.8a.**

La explosión del monte Santa Helena en 1980 creó miles de hectáreas de barro y depósitos de ceniza, hábitat ideal para este tipo de planta. En 1981, un único individuo fundó una población sobre una extensa llanura de cenizas en el área más afectada por la explosión, a más de 4 km de distancia de la población superviviente más cercana. En la zona de la explosión cerca de esta nueva población aparecieron finalmente docenas de poblaciones más.

Para estudiar su diversidad genética, los biólogos recogieron muestras de tejido de 532 individuos en 32 poblaciones,

(a) Los *Lupinus lepidus* colonizan lugares y forman poblaciones.

(b) El flujo génico reduce las diferencias genéticas entre las poblaciones.

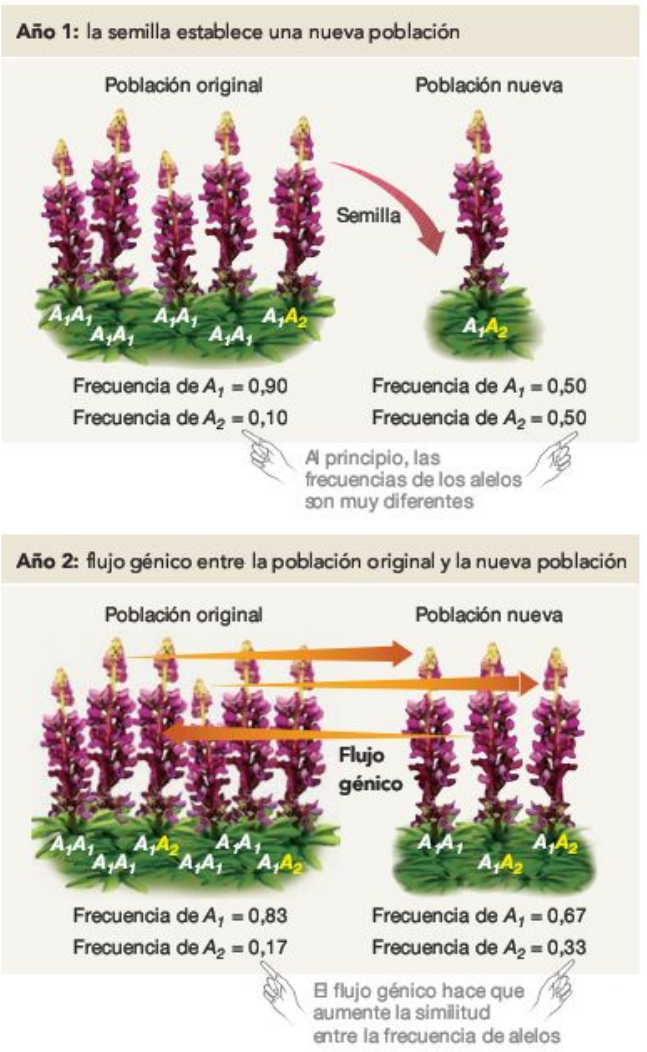


FIGURA 25.8 El flujo génico iguala las frecuencias de alelos entre las poblaciones. **(a)** En las laderas de los volcanes crecen varias especies de Lupinus. **(b)** El movimiento de alelos entre las poblaciones tiende a igualar la frecuencia de los alelos con el tiempo.

cuya edad se conocía. Los investigadores se aseguraron de analizar tejidos de los individuos más antiguos en las poblaciones que se habían establecido apenas entre uno y tres años antes del inicio del estudio, individuos de interés especial, porque sin duda eran los fundadores de las nuevas poblaciones. Una vez recogidos tejidos de 532 individuos, los investigadores utilizaron la reacción en cadena de la polimerasa (véase el Capítulo 19) para amplificar los alelos de dos genes en cada ejemplar, datos que les permitieron estimar el número de alelos presentes en cada población, además de la frecuencia de cada uno de ellos.

¿Cuáles fueron los resultados? Los datos mostraron que los individuos más antiguos en las poblaciones recientemente establecidas presentaban frecuencias de alelos muy diferentes de las frecuencias de alelos en las poblaciones originales. Para interpretar esta observación, los biólogos plantean la hipótesis de que tuvieron lugar fuertes efectos fundadores cada vez que se estableció una nueva población de plantas. Pero sus datos también mostraron que, a medida que envejecían las poblaciones, las frecuencias de alelos se parecían progresivamente más a las poblaciones más antiguas, en concreto, a aquellas que habían sobrevivido a la erupción. Puesto que la selección debida a las diferencias en las condiciones de humedad y de terreno, las enfermedades y los depredadores presentes en cada población tenderían a aumentar las diferencias entre las poblaciones, los investigadores dudaban de que la selección natural desempeñase una función importante en la homogeneización de las frecuencias de los alelos. En su lugar, su propuesta es que hay un flujo continuo de alelos entre las poblaciones, principalmente mediante el polen transportado por las abejas, responsable del aumento de la similitud entre las poblaciones con el tiempo (**Figura 25.8b**).

¿Qué impacto tuvo el flujo génico sobre la aptitud media de los individuos de esas poblaciones? No se conoce la respuesta, pero la teoría sugiere que puede variar. Si una población había perdido alelos debido a la deriva genética, entonces la llegada de alelos nuevos mediante flujo génico habría aumentado la diversidad genética. De esta forma, el flujo génico podría aumentar la aptitud media de los individuos. Pero si la selección natural hubiera resultado en una población muy adaptada a un hábitat específico, entonces el flujo génico de otras poblaciones podría introducir alelos con baja aptitud en ese entorno específico y, en este caso, el flujo génico hubiera tenido un efecto negativo sobre la aptitud media en la población.

En resumen, el flujo génico es aleatorio en relación con la aptitud: la llegada o salida de alelos puede aumentar o reducir la aptitud media, dependiendo de la situación. Pero un movimiento de alelos entre las poblaciones tiende a reducir las diferencias genéticas entre ellas. Esta última generalización es especialmente importante para nuestra propia especie en estos momentos. Están emigrando a los países de la Unión Europea y a EE.UU. un gran número de personas de África, Oriente Próximo y Medio, México, América Central y Asia. Puesto que están produciéndose cruces de individuos de diferentes grupos culturales y étnicos con gran frecuencia y tienen descendencia, las frecuencias de los alelos en las poblaciones humanas están volviéndose cada vez más similares.

25.5 Mutación

Para apreciar la función de la mutación como una fuerza evolutiva, hay que volver a una de las preguntas centrales de los biólogos sobre un mecanismo evolutivo: ¿cómo afecta a la variación genética en una población? El flujo génico puede aumentar la diversidad genética en una población receptora si llegan nuevos alelos con los nuevos individuos inmigrantes. Pero el flujo génico puede, en su lugar, reducir la variación genética en la población original si los alelos la abandonan con los individuos que emigran. El impacto de la deriva genética sobre la variación genética es mucho más claro que el impacto del flujo génico. La deriva genética tiende a reducir la diversidad genética con el tiempo, a medida que los alelos se fijan o pierden al azar. De forma similar, la mayoría de las formas de selección favorece algunos alelos específicos y resulta en una reducción de la variación genética total.

Si la mayoría de los mecanismos evolutivos resulta en la pérdida de diversidad genética con el tiempo, ¿qué la devuelve? En concreto: ¿de dónde vienen los alelos completamente nuevos? La respuesta a ambas preguntas es: la **mutación.**

Según se indicó en el Capítulo 16, las mutaciones se producen cuando la DNA-polimerasa comete un error al copiar la molécula de DNA que resulta en un cambio en la secuencia de desoxirribonucleótidos. Si se produce una mutación en un tramo de DNA que codifica una proteína, el codón cambiado puede resultar en un polipéptido con una secuencia de aminoácidos nueva. Puesto que los errores son inevitables, la mutación introduce constantemente nuevos alelos en las poblaciones en cada generación. La mutación es un mecanismo evolutivo que aumenta la diversidad genética en las poblaciones.

El segundo punto importante que debe reconocerse de las mutaciones es que son aleatorias en relación con la aptitud del alelo afectado. Las mutaciones, sencillamente, suceden. Los cambios en el DNA no se producen de forma que tiendan a aumentar o reducir la aptitud. Puesto que la mayoría de los organismos están bien adaptados a su hábitat habitual, los cambios aleatorios en los genes suelen resultar en productos que no funcionan tan bien como los alelos que ya existen. Dicho de otro modo: la mayoría de las mutaciones en secuencias que codifican una proteína funcional o RNA resulta en alelos **dañinos,** alelos que reducen la aptitud. En raras ocasiones, sin embargo, la mutación en estos tipos de secuencias produce un alelo beneficioso, un alelo que permite a los individuos producir más descendencia. Los alelos beneficiosos aumentarían su frecuencia en la población debido a la selección natural.

Puesto que la mutación produce alelos nuevos, puede, en principio, cambiar la frecuencia de los alelos en el tiempo. Pero, ¿es su frecuencia suficiente como para volverlo un factor importante en el cambio de las frecuencias de los alelos de un gen particular? La respuesta breve es: «no».

La mutación como mecanismo evolutivo

Para comprender por qué la mutación no es un mecanismo significativo del cambio evolutivo por sí misma, debe tenerse en cuenta que las máximas frecuencias de mutación registradas en genes individuales en humanos son del orden de 1 mutación por cada 10.000 gametos producidos por un individuo, lo cual quiere decir que de cada 10.000 alelos producidos, uno sufrirá, de media, una mutación. Cuando dos gametos se combinan para formar una descendencia, como máximo 1 de cada 5.000 descendientes portará una mutación en un gen particular. ¿Afectará a las frecuencias de los alelos la mutación en una especie como la nuestra? Para responder a esta pregunta, supongamos que hay 195.000 humanos en una población, que nacen 5.000 descendientes en un año y que, al final de ese año, la cifra de población es de 200.000. Los humanos son diploides, por lo que una población de este tamaño cuenta con un total de 400.000 copias de cada gen. Solo uno de ellos, sin embargo, es un nuevo alelo creado mediante mutación. Durante un año, el cambio en la frecuencia de los alelos que ha introducido la mutación es de 1/400.000 o 0,0000025 ($2{,}5 \times 10^{-6}$): a esta velocidad, se necesitarían 4.000 años de mutación para producir un cambio del 1 por ciento en la frecuencia de los alelos.

Estos cálculos apoyan la conclusión de que la mutación, por sí misma, influye poco en el cambio de las frecuencias de alelos. Aunque la mutación puede ser una fuerza evolutiva significativa en bacterias y arqueas, que tienen vidas extremadamente breves, la mutación en eucariotas rara vez causa un cambio de las frecuencias genotípicas esperadas según el principio de Hardy-Weinberg. Como mecanismo evolutivo, la mutación es relativamente lenta en comparación con la selección, la deriva genética y el flujo génico.

Sin embargo, continúa desempeñando una función en la evolución. Por ejemplo, puesto que los humanos tienen más de 20.000 genes, cada individuo es portador de 40.000 alelos. Aunque la tasa de mutación por alelo puede ser muy baja, el número total de alelos es elevado y, multiplicando el número estimado de genes en un humano por la tasa media de mutación por gen se obtiene un resultado que indica que una persona media contiene aproximadamente 1,1 alelos nuevos creados mediante mutación. Además, debe recordarse del Capítulo 12 que estos nuevos alelos y los alelos existentes se mezclan constantemente en combinaciones nuevas durante la meiosis y el cruzamiento, por lo cual cada individuo representa también una combinación exclusiva de alelos.

Lo interesante es que la mutación introduce nuevos alelos en cada individuo de cada población en cada generación. En especies con reproducción sexual, la meiosis y la recombinación genética crean variación en términos de las combinaciones de alelos presentes en cada individuo e, incluso si la selección y la deriva eliminan la diversidad genética, la mutación la renueva.

¿Qué función desempeña la mutación en el cambio evolutivo?

Para una mejor apreciación de la forma en que la mutación afecta a la evolución, se puede considerar un experimento realizado por Richard Lenski y sus colaboradores, diseñado para evaluar la función de la mutación en muchos genes durante gran número de generaciones. Los investigadores se centraron en *Escherichia coli*, una bacteria que suele residir en el intestino humano. La **Figura 25.9** muestra cómo el grupo de Lenski estableció una gran serie de poblaciones, cada una de ellas derivada de una célula única. La mitad de ellas contenía un alelo

Experimento

Pregunta: ¿Cómo cambia con el tiempo la aptitud media de una población?

Hipótesis: La aptitud media aumenta con el tiempo.

Hipótesis nula: La aptitud media no aumenta con el tiempo.

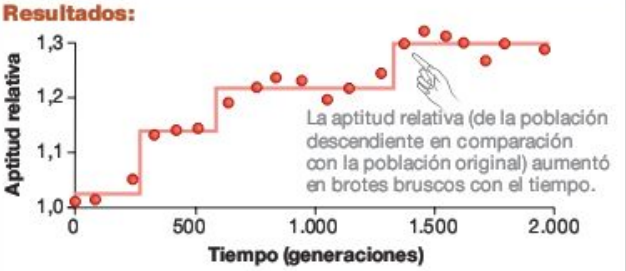
Diseño del experimento:

1. Colocar 10 ml de medio de cultivo idéntico en muchos tubos repetidos con una bacteria en cada uno de ellos, algunas *Ara*$^+$ y algunas *Ara*$^-$, de forma que puedan distinguirse mediante el color al crecer en placas especiales.
2. Dejar incubar durante una noche. La población media en cada tubo es ahora de 5 x10^8 células. (Las células son de color rojo o blanco cuando se cultivan sobre placas especiales).
3. Retirar 0,1 ml de cada tubo y rellenar hasta 10 ml de medio de cultivo fresco. Congelar las células restantes para su análisis posterior.
4. Colocar un número igual de células de la generación 1 y de una generación posterior en medio de cultivo fresco (experimento de competición).
5. Dejar incubar durante la noche y realizar un recuento de células. ¿Cuáles son más numerosas?

Predicción: Las poblaciones descendientes tienen una aptitud media superior. (Habrá más individuos de la descendencia que de las poblaciones originales en las placas).

Predicción de la hipótesis nula: No habrá diferencia alguna en la aptitud entre las poblaciones original y descendiente.

Resultados:



Conclusión: Las poblaciones descendientes tienen una aptitud superior a las poblaciones originales.

FIGURA 25.9 Experimento para poner a prueba los cambios en aptitud con el tiempo.

que permitía metabolizar el azúcar arabinosa y se llamaron *Ara*$^+$, las cuales, cuando se cultivan en placas especiales, producen colonias de color rojo. Cuando se cultivan colonias *Ara*$^-$ en las mismas placas, producen colonias de color blanco. Sin embargo, en las condiciones de temperatura y nutrientes utilizados en el experimento, ninguna de las células, *Ara*$^-$ ni *Ara*$^+$, contaba con una ventaja selectiva. La presencia del alelo *Ara* sencillamente dio a los investigadores un modo de identificar poblaciones específicas mediante el color. ¿Qué ocurrió con los descendientes de estas células fundadoras con el tiempo?

Para responder a esta pregunta, los investigadores transfirieron un pequeño número de células de cada población a un nuevo lote del mismo medio de cultivo, en las mismas condiciones de iluminación y temperatura, cada día durante más de cuatro años. De esta forma, cada población creció de forma continua. Durante el curso del experimento, los investigadores estimaron que cada población tuvo un total de 10.000 generaciones, el equivalente a más de 200.000 años de evolución humana. Además, los biólogos conservaron a intervalos regulares una muestra de células de cada población y las guardaron en un congelador para utilizarlas como registro fósil de las células existentes durante el intervalo temporal de las 10.000 generaciones. Pero, puesto que las células congeladas de *E. coli* continúan su crecimiento una vez descongeladas, los individuos «fósiles» podrían devolverse a la vida.

La cepa de *E. coli* utilizada en el experimento es completamente asexuada y se reproduce mediante división celular, gracias a lo cual la mutación era la única fuente de variación genética en estas poblaciones. Aunque no se produjo ningún flujo génico, en cada población se produjeron selección y deriva genética.

¿Eran diferentes las células de las generaciones más antiguas y más recientes de cada población? Esta pregunta se respondió por medio de experimentos de competición. Se colocaron en el mismo matraz células *Ara*$^+$ de una generación y las células *Ara*$^-$ de una generación diferente. Después de dejar que las células crecieran y compitieran, los investigadores las cultivaron en placas especiales y compararon el número de colonias rojas y blancas. Al final de estos experimentos de competición, se vio que la población de células *Ara*$^+$ o *Ara*$^-$ cuyo número fuera mayor había crecido más, lo cual indicaba que estaba mejor adaptada al entorno experimental. De esta forma, los investigadores pudieron medir la aptitud de las poblaciones descendientes en relación con las anteriores. Si la aptitud relativa era superior a 1, implicaba que las células de la generación más reciente superaban en número a las de la generación más antigua al final de la competición.

La parte inferior de la Figura 25.9 muestra la gráfica con los datos de una serie de experimentos de competición. Debe observarse que la aptitud relativa aumentó de forma importante, casi el 30 por ciento, con el tiempo, pero también que aumentó a saltos, una pauta remarcada por la línea continua de la gráfica, que representa una función matemática adecuada a los puntos de los datos.

¿Qué provocó esta pauta en escalones? El grupo de Lenski planteó la hipótesis de que la importancia de la deriva genética resultó relativamente escasa debido a los grandes tamaños de la población. En su lugar, proponen que cada salto fue el resultado de una mutación nueva que produjo un beneficio de aptitud. Su

TABLA RESUMEN **25.4 Mecanismos evolutivos**

Proceso	Definición y notas	Efecto sobre la variación genética	Efecto sobre la aptitud media
Selección	Se favorecen algunos alelos específicos	Puede derivar en mantenimiento, aumento o reducción de la variación genética	Puede producir adaptación
Deriva genética	Cambios aleatorios en las frecuencias de alelos: de mayor importancia en las poblaciones pequeñas	Tiende a reducir la variación genética por medio de la pérdida o la fijación de alelos	Suele reducir la aptitud media
Flujo génico	Movimiento de alelos entre las poblaciones, reduce las diferencias entre las poblaciones	Puede aumentar la variación genética introduciendo alelos nuevos; puede reducirla eliminando los alelos	Puede aumentar la aptitud media introduciendo alelos de gran aptitud o reducirla introduciendo alelos de baja aptitud
Mutación	Producción de alelos nuevos	Aumenta la variación genética introduciendo nuevos alelos	Aleatoria con respecto a la aptitud; la mayoría de las mutaciones en las secuencias de codificación reduce la aptitud

interpretación es que las células que sufrieron la mutación beneficiosa crecieron con rapidez y llegaron a dominar la población. Después de que se produjera una mutación beneficiosa, la aptitud de la población se estabilizaba, en ocasiones durante varios cientos de generaciones, hasta que se producía otra mutación aleatoria pero beneficiosa que producía otro salto en la aptitud.

El experimento prueba un punto importante: la mutación es la fuente de variación genética fundamental. Si no se produjera, la evolución acabaría por detenerse. Sin mutación, no habría variación para la actuación de la selección natural.

En resumen: la mutación por sí sola no suele tener consecuencias en los cambios de las frecuencias de los alelos de un gen específico. Sin embargo, cuando se considera en todo el genoma y en combinación con la selección natural, se convierte en un importante mecanismo evolutivo. La mutación es la fuente de variación hereditaria que vuelve posible la evolución.

La **Tabla Resumen 25.4** resume las cuatro fuerzas evolutivas y sus consecuencias. Si uno o más de estos procesos afectan a un gen, entonces los genotipos no estarán en la proporción de Hardy-Weinberg. Pero todavía deben considerarse los efectos de otra suposición en el modelo de Hardy-Weinberg: que el apareamiento se realiza de forma aleatoria en relación con el gen del que se trate. ¿Qué ocurre cuando se quebranta esta suposición?

25.6 Apareamiento no aleatorio

En el modelo de Hardy-Weinberg, los gametos se tomaron del acervo génico y se emparejaron de forma aleatoria para crear genotipos de la descendencia. En la naturaleza, sin embargo, los apareamientos entre individuos pueden no ser aleatorios en relación con el gen del que se trate. Incluso en las especies como las almejas, que no hacen más que expulsar sus gametos en las aguas circundantes, los gametos de los individuos que viven cerca unos de otros tienen más probabilidad de combinarse que los gametos de los que viven más alejados. En insectos, vertebrados y otros animales, las hembras no se aparean de forma aleatoria, sino que escogen activamente algunos machos específicos.

Se han estudiado de forma intensiva dos mecanismos que quebrantan la suposición de Hardy-Weinberg del apareamiento aleatorio. Uno es el fenómeno conocido como «endogamia»; el otro es el llamado «selección sexual».

Endogamia

El apareamiento entre familiares se denomina **endogamia.** Por definición, los familiares comparten un antepasado común reciente y los individuos que se mezclan de esa forma probablemente comparten alelos heredados de su antepasado común.

Para comprender cómo afecta este fenómeno a las poblaciones, hay que seguir la suerte de los alelos y los genotipos cuando se produce. Nos centraremos de nuevo en un punto único con dos alelos, A_1 y A_2, y partiremos de la hipótesis de que las frecuencias de estos alelos son iguales, de 0,5. Pero ahora nos imaginaremos que los individuos en la población no producen gametos que van a un acervo génico, sino que, en su lugar, se autofecundan. Muchas plantas con flores, por ejemplo, contienen tanto órganos masculinos como femeninos y suelen autopolinizarse. Los padres homocigóticos que se autofecundan producen todos descendencia homocigótica; los heterocigóticos, por el contrario, producen descendencia homocigótica y heterocigótica en una proporción 1:2:1 (**Figura 25.10a**). La **Figura 25.10b** muestra el resultado para la población en total. En esta figura, la anchura de los polígonos representa la frecuencia de los tres genotipos, que comienzan en la razón de Hardy-Weinberg de $p^2 : 2pq : q^2$. Debe observarse que la proporción homocigótica de la población aumenta en cada generación, mientras que la heterocigótica se reduce a la mitad y, al final de las cuatro generaciones ilustradas, los heterocigotos son escasos.

Este sencillo ejercicio demuestra dos puntos fundamentales sobre la endogamia. En primer lugar, aumenta la homocigotisidad. Cuando aumenta la endogamia, la frecuencia de los homocigóticos se incrementa y la frecuencia de los heterocigotos se reduce. En esencia, toma alelos de los heterocigotos y los pone en los homocigotos. En segundo lugar, la endogamia no causa evolución, porque las frecuencias de los alelos no cambian en la población total: cambian las frecuencias de los genotipos, no de los alelos. La autofecundación es la forma más extrema de este fenómeno, pero se producen los mismos resultados, con más lentitud, con formas menos extremas.

Si comprendes este concepto, deberías poder predecir cómo las frecuencias de genotipos observadas deberían ser diferentes de las esperadas según el principio de Hardy-Weinberg, cuando se produce endogamia.

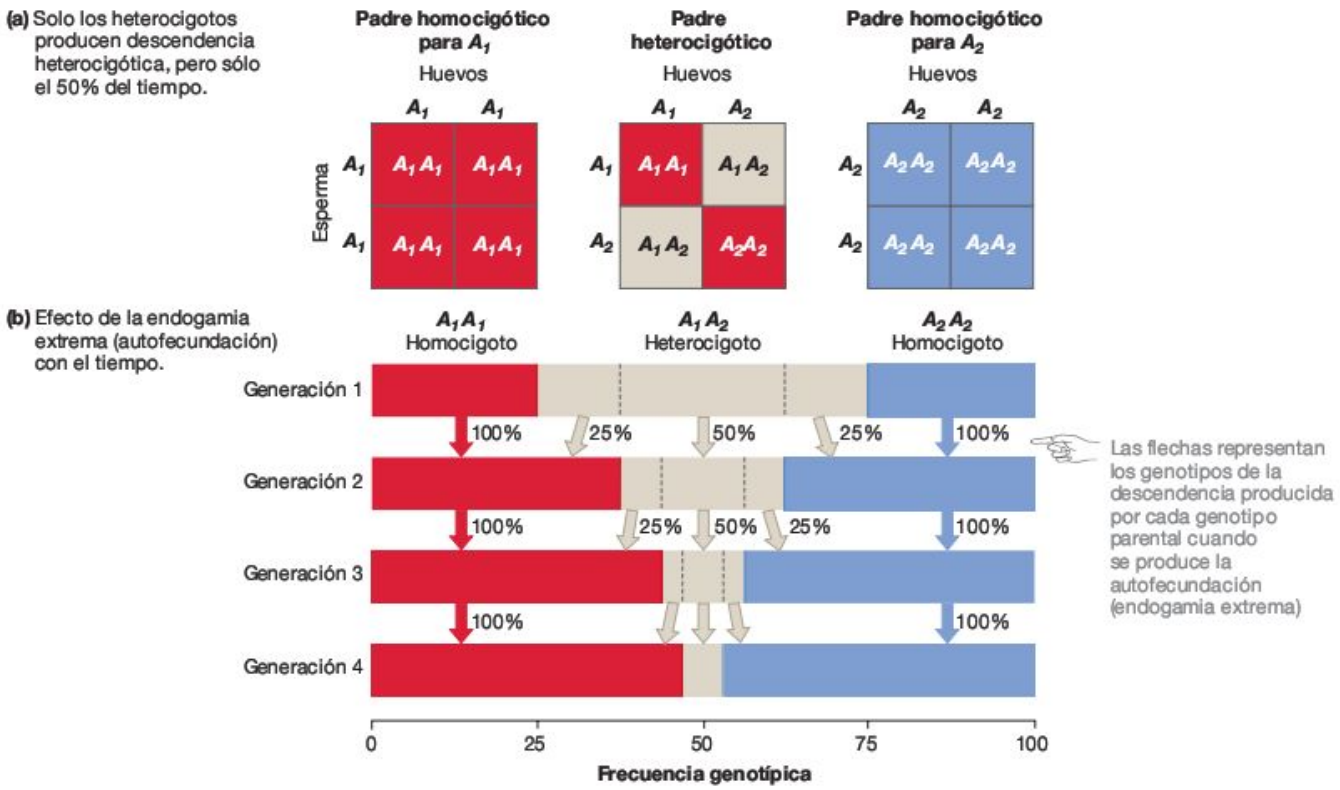


FIGURA 25.10 La endogamia aumenta la naturaleza homocigótica y reduce la heterocigosidad. (a) Los padres heterocigóticos producen descendencia homocigótica y heterocigótica en una proporción 1:2:1. **(b)** La anchura de los cuadros se corresponde con la frecuencia de cada genotipo.

PREGUNTA ¿Qué proporción de esta generación es homocigótica en la generación 1? ¿Y en la generación 4?

Este fenómeno ha atraído gran atención debido a un fenómeno llamado «depresión endogámica», un declive en la aptitud media que tiene lugar cuando aumenta la cantidad de homocigotos y se reduce la cantidad de heterocigotos en una población, resultado de dos procesos:

1. Muchos alelos recesivos representan mutaciones de pérdida de función. Puesto que estos alelos suelen ser escasos, suele haber muy pocos individuos homocigóticos recesivos en una población y, en su lugar, la mayoría de los alelos de pérdida de función existen en individuos heterocigóticos. Los alelos producen escaso o ningún efecto cuando se producen en heterocigóticos, porque un alelo normal suele producir suficiente proteína funcional como para apoyar un fenotipo normal, pero la endogamia aumenta la frecuencia de individuos homocigóticos recesivos. Las mutaciones de pérdida de función suelen ser dañinas e incluso letales cuando son homocigóticas.
2. Muchos genes, especialmente los implicados en la lucha contra las enfermedades, se encuentran bajo selección intensa para una ventaja heterocigótica. Si un individuo es homocigótico en estos genes, la aptitud se reduce.

La parte positiva es que se espera que la descendencia de apareamientos endogámicos tenga una menor aptitud que la progenie de apareamientos externos, una predicción que se ha comprobado en una amplia variedad de especies, a menudo mediante estudios de laboratorio o invernaderos que comparan la aptitud de la descendencia de apareamientos controlados (**Figura 25.11**). Según muestra la **Tabla 25.5,** la depresión

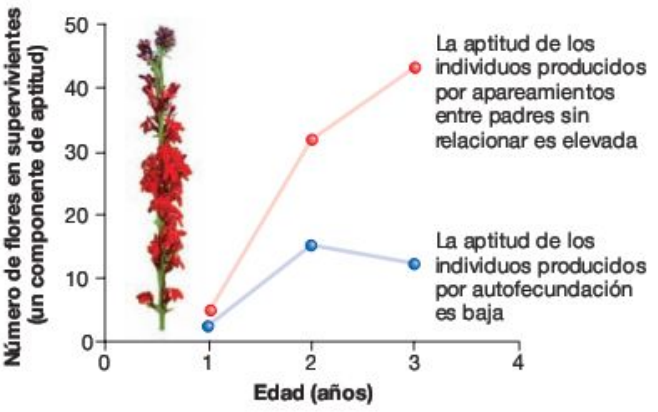


FIGURA 25.11 En *Lobelia cardinalis* se produce depresión endogámica. La depresión endogámica es la diferencia de aptitud entre los individuos no endogámicos y los endogámicos.

EJERCICIO Etiqueta las partes de esta gráfica que indican depresión endogámica. ¿Aumenta la depresión endogámica con la edad en esta especie o permanece constante durante la vida?

TABLA 25.5 **La endogamia reduce la aptitud en humanos**

Los porcentajes comunicados aquí muestran la tasa de mortalidad de los niños producto de matrimonios entre primos hermanos en comparación con los matrimonios entre personas no relacionadas. En cada estudio, los hijos de matrimonios entre primos hermanos presentan una tasa de mortalidad más elevada.

		Muertes	
Edad	Periodo	Hijos de primos hermanos (%)	Hijos de no familiares (%)
Niños menores de 20 años (EE.UU.)	Siglos XVIII-XIX	17,0	12,0
Niños menores de 10 años (EE.UU.)	1920-1956	8,1	2,4
Antes de nacer o en el momento de nacer (Francia)	1919-1950	9,3	3,9
Niños (Francia)	1919-1950	14,0	10,0
Niños menores de 1 año (Japón)	1948-1954	5,8	3,5
Niños entre 1 y 8 años (Japón)	1948-1954	4,6	1,5

FUENTE: C. Stern, *Principles of Human Genetics* (San Francisco: Freeman, 1973)

endogámica también es pronunciada en humanos. Puesto que la endogamia tiene unas consecuencias tan dañinas en humanos, no resulta sorprendente que gran número de sociedades humanas contemporáneas tenga leyes que prohíben los matrimonios entre individuos emparentados entre sí, como primos hermanos o más cercanos. Si comprendes la depresión endogámica, deberías poder explicar por qué no se produce en especies como los guisantes, donde se ha producido autofecundación durante muchas generaciones.

El punto más difícil de comprender sobre la endogamia es que, a pesar de que no produce evolución de forma directa porque no cambia las frecuencias de los alelos, puede aumentar la velocidad del cambio evolutivo. De forma más específica, aumenta la velocidad con la que la selección purificante elimina los alelos recesivos dañinos de una población. Al pensarlo un momento, deberías convencerte de por qué: los recesivos dañinos suelen ser muy raros en las poblaciones, porque reducen la aptitud. Los alelos raros suelen hallarse en heterocigotos porque es más probable que los individuos tengan una copia de un alelo raro que dos. Cuando no se produce endogamia, los recesivos dañinos de los heterocigotos no pueden eliminarse por selección natural, pero cuando se produce endogamia, los recesivos dañinos se encuentran en los homocigotos y se eliminan rápidamente por selección. Si comprendes este concepto, deberías poder explicar por qué la endogamia contribuye a purgar los alelos recesivos dañinos.

Selección sexual

Si los pavos hembra escogen machos con las colas más largas e iridiscentes como compañeros, entonces está produciéndose apareamiento no aleatorio y debido a este tipo de apareamiento no aleatorio, la frecuencia de los alelos que contribuyen a unas colas largas e iridiscentes aumentará en la población.

Charles Darwin fue el primer biólogo en reconocer que la selección basada en el éxito en el cortejo es un mecanismo del cambio evolutivo. El proceso se denomina **selección sexual** y puede considerarse un caso especial de selección natural. La selección sexual se produce cuando los individuos en una población difieren en su capacidad para atraer parejas. Favorece a los individuos con rasgos heredables que mejoran su habilidad de obtener parejas.

En 1948, A. J. Bateman contribuyó con una idea fundamental sobre cómo funciona la selección sexual. Su idea fue elaborada por Robert Trivers en 1972 y la teoría de Bateman-Trivers se compone de dos elementos: una afirmación sobre una pauta en el mundo natural y un mecanismo que causa la pauta.

El componente de pauta de su teoría es que la selección sexual suele actuar sobre los machos con mucha más fortaleza que sobre las hembras y, como resultado, los rasgos que atraen a los miembros del sexo opuesto están mucho más elaborados en los machos. El mecanismo que Bateman y Trivers propusieron para explicar esta pauta puede resumirse con un dicho: «Los huevos son caros, pero el esperma es barato», es decir, el coste energético de la creación de un gran huevo es enorme, mientras que el esperma contiene pocos recursos energéticos. Por eso, en la mayoría de las especies, las hembras invierten mucho más en su descendencia que los machos, un fenómeno que se denomina «simetría fundamental según el sexo», característico de casi todas las especies sexuales y con dos consecuencias importantes:

1. Puesto que los huevos son grandes y costosos en energía, las hembras producen relativamente pocos jóvenes en su vida. La aptitud de una hembra viene principalmente limitada por su habilidad para hacerse con los recursos necesarios para producir más huevos y jóvenes más sanos, no por su habilidad por encontrar un compañero.
2. El esperma es tan sencillo de producir que un macho puede engendrar un número casi ilimitado de descendencia. Para los machos, la aptitud se limita no solo por la habilidad de adquirir los recursos necesarios para producir esperma, sino por el número de hembras con las que pueden aparearse.

La teoría de la selección sexual postula importantes predicciones. Si las hembras invierten mucho en cada descendiente, deberían proteger esa inversión escogiendo con cuidado a sus compañeros. De forma inversa, si los machos invierten poco en cada descendiente, entonces deberían estar dispuestos a aparearse con casi cualquier hembra. Si el número de hembras y machos de una población es igual y si los machos intentan aparearse con todas las hembras posibles, entonces los machos tendrán que competir entre sí por sus parejas. Como resultado, la selección sexual debería actuar con más fuerza en los machos que en las hembras. Los rasgos de evolución debidos a la selección sexual, es decir, los rasgos que solo son útiles para el cortejo en la competición por parejas, deberían encontrarse principalmente en los machos.

¿Coinciden los datos de los estudios experimentales u observacionales con estas predicciones? A continuación se considerarán por orden.

Selección sexual por medio de la elección de las hembras Si las hembras escogen con cuidado con qué machos se aparean, ¿qué criterios emplean para tomar su decisión? Algunos experimentos recientes han mostrado que en varias especies de aves las hembras prefieren aparearse con machos bien alimentados y en buena salud. Estos experimentos se vieron motivados por tres observaciones clave: (1) en muchas especies de aves, la existencia de plumas o picos coloridos se debe a la presencia de pigmentos rojos y amarillos llamados carotenoides; (2) los carotenoides protegen los tejidos y estimulan el sistema inmunitario para combatir las enfermedades de forma más efectiva; (3) los animales no pueden sintetizar sus propios carotenoides, pero las plantas sí. Los animales deben obtener los carotenoides comiendo tejidos de plantas ricos en carotenoides.

Estas observaciones sugieren que las aves más sanas y mejor alimentadas en una población tienen los picos y las plumas más coloridas, mientras que las aves enfermas presentan una coloración mate porque utilizan todos sus carotenoides para estimular su sistema inmunitario y, por ello, tienen pocos carotenoides disponibles. Al escoger un macho colorido como padre de su descendencia, una hembra tiene más probabilidad de tener descendencia con alelos que le ayudarán a combatir la enfermedad con efectividad y a alimentarse con eficiencia.

Para probar la hipótesis de que las hembras prefieren aparearse con machos coloridos, un equipo de investigadores estudió los pájaros diamante mandarín (**Figura 25.12a**). Alimentaron a un grupo de pájaros diamante mandarín machos con una alimentación muy complementada con carotenoides y un segundo grupo de pájaros diamante mandarín machos (el grupo de control) con una alimentación similar en todo excepto por los carotenoides adicionales. Para controlar otras diferencias entre los grupos, los investigadores utilizaron individuos que se habían criado y mantenido en entornos lo más similares posibles, identificaron pares de hermanos y asignaron de forma aleatoria un hermano al grupo de control y otro al grupo de tratamiento.

Según se había predicho, los machos que comían la dieta complementada con carotenoides desarrollaron unos picos más coloridos que aquellos con la dieta pobre en carotenoides (**Figura 25.12b**). Al tener la opción de aparearse con alguno de los dos hermanos, 9 de 10 hembras prefirieron el macho con más colorido, unos resultados que constituyen una prueba fehaciente de que las hembras de esta especie son selectivas en cuanto a sus parejas y que prefieren aparearse con machos sanos bien alimentados.

Se han realizado suficientes experimentos en otras especies de aves para apoyar una conclusión general: los picos y las plumas coloridos, junto con los cantos y los bailes y otro tipo de muestras de cortejo transmiten el mensaje: «Estoy sano y bien alimentado porque tengo buenos alelos. Aparéate conmigo».

La elección de buenos alelos no explica todos los procesos implicados en la selección sexual por medio de la elección de las hembras. En muchas especies, las hembras prefieren aparearse con machos que cuiden de los jóvenes o que ofrezcan los recursos necesarios para producir huevos. Las hembras de kiwi común realizan una gran inversión inicial en su descendencia: sus huevos suelen representar más del 15 por ciento del peso corporal total de la madre (**Figura 25.13**), pero escogen aparearse con machos que se ocupan de toda la incubación y cuidan de la descendencia. Es habitual hallar que los peces

(a) Los pájaros diamante mandarín machos tienen el pico naranja.

(b) Los machos alimentados con carotenoides tienen unos picos de color más intenso.

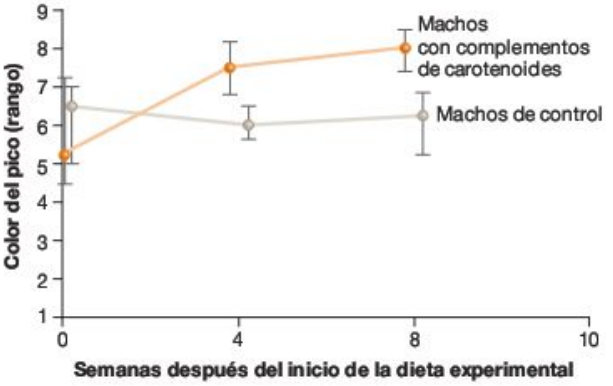


FIGURA 25.12 Si se alimenta a los diamante mandarín machos con carotenoides, el colorido de sus picos aumenta.

FIGURA 25.13 En muchas especies, las hembras realizan una gran inversión en cada descendencia. Radiografía de un kiwi hembra lista para poner un huevo.

PREGUNTA Supongamos que estás examinando los gametos de una especie recién descubierta. ¿Cómo sabes cuáles son esperma y cuáles son huevos?

hembra se aparean con machos que protegen el lugar del nido y cuidan de los huevos hasta que se abren. En humanos y muchas especies de aves, los machos proporcionan alimento, protección y otros recursos necesarios para la cría de los jóvenes.

Para resumir, las hembras pueden escoger compañeros basándose en (1) las características físicas que señalan la calidad genética del macho, (2) los recursos o el cuidado parental que ofrecen los machos o (3) ambos. En algunas especies, sin embargo, las hembras no tienen el lujo de escoger un macho. En su lugar, la competencia entre los machos es la causa principal de la selección sexual.

Selección sexual por medio de la competencia entre machos Como ejemplo de una investigación sobre cómo compiten los machos por sus parejas, se puede analizar un estudio a largo plazo de una población de elefantes marinos árticos que se reproduce en la isla Año Nuevo, de la costa de California. Los elefantes marinos se alimentan de peces y pasan la mayor parte del año en el agua, pero cuando las hembras están listas para aparearse y dar a luz, se izan del agua a la tierra. Las hembras prefieren dar a luz en las islas, donde los recién nacidos están protegidos de los depredadores terrestres y marinos. Puesto que los elefantes marinos tienen aletas poco adecuadas para caminar, las hembras solo pueden izarse del agua en las escasas playas que presentan pendientes suaves y, como resultado, hay un gran número de hembras congregadas en pequeñas zonas para su reproducción.

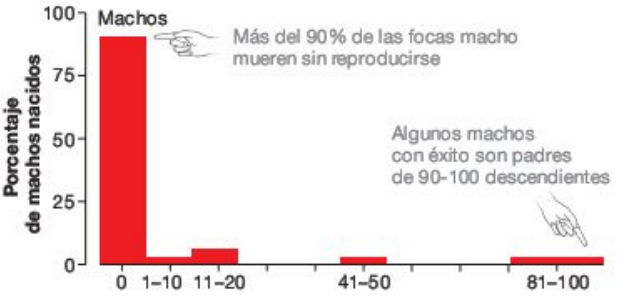
Los elefantes marinos macho establecen territorios en las playas para cría mediante la lucha (**Figura 25.14a**). Un **territorio** es una zona defendida activamente que ofrece uso exclusivo al propietario y los machos que ganan las batallas a otros machos monopolizan los apareamientos con las hembras que residen en sus territorios. Las hembras no pueden escoger entre los machos, se aparean con el macho ganador. Los machos que pierden las batallas quedan relegados a los territorios con pocas hembras o quedan excluidos de la playa. Las luchas suelen ser competiciones de golpes en las que los machos se yerguen frente a frente, se muerden y dan golpes con la cabeza, y suele ganarlas el macho más grande.

Basándose en estas observaciones, no resulta sorprendente que los elefantes marinos pesen a menudo tres toneladas (2.700 kg) y sean cuatro veces mayores, de media, que las hembras. La lógica es la siguiente: los machos propietarios de las playas con grandes congregaciones de hembras serán padres de numerosos de descendientes, mientras que los machos que pierden las luchas no producirán descendencia o producirán muy poca. Como resultado, la frecuencia de los alelos de los machos propietarios de territorio aumenta en la población. Si la capacidad de ganar peleas y producir descendencia viene principalmente determinada por el tamaño corporal, entonces los alelos de un tamaño corporal grande tendrán una ventaja de aptitud significativa que resulta en la evolución de un tamaño grande de los machos. La ventaja de aptitud se debe a la selección sexual.

La **Figura 25.14b** ofrece pruebas de una intensa selección sexual en machos. Los biólogos han marcado muchos individuos en la población de focas de la isla Año Nuevo para realizar el seguimiento del éxito reproductivo durante la vida de gran número de individuos. Como muestran los datos, en esta población un número reducido de machos procrea un número grande de descendencia, mientras que la mayoría de los machos son padres de pocos o ninguno. Entre las hembras, la variación en el éxito reproductivo es también elevada, pero muy inferior a la de los machos (**Figura 25.14c**). En esta especie, la mayor parte de la selección natural viene impulsada por la competencia entre los machos en lugar de por elección de las hembras.

(a) Los machos compiten por la oportunidad de aparearse con las hembras.

(b) La variación en el éxito reproductivo es elevada en los machos.



(c) La variación en el éxito reproductor es relativamente baja en las hembras.

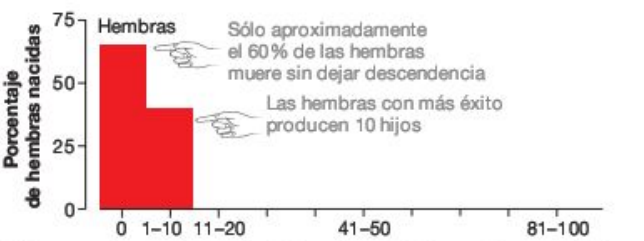


FIGURA 25.14 Selección sexual intensa en los elefantes marinos machos. (a) Dos elefantes marinos árticos compiten por la oportunidad de aparearse con las hembras que criarán en esta playa. Los histogramas muestran que la variación en el éxito reproductor durante toda la vida es incluso mayor en los elefantes marinos árticos machos **(b)** que en las hembras **(c)**.

PREGUNTA Considera un alelo que aumenta el éxito reproductor en los machos en comparación con un alelo que aumenta el éxito reproductor en las hembras. ¿Qué alelo aumentará su frecuencia con más rapidez y por qué?

FIGURA 25.15 Los rasgos de selección sexual se utilizan para competir por las parejas. Los machos con frecuencia presentan rasgos exagerados que utilizan en el cortejo o en la lucha. En muchas especies las hembras carecen de estos rasgos.

[(b) arriba ©B.Schorre/VIREO;(b) abajo ©R.& A. Simpson/VIREO]

PREGUNTA ¿Cómo diseñarías un experimento para poner a prueba la hipótesis de que los rasgos exagerados que se muestran aquí ayudan a los machos de estas especies a atraer sus parejas?

¿Cuáles son las consecuencias de la selección sexual?

En los elefantes marinos y en la mayoría de los animales estudiados, la mayor parte de las hembras que sobreviven hasta la edad adulta obtiene una pareja. Por el contrario, muchos machos no lo hacen. Puesto que la selección sexual tiende a ser mucho más intensa en machos que en hembras, los machos suelen tener muchos más rasgos que funcionan solo en el cortejo o en la competencia entre los machos. Dicho de otro modo: los rasgos de selección sexual suelen diferir en gran medida entre los sexos.

El **dimorfismo sexual** (literalmente, «dos formas») hace referencia a cualquier rasgo que difiera entre machos y hembras. La **Figura 25.15** ilustra los rasgos de dimorfismo sexual, que van desde las armas que utilizan los machos para pelear por las hembras, como cuernos y hastas, hasta la ornamentación y el comportamiento elaborados que se utilizan para el cortejo. Los humanos son dimórficos sexualmente en tamaño, distribución del vello corporal y muchos otros rasgos.

Al igual que la endogamia y otras formas de apareamiento no aleatorio, la selección sexual quebranta las suposiciones del principio de Hardy-Weinberg. Sin embargo, a diferencia de la endogamia, hace que la frecuencia de algunos alelos específicos aumente o se reduzca y resulta en la evolución.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La endogamia y la selección sexual son formas de apareamiento no aleatorio.
- La endogamia es el apareamiento entre familiares. No es un proceso evolutivo, porque cambia las frecuencias de los genotipos, no las de los alelos. La endogamia aumenta la capacidad homocigótica y puede resultar en depresión endogámica.
- La selección sexual se basa en la diferencia en el éxito en la obtención de parejas. Causa evolución mediante el aumento de la frecuencia de los alelos asociados con el éxito del cortejo.

Deberías ser capaz de...

1) Definir la asimetría sexual fundamental.
2) Explicar por qué los machos suelen ser el sexo con rasgos exagerados utilizados en el cortejo.
3) Explicar cómo la competencia entre los machos por sus parejas difiere de la elección de parejas por las hembras.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

El principio de Hardy-Weinberg actúa como una hipótesis nula cuando el investigador desea probar si están produciéndose evolución o apareamiento no aleatorio en un gen particular.

Los biólogos estudian las consecuencias de los diferentes mecanismos evolutivos por medio de una combinación de modelado matemático e investigación experimental u observacional. El principio de Hardy-Weinberg puede servir como hipótesis nula en los estudios evolutivos porque predice qué frecuencias genotípicas y de alelos se prevén si el apareamiento es aleatorio en relación con el gen en cuestión y no opera sobre este gen ninguno de los cuatro procesos evolutivos.

Deberías ser capaz de predecir cómo las frecuencias de genotipos difieren de las proporciones de Hardy-Weinberg en casos de selección para ventaja heterocigótica y de selección direccional.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Hardy-Weinberg Principle

Cada uno de los cuatro mecanismos evolutivos produce consecuencias diferentes y solo la selección natural produce adaptación; la deriva genética produce fluctuaciones aleatorias en las frecuencias de los alelos, el flujo génico iguala las frecuencias de los alelos entre las poblaciones y la mutación introduce alelos nuevos.

La selección natural tiene lugar en una amplia variedad de pautas y con gran variedad de intensidades. La selección direccional puede resultar en la fijación de algunos alelos específicos y, de esa forma, reduce su diversidad en las poblaciones. La selección estabilizadora elimina fenotipos con características extremas y reduce la diversidad alélica en las poblaciones. La tasa de evolución bajo selección natural depende tanto de la intensidad de la selección como de la cantidad de variación genética disponible.

La deriva genética resulta de los errores de muestreo y es una fuerza evolutiva importante en las poblaciones de pequeño tamaño; resulta en la fijación aleatoria de alelos y tiende a reducir su diversidad total.

El flujo génico es el movimiento de alelos entre las poblaciones; tiende a homogeneizar las frecuencias de los alelos y a reducir la diferenciación entre las poblaciones, pero también puede ser una fuente importante de nueva variación en las poblaciones.

La mutación es demasiado poco frecuente como para ser una causa importante de cambio en la frecuencia de los alelos, pero puesto que la mutación introduce de forma continua nuevos alelos en todos los genes, resulta esencial para la evolución. Sin mutación, la selección natural y la deriva genética terminarían por eliminar la variación genética y la evolución podría cesar.

Deberías ser capaz de explicar cómo afectan las fuerzas evolutivas a la gestión de las especies en peligro de extinción. ¿Qué efecto tendrá la deriva? ¿Cómo afectará el flujo génico de las poblaciones cautivas a las poblaciones salvajes?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Three Modes of Natural Selection

La endogamia cambia las frecuencias genotípicas, pero no las frecuencias de los alelos.

La endogamia o el apareamiento entre familiares es una forma de apareamiento no aleatorio. La endogamia no cambia las frecuencias de los alelos, por lo que no es un mecanismo evolutivo; sin embargo, sí cambia las frecuencias genotípicas y resulta en un aumento de la homocigosidad y una reducción de la heterocigosidad. Estas pautas pueden acelerar la selección natural y causar depresión endogámica.

Deberías ser capaz de predecir cómo afectó a las familias reales europeas la amplia endogamia durante los siglos XVIII y XIX.

La selección sexual resulta en la evolución de los rasgos que ayudan a los individuos a atraer a sus parejas. Suele ser más fuerte en machos que en hembras.

La selección sexual es una forma de apareamiento no aleatorio que tiene lugar cuando algunos rasgos específicos contribuyen al éxito de los machos en las competiciones por sus parejas o cuando resultan atractivos para las hembras. Es responsable de la evolución de las diferencias fenotípicas entre machos y hembras.

Deberías ser capaz de predecir la pauta de dimorfismo sexual observada en las especies animales en las que los machos realizan una inversión mucho mayor en su descendencia de lo que hacen las hembras.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Por qué no se considera la endogamia como un mecanismo evolutivo?
   a. No cambia las frecuencias fenotípicas.
   b. No cambia las frecuencias de los alelos.
   c. No tiene lugar con la frecuencia suficiente para ser importante en la evolución.
   d. No quebranta las suposiciones del principio de Hardy-Weinberg.
2. ¿Por qué es muy adecuado el nombre de «deriva genética»?
   a. Hace que las frecuencias de los alelos aumenten o se reduzcan de forma aleatoria.
   b. Es la fuente principal de variación genética.
   c. Resulta un mecanismo de especial importancia en pequeñas poblaciones.
   d. Se produce cuando las poblaciones derivan a nuevos hábitats.
3. ¿En qué se diferencia la selección sexual de la endogamia?
   a. A diferencia de la endogamia, la selección sexual cambia las frecuencias de los alelos y afecta solo a los genes implicados en atraer las parejas.
   b. A diferencia de la selección sexual, la endogamia cambia las frecuencias de los alelos e implica todo apareamiento entre familiares, no solo la autofecundación.
   c. A diferencia de la endogamia, la selección sexual resulta de la fusión aleatoria de los gametos durante la fecundación. Es de particular importancia en las poblaciones pequeñas, donde hay pocas parejas disponibles.
   d. La endogamia se produce solo en poblaciones pequeñas, mientras que la selección sexual puede tener lugar en poblaciones de cualquier tamaño.

4. ¿Qué quiere decir que un alelo ha alcanzado su «fijación»?
   a. Se elimina de la población.
   b. Su frecuencia es de 1,0.
   c. Es un alelo dominante sobre los demás.
   d. Es una ventaja adaptativa.
5. ¿En qué sentido es el principio de Hardy-Weinberg una hipótesis nula, similar al tratamiento de control en un experimento?
   a. Define cuáles serían las frecuencias genotípicas si no se produjera apareamiento no aleatorio.
   b. Las frecuencias genotípicas previstas pueden calcularse a partir de las frecuencias de alelos observadas y, a continuación, compararse con las frecuencias genotípicas observadas.
   c. Define cuáles serían las frecuencias genotípicas si tienen lugar selección natural, deriva genética, flujo génico o mutación, *y* si el apareamiento es aleatorio.
   d. Define cuáles serían las frecuencias genotípicas si *no* estuvieran produciéndose los mecanismos evolutivos.
6. La mutación es la principal fuente de variación genética. ¿Por qué es correcta esta afirmación?
   a. La DNA-polimerasa (la enzima que copia el DNA) es notablemente exacta.
   b. «La mutación propone y la selección dispone».
   c. La mutación es la única fuente de alelos nuevos.
   d. La mutación tiene lugar en respuesta a la selección natural. Genera los alelos necesarios para que una población se adapte a un hábitat específico.

Respuestas: 1. b; 2. a; 3. a; 4. b; 5. d; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Crea un mapa conceptual resumiendo los efectos de la selección, la deriva, el flujo génico, la mutación y la endogamia sobre la variación genética y la aptitud. Además de indicar si cada uno de los cinco procesos aumenta o reduce la variación genética y la aptitud media, tu diagrama debería indicar el porqué.
2. La selección direccional puede resultar en la fijación de los alelos favorecidos. Cuando esto ocurre, la variación genética es cero y la evolución se detiene. Explica la razón por la que esto sucede en raras ocasiones.
3. ¿Por qué suele resultar la selección sexual en dimorfismo sexual? ¿Por qué suelen ser los machos el sexo que exhibe las características exageradas?
4. ¿Es posible que un gen en una población *no* tenga las frecuencias genotípicas en la proporción indicada por el principio de Hardy-Weinberg, incluso aunque lo estén todos los demás genes en la población? Explica por qué sí o no.
5. Explica la razón por la que las pequeñas poblaciones se vuelven endogámicas.
6. Explica por qué la deriva genética es mucho más importante en pequeñas poblaciones que en las grandes.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. En los humanos, el albinismo deriva de mutaciones de pérdida de función en los genes implicados en la síntesis de la melanina, el pigmento oscuro de la piel. Solo las personas homocigóticas para un alelo con pérdida de función tienen el fenotipo correspondiente. En estadounidenses de ascendencia noreuropea, los albinos están presentes con una frecuencia aproximada de 1 en 10.000 (o 0,0001). Sabiendo esta frecuencia genotípica se pueden calcular las frecuencias de los alelos de pérdida de función. Si hacemos que p_2 indique esta frecuencia, sabremos que $p_2^2 = 0{,}0001$; por lo tanto, $p_2 = \sqrt{0{,}0001} = 0{,}01$. Al restar, la frecuencia de los alelos normales es de 0,99. Si los genes responsables del albinismo cumplen con las condiciones requeridas por el principio de Hardy-Weinberg, ¿cuál es la frecuencia de portadores o personas que son heterocigóticas para esta condición? Tu respuesta indica el porcentaje de caucásicos en EE.UU. portadores de un alelo para el albinismo.
2. Los directores de los proyectos de conservación utilizan con frecuencia el flujo génico, en forma de individuos portadores o liberación de jóvenes criados en cautividad, para contrarrestar los efectos de la deriva en pequeñas poblaciones en peligro de extinción. Explica cómo el flujo génico puede también mitigar los efectos de la endogamia.
3. Supongamos que estuvieras estudiando varias especies humanas. En una, los machos nunca hicieron nada para ayudar a las hembras a criar a su descendencia. En otra, los machos dedican tanto tiempo a los cuidados de su descendencia como las hembras, excepto durante el embarazo. ¿Cómo se compara la asimetría fundamental entre los sexos en las dos especies? ¿Cómo esperarías que fuera el dimorfismo sexual entre las dos especies?
4. Eres un biólogo encargado de la conservación de las especies con la tarea de crear un plan de recuperación para una especie de tortuga en peligro de extinción. El hábitat de la tortuga ha quedado fragmentado en pequeñas áreas aisladas aunque protegidas, por la construcción de suburbanizaciones y carreteras. Algunas pruebas indican que algunas poblaciones de tortugas se han adaptado a las ciénagas normales, mientras que otras se han adaptado a hábitats más ácidos o más salados. Además, algunas poblaciones de tortugas cuentan con menos de 25 adultos en edad de reproducción, lo cual comienza a la deriva genética y la endogamia en una preocupación importante. Al crear un plan de recuperación, las herramientas a tu disposición son la cría en cautividad, la captura y la transferencia de adultos para crear flujo génico o la creación de corredores entre los hábitats para posibilitar la migración. Escribe una redacción de dos párrafos indicando las principales características de tu propuesta.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

26 Especiación

CONCEPTOS CLAVE

- La especiación tiene lugar cuando las poblaciones de la misma especie quedan genéticamente aisladas por falta de flujo génico y, a continuación, divergen entre sí por medio de la selección, la deriva genética o la mutación.
- Las poblaciones pueden reconocerse como especies definidas si están aisladas unas de otras desde el punto de vista reproductivo, si presentan características morfológicas definitorias o si forman ramas independientes de un árbol filogenético.
- Las poblaciones pueden aislarse genéticamente entre ellas si ocupan diferentes áreas geográficas, si ocupan hábitats diversos o usan recursos distintos en la misma zona o si una población es poliploide y no puede aparearse con la otra.
- Cuando las poblaciones que han divergido vuelven a entrar en contacto, pueden fusionarse, continuar divergiendo, mantenerse diferenciadas o producir descendencia formando especie nueva.

El oriol de Bullock se consideró en un tiempo un miembro de la misma especie que el oriol de Baltimore porque ambas poblaciones se mezclan en algunas regiones. Sin embargo, algunos análisis recientes basados en el concepto filogenético de especie que se presenta en este capítulo han mostrado que los orioles de Bullock constituyen una especie independiente.

Aunque Darwin llamó a su obra maestra *El origen de las especies por la selección natural,* de hecho tenía poco que decir sobre cómo surgen las especies nuevas. En su lugar, sus datos y análisis se centraron en el proceso de selección natural y en los cambios que se producen en las poblaciones con el tiempo, y pasó mucho menos tiempo considerando los cambios que se producen *entre* las poblaciones.

Desde Darwin, sin embargo, los biólogos se han dado cuenta de que las poblaciones de la misma especie pueden divergir entre sí cuando están aisladas en términos de flujo génico. Recuerda del Capítulo 25 que el flujo génico iguala las frecuencias de los alelos entre las poblaciones y, cuando termina, las frecuencias de los alelos en las poblaciones aisladas están libres para divergir, es decir, que las poblaciones comienzan a evolucionar de forma independiente entre sí. Si la mutación, la selección y la deriva genética hacen que las poblaciones aisladas se diferencien lo suficiente, se produce la **especiación,** es decir, la formación de especies definidas diferentes. La especiación es un acontecimiento diferenciador que crea dos o más especies distintas de un único grupo original (**Figura 26.1**); cuando está completa, se ha añadido una nueva rama al árbol de la vida.

En esencia, pues, la especiación es el resultado del aislamiento genético y de la divergencia genética. El aislamiento resulta de la falta de flujo génico y la divergencia se produce porque la selección, la deriva genética y la mutación suceden de forma independiente en las poblaciones aisladas. ¿Cómo tiene lugar el aislamiento genético? ¿Y cómo causan divergencia la selección, la deriva y la mutación?

Este capítulo está dedicado a explorar estas cuestiones. Nuestra primera tarea es examinar cómo se definen e identifican las especies. Las secciones posteriores se centran en cómo se produce la especiación en dos situaciones diferentes: cuando se separan las poblaciones en regiones diferentes y cuando ocupan la misma zona geográfica. El capítulo concluye con una mirada a la pregunta clásica en investigación sobre la especia-

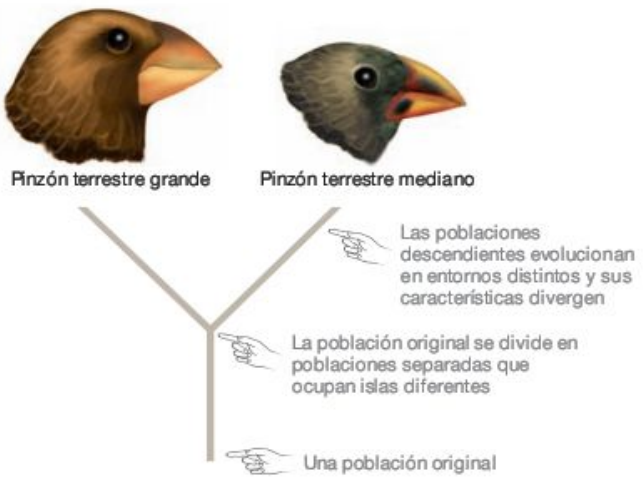


FIGURA 26.1 La especiación crea poblaciones independientes desde el punto de vista evolutivo. Los pinzones terrestres grande y mediano derivan de la misma población original que se dividió en dos poblaciones aisladas por falta de flujo génico. Puesto que las poblaciones comenzaron a evolucionar de forma independiente, adquirieron las características distintivas que se observan hoy en día.

ción: ¿qué ocurre cuando las poblaciones que han estado aisladas entre sí vuelven a entrar en contacto? ¿Se mezclan y se funden de nuevo en la misma especie o continúan siendo independientes y formando especies nuevas?

26.1 ¿Cómo se definen e identifican las especies?

Las especies son tipos distintos de organismos y representan grupos independientes desde el punto de vista evolutivo. Como los pinzones de las Galápagos en la Figura 26.1, las especies son diferentes unas de otras en aspecto, comportamiento, uso del hábitat y otros rasgos, características que difieren entre ellas porque sus características genéticas también son diferentes. Las distinciones genéticas ocurren porque la mutación, la selección y la deriva actúan sobre cada especie de forma independiente en relación con lo que ocurre en otras poblaciones.

¿Qué hace que una especie sea «independiente desde el punto de vista evolutivo» de otras? La respuesta comienza con la *falta* de flujo génico. Según se explicó en el Capítulo 25, el flujo génico elimina las diferencias genéticas entre poblaciones. Las frecuencias de alelos en las poblaciones y, con ello, sus características, se parecen más cuando se produce flujo génico entre ellas. Si el flujo génico entre las poblaciones es extenso y continúa durante algún tiempo, finalmente produce poblaciones incluso más definidas que confluyen en la unidad que se conoce como especie. Por el contrario, si se detiene el flujo génico entre las poblaciones, entonces la mutación, la selección y la deriva genética comienzan a actuar sobre las poblaciones de forma independiente. Si una nueva mutación crea un alelo que cambia el fenotipo de los individuos en una población, ya no hay ningún modo de que ese alelo aparezca en la otra. Como resultado, las frecuencias de alelos y las demás características de la población divergen y, cuando las frecuencias de alelos cambian lo suficiente con el tiempo, las poblaciones se convierten en especies diferenciadas.

Formalmente, entonces, una **especie** se define como una población o grupo de poblaciones independiente. Aunque esta definición suene directa, puede ser extremamente difícil ponerla en práctica. ¿Cómo pueden identificarse las poblaciones evolutivamente independientes en el registro fósil y en el campo? No hay una respuesta universal única. Aunque los biólogos coinciden en la definición de especie, con frecuencia deben utilizar diferentes conjuntos de criterios para identificarlas. Se utilizan con frecuencia tres criterios para identificar especies: (1) el concepto biológico de especie, (2) el concepto morfológico de especie y (3) el concepto filogenético de especie.

El concepto biológico de especie

Según el **concepto biológico de especie,** el criterio indispensable para la identificación de una especie es el aislamiento reproductivo, un hito lógico, porque no se produce ningún flujo génico entre las poblaciones que se encuentran aisladas unas de otras desde este punto de vista. Específicamente, si dos poblaciones diferentes no se mezclan entre sí en la naturaleza o si no producen descendencia viable y fértil cuando tienen lugar los apareamientos, entonces se consideran especies diferenciadas. Pertenecen a la misma especie aquellos grupos que se cruzan o pueden cruzarse en la naturaleza y que están aislados de otros grupos desde el punto de vista reproductivo. Los biólogos confían en que las poblaciones aisladas desde el punto de vista reproductivo son independientes desde el punto de vista evolutivo.

El aislamiento reproductivo puede deberse a una amplia variedad de acontecimientos y procesos. Para organizar los diferentes mecanismos que impiden el flujo génico entre las poblaciones, los biólogos distinguen entre (1) **aislamiento precigótico** (literalmente, «antes del cigoto»), que impide que se apareen individuos de diferentes especies, y (2) **aislamiento poscigótico** (literalmente, «después del cigoto»), en el cual la descendencia de los apareamientos entre miembros de diferentes especies no sobrevive o no se reproduce. En el aislamiento precigótico, el aislamiento reproductivo tiene lugar antes de que pueda producirse el apareamiento. En el aislamiento poscigótico, puede ocurrir apareamiento entre las especies, pero la aptitud de toda descendencia producida es baja. La **Tabla 26.1** resume algunos de los mecanismos más importantes del aislamiento precigótico y poscigótico.

Aunque el concepto de especie biológica o bioespecie cuenta con una base teórica robusta, presenta sus desventajas. El criterio de aislamiento reproductivo no puede evaluarse en los fósiles ni en las especies que se reproducen de forma asexual. Además, resulta difícil de aplicar cuando algunas poblaciones estrechamente relacionadas no se superponen una a otra en cuanto a zona geográfica. En este caso, los biólogos deben adivinar si podrían ocurrir entrecruzamiento y flujo génico si las poblaciones entraran en contacto.

El concepto morfológico de especie

¿Cómo identifican los biólogos a las especies cuando no puede aplicarse el criterio de aislamiento reproductivo? Según el

TABLA **26.1** **Mecanismos de aislamiento reproductivo**

Tipo	Descripción	Ejemplo
Aislamiento precigótico		
Temporal	Las poblaciones están aisladas porque se multiplican en momentos diferentes.	Los pinos obispo y Monterrey liberan su polen en momentos del año diferentes.
Hábitat	Las poblaciones están aisladas porque se multiplican en hábitats diferentes.	Los parásitos que comienzan a aprovechar las especies hospedadoras están aisladas de su población original.
De comportamiento	Las poblaciones no se mezclan porque sus muestras de cortejo difieren.	Para atraer a las luciérnagas macho, las hembras emiten una secuencia de luces específica para la especie.
Barrera gamética	Los apareamientos fallan porque los huevos y el esperma no son compatibles.	En los erizos de mar, una proteína llamada bindina permite que el esperma penetre en los huevos. Las diferencias en la secuencia de aminoácidos de la bindina hacen que los apareamientos no tengan éxito entre poblaciones estrechamente relacionadas.
Mecánico	Los apareamientos fallan porque los genitales femeninos y masculinos no son compatibles.	En muchos insectos, el órgano de cópula macho y el canal reproductor hembra encajan como una llave en una cerradura. Los cambios en cualquiera de los órganos inician el aislamiento reproductor.
Aislamiento poscigótico		
Viabilidad híbrida	La descendencia híbrida no se desarrolla con normalidad y muere en su fase embrionaria.	Cuando las palomas con anillo se aparean con palomas de roca, eclosionan menos del 6% de los huevos.
Esterilidad híbrida	La descendencia híbrida madura, pero es estéril en la edad adulta.	Los turpiales gorjeadores orientales y occidentales son casi idénticos desde el punto de vista morfológico, pero la descendencia híbrida es, en general, estéril.

concepto morfológico de especie, una morfoespecie («forma-especie»), los investigadores identifican linajes independientes desde el punto de vista evolutivo mediante las diferencias en el tamaño, la forma u otras características morfológicas. La lógica del concepto de morfoespecie es que es más probable que las características distintivas surjan si las poblaciones son independientes y están aisladas del flujo génico.

El concepto de morfoespecie es atractivo sencillamente por su amplia aplicación: es un criterio útil cuando los biólogos no tienen datos sobre la extensión del flujo génico y es igualmente aplicable a las especies sexuales, asexuales o fósiles. Su desventaja es que las características utilizadas para distinguir las especies son subjetivas y, en el peor de los casos, los diferentes investigadores que estudian las mismas poblaciones no se ponen de acuerdo sobre las características que distinguen entre las especies. Por ejemplo, algunos investigadores que estudian el registro fósil humano argumentan que los ejemplares que se llaman en la actualidad *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* (**Figura 26.2**) pertenecen, de hecho, a la misma especie. Los desacuerdos como estos suelen terminar en un punto muerto, puesto que no existe criterio independiente alguno para la resolución del conflicto.

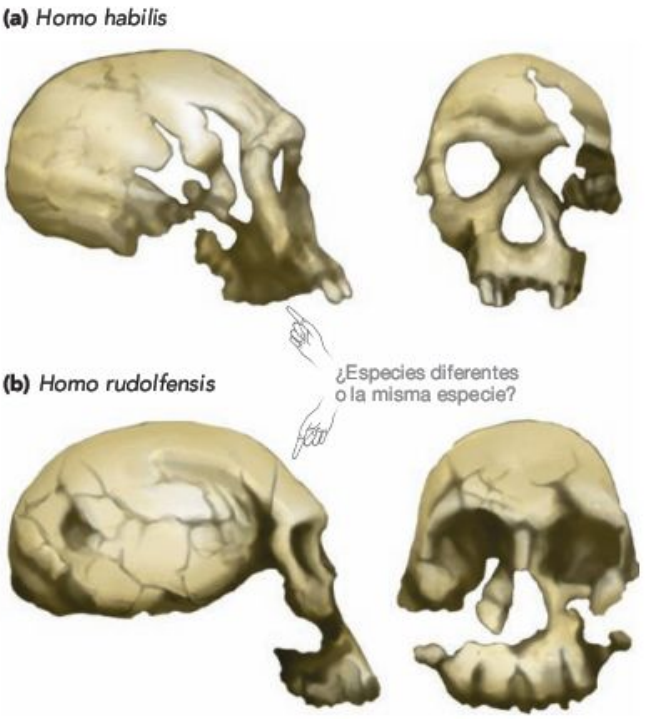


FIGURA 26.2 Las morfoespecies pueden ser difíciles de distinguir entre sí. Se han recuperado de la misma región de África, en rocas de la misma edad, fósiles de **(a)** *Homo habilis* y **(b)** *Homo rudolfensis*. Los biólogos discuten sobre si las dos poblaciones fueron lo suficientemente diferenciadas desde el punto de vista morfológico como para considerarse especies separadas o si deben considerarse como una especie única.

El concepto filogenético de especie

El **concepto filogenético de especie** es una adición reciente a las herramientas disponibles para identificar los linajes independientes desde el punto de vista evolutivo, y se basa en la reconstrucción de la historia evolutiva de las poblaciones. Los defensores de este enfoque arguyen que es de amplia aplicación y resulta exacto.

El razonamiento en el que se basa el concepto filogenético de especie comienza con la afirmación de Darwin de que todas las especies están relacionadas por un antepasado

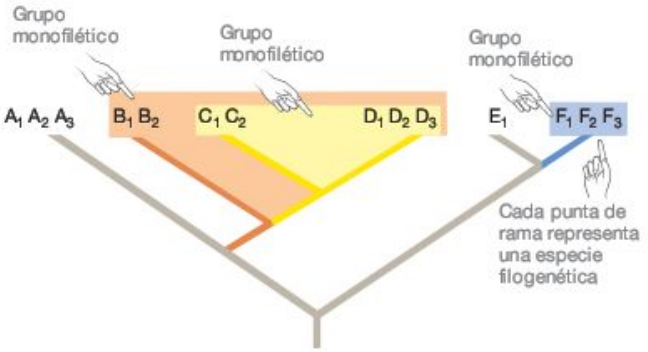


FIGURA 26.3 Grupos monofiléticos. Los linajes con código de color en este árbol filogenético son monofiléticos porque contienen un ancestro común y todos sus descendientes.

EJERCICIO Rodea con un círculos los seis grupos monofiléticos que representan especies filogenéticas.

común. Los Capítulos 1 y 25 presentaron esta afirmación y los árboles filogenéticos que se utilizan para representar las relaciones genealógicas entre las poblaciones. (Para obtener más información sobre la interpretación de los árboles filogenéticos, consulta **BioHabilidades 2**.) La **Figura 26.3** muestra un árbol de este tipo. En este, y en todos los demás árboles filogenéticos, las ramas representan poblaciones que cambian con el tiempo; debe hacerse notar que cada rama termina en una punta. Este árbol tiene seis puntas, cada una de las cuales representa una especie filogenética. Para comprender la razón, resulta esencial comprender el concepto de grupo monofilético («una tribu»). Un **grupo monofilético,** también llamado **clado** o **linaje,** se compone de una población ancestral, todos sus descendientes y *exclusivamente* estos descendientes. Hay tres grupos monofiléticos con código de color en el árbol de la Figura 26.3, incluyendo uno (que incluye las especies B, C y D) que se superpone a otro grupo monofilético (el que se compone sólo de las especies C y D). En cualquier árbol evolutivo dado, hay muchos grupos monofiléticos. Según el concepto filogenético de especie, una especie se define como el grupo monofilético más pequeño en un árbol filogenético que compara poblaciones, en oposición a los grupos más amplios como «pinos» o «mamíferos». En un árbol de poblaciones, cada punta es una especie filogenética.

El árbol de la Figura 26.3, por ejemplo, se basa en datos de una amplia variedad de poblaciones, pero muchas de ellas no son lo suficientemente diferenciadas como para representar puntas separadas. Las especies filogenéticas en el árbol vienen etiquetadas A, B, C, D, E y F, los grupos monofiléticos más pequeños del árbol. Los grupos en algunas de las puntas (A1, A2, A3, etc.) representan poblaciones dentro de estas especies que pueden estar separadas desde el punto de vista geográfico, pero cuyas características son tan similares que no forman puntas independientes del árbol, son sencillamente parte del mismo grupo monofilético que contiene otras poblaciones.

Si comprendes el concepto de especie filogenética, deberías poder dibujar un árbol que muestre que las relaciones entre gorila, chimpancé común y seres humanos son como las de las especies B, C y D de la Figura 26.3. En este árbol, añade etiquetas para representar las poblaciones de gorilas de Ruanda y el Congo, los chimpancés de África oriental en contraste con los de África occidental y los seres humanos de Siberia, Australia y América del Norte.

El concepto filogenético de especie ofrece dos ventajas diferenciadas: (1) puede aplicarse a cualquier población (fósil, asexual o sexual) y (2) es lógica porque las poblaciones son lo suficientemente diferenciadas como para ser monofiléticas sólo si están aisladas del flujo génico y han evolucionado de forma independiente. El enfoque tiene, no obstante, una desventaja distintiva: hay filogenias estimadas cuidadosamente sólo para un diminuto (aunque creciente) subconjunto de poblaciones en el árbol de la vida. Los críticos de este enfoque también señalan que probablemente resultaría en el reconocimiento de muchas más especies que el concepto de morfoespecie o de bioespecie. Los defensores de la teoría argumentan que, en lugar de ser una desventaja, el reconocimiento de un mayor número de especies podría reflejar de mejor modo la amplitud de la diversidad de la vida.

De hecho, los investigadores utilizan los tres conceptos de especie que se resumen aquí (**Tabla Resumen 26.2**), aunque se han producido conflictos cuando se han aplicado conceptos diferentes de especies al mundo real. Para apreciar este punto, podemos analizar el caso del gorrión costero oscuro.

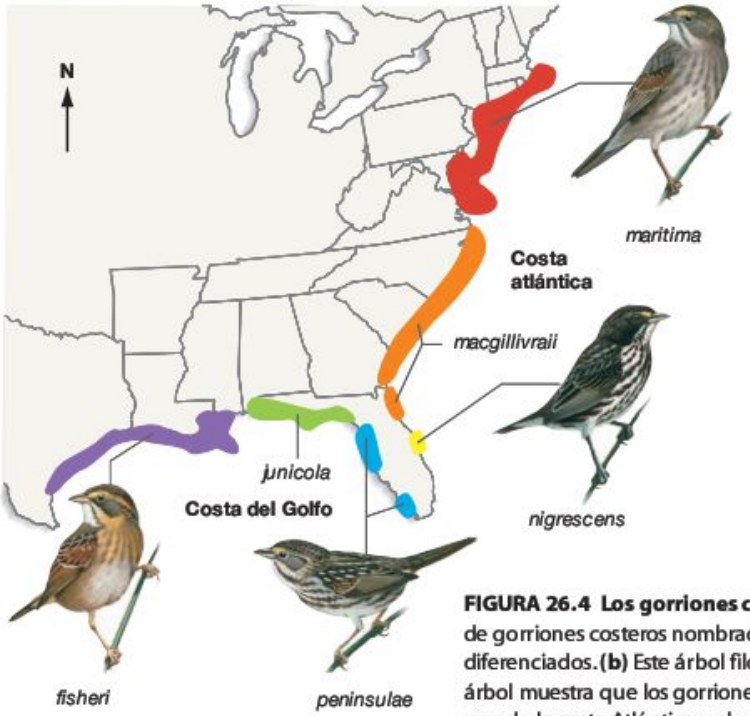
Definiciones de especie en acción: el caso del gorrión costero oscuro

Los gorriones costeros viven en pantanos salinos de las costas Atlántica y del Golfo de Estados Unidos. Recuerda del Capítulo 1 que los nombres científicos constan de un nombre de

TABLA RESUMEN **26.2** **Conceptos de especie**

Concepto de especie	Criterio para el reconocimiento de especies	Ventajas	Desventajas
Biológico (bioespecie)	Aislamiento reproductivo entre las poblaciones (no se multiplican y no producen descendencia viable)	Aislamiento reproductivo = independencia evolutiva	No es aplicable a especies asexuales o fósiles; es difícil de evaluar si las zonas geográficas de las poblaciones no se superponen
Morfológico (morfoespecie)	Poblaciones morfológicamente diferenciadas	De amplia aplicación	Subjetiva (los investigadores discrepan con frecuencia sobre el punto o los tipos de distinción morfológica que indicarían especiación)
Filogenético	Grupo monofilético más pequeño del árbol filogenético	De amplia aplicación basado en criterios comprobables	En la actualidad hay relativamente pocas filogenias bien estimadas

(a) Cada subespecie de gorrión costero presenta un ámbito restringido.



(b) Las seis subespecies forman dos grupos monofiléticos cuando se comparan las secuencias de DNA.

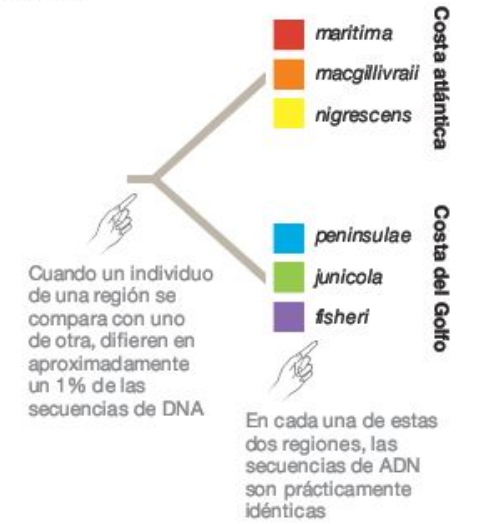


FIGURA 26.4 Los gorriones costeros forman dos grupos monofiléticos. (a) La subespecie de gorriones costeros nombrada en este mapa se distingue por su coloración y sus cantos diferenciados. **(b)** Este árbol filogenético se elaboró comparando las secuencias de DNA. El árbol muestra que los gorriones costeros representan dos grupos monofiléticos diferenciados, uno de la costa Atlántica y el otro de la costa del Golfo.

PREGUNTA Si fueras un biólogo conservacionista y pudieras salvar sólo dos subespecies de gorriones costeros de la extinción, ¿escogerías dos subespecies de la costa Atlántica, dos de la del Golfo o una de cada una de las partes? Explica por qué.

género seguido de uno de especie. El nombre científico de esta especie es *Ammodramus maritimus*. Los investigadores solían nombrar una variedad de gorrión costero como «subespecie» según el concepto de morfoespecie. Las **subespecies** son poblaciones que viven en zonas geográficas discretas y presentan características distintivas, tales como coloración o llamadas, pero que no están lo suficientemente diferenciadas como para considerarse especies separadas.

Puesto que los pantanos salinos suelen resultar destruidos por la agricultura o la construcción de pisos en la costa, a finales de la década de 1960 los biólogos comenzaron a preocuparse por el futuro de algunas de las poblaciones de gorriones costeros. Una subespecie llamada gorrión costero oscuro *(Ammodramus maritimus nigrescens)* estaba especialmente en peligro: en el año 1980, sólo quedaban seis individuos de esta población, todos machos.

En este momento, el gobierno y algunas agencias de conservación de la naturaleza privadas se lanzaron a la acción bajo los auspicios de la Ley sobre especies en peligro de extinción, cuyo objetivo es impedir la extinción de las especies. La ley utiliza el concepto biológico de especie para identificar especies e impulsa al rescate de las especies en peligro de extinción por medio de la gestión activa. Puesto que las poblaciones actuales de gorriones costeros están físicamente aisladas unas de otras, y puesto que los gorriones costeros jóvenes tienden a criar cerca del lugar donde eclosionaron, los investigadores creyeron que el flujo génico en las poblaciones era poco o inexistente. Según el concepto biológico de especie y el concepto de morfoespecie, pueden existir hasta seis especies de gorrión costero (**Figura 26.4a**). La subespecie gorrión costero oscuro se convirtió en un objetivo prioritario de los esfuerzos de conservación de la naturaleza porque estaba aislada desde el punto de vista reproductivo.

Para lanzar el programa de rescate, se pusieron en cautividad los gorriones machos restantes y se cruzaron con hembras de una subespecie cercana, *A. maritimus peninsulae*, con la intención de utilizar esta descendencia híbrida como animales reproductores para un programa de reintroducción y el objetivo de conservar la máxima diversidad genética posible mediante el restablecimiento de una población saludable de aves similares a los oscuros. El plan se vio completamente desbaratado, no obstante, cuando un grupo diferente de biólogos estimó la filogenia de los gorriones costeros mediante la comparación de las secuencias génicas. Este árbol, que se muestra en la **Figura 26.4b,** muestra que los gorriones costeros representan apenas dos grupos monofiléticos diferenciados: uno nativo de la costa Atlántica y el otro de la costa del Golfo. Según el concepto filogenético de especie, sólo existen dos especies de gorrión costero. En lugar de ser una población importante aislada desde el punto de vista reproductivo, la filogenia mostró que el gorrión costero oscuro es parte del mismo grupo monofilético que incluye a los gorriones de la costa Atlántica restantes. Además, los responsables habían cruzado inadvertidamente los machos costeros oscuros con hembras del linaje de la costa del Golfo, y puesto que el objetivo era preservar la diversidad genética existente, era la población errónea.

Los investigadores que realizaron el análisis filogenético sostenían que los conceptos biológicos y morfológicos de es-

pecie habían desviado un programa de conservación con buenas intenciones. Según el concepto filogenético de especie, afirmaron que los encargados deberían haber permitido la extinción del gorrión costero oscuro y, a continuación, concentrar sus esfuerzos sencillamente en la conservación de una o más poblaciones de cada costa. De esta forma se conservarían los dos grupos monofiléticos de gorriones y la máxima diversidad genética. Según el concepto de morfoespecie, sin embargo, los responsables hicieron lo correcto al conservar los diferentes tipos: afirman que los gorriones costeros oscuros presentan rasgos distintivos heredables, como la coloración y los cantos, que ahora se han perdido para siempre.

Cuando los fondos para la conservación son escasos, las decisiones a vida o muerte como esta son de importancia crucial. Ahora nuestra tarea es considerar una pregunta más importante si cabe: ¿cómo producen el aislamiento y la divergencia el acontecimiento llamado «especiación»?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las especies son independientes desde el punto de vista evolutivo porque no se produce flujo génico entre ellas y otras especies.

Deberías ser capaz de...

1) Describir las ventajas y desventajas de los conceptos biológico, morfológico y filogenético de especie.
2) Explicar cómo cada uno de estos enfoques para la identificación de especies ayuda a los biólogos a identificar algunas poblaciones como independientes desde el punto de vista evolutivo.

26.2 Aislamiento y divergencia en alopatría

La especiación comienza cuando se reduce o elimina el flujo génico entre poblaciones. El aislamiento genético tiene lugar generalmente cuando las poblaciones se separan físicamente. El aislamiento físico, a su vez, se produce de una de dos maneras: dispersión o vicarianza. Según muestra la **Figura 26.5a**, una población puede dispersarse a un nuevo hábitat, colonizarlo y fundar una población nueva. De otro modo, la aparición de una nueva barrera física puede dividir una población extendida en dos o más subgrupos que quedan aislados unos de otros **(Figura 26.5b).** La división física del hábitat se denomina **vicarianza;** la especiación que comienza con el aislamiento físico, bien mediante dispersión o vicarianza, se conoce como **especiación alopátrica** (tierra natal diferente) y se dice que las poblaciones que viven en zonas diferentes presentan **alopatría.**

Los casos prácticos que siguen responden a dos preguntas: ¿cómo se producen los eventos de colonización y división del ámbito? La respuesta a esta pregunta nos lleva al campo de la **biogeografía,** el estudio de la distribución geográfica de especies y poblaciones. Una vez aisladas desde el punto de vista físico las poblaciones, ¿cómo producen divergencia la deriva y la selección genéticas?

La dispersión y la colonización aíslan poblaciones

Peter Grant y Rosemary Grant fueron testigos de un acontecimiento de colonización durante su trabajo en las islas Galápagos, en la costa sudamericana. Recuerda del Capítulo 24 que habían estado estudiando pinzones terrestres (o de Darwin) en la isla Daphne Major desde 1971; en 1982 cinco miembros de una nueva especie, llamada pinzón terrestre grande, llegaron y comenzaron a anidar. Parece ser que estos colonizadores se habían dispersado de una población que vivía en una isla cercana de las Galápagos. Puesto que los pinzones suelen permanecer en la misma isla todo el año, los colonizadores representaban una nueva población, alopátrica con su población original.

La llegada de los pinzones terrestres grandes dio a los investigadores la oportunidad de probar una hipótesis ya postulada durante mucho tiempo sobre la dispersión y la colonización. Hacía décadas Ernst Mayr sugirió que los acontecimientos de colonización pueden desencadenar especiación por dos razones: (1) la separación física entre poblaciones reduce o elimina el flujo génico y (2) la deriva genética hará que las poblaciones original y nueva diverjan con rapidez. La deriva se produce durante el mismo acontecimiento de colonización por medio del efecto fundador que se presentó en el Capítulo 25 y si el número de individuos en la nueva población se mantiene pequeño durante varias generaciones, continuará alterando las frecuencias de los alelos. Además, la selección natural puede causar divergencia si el entorno recién colonizado es diferente del hábitat original.

Para evaluar si ocurrió deriva genética cuando los pinzones terrestres grandes colonizaron Daphne Major, los Grant capturaron, pesaron y midieron la mayoría de los padres y descendientes habitantes en Daphne Major durante los 12 años siguientes. Cuando compararon estos datos con las medidas de los pinzones terrestres grandes en otras poblaciones, descubrieron que el tamaño medio del pico en la nueva población era mucho mayor. Según se predijo, los colonizadores representaban una muestra no aleatoria de la población original: la deriva genética produjo una población colonizadora con características significativamente diferentes de las de la población original.

El nuevo entorno experimentado por los colonizadores también les expuso a nuevas formas de selección natural. En muchos casos, el agente de selección es el cambio en los alimentos disponibles: en los pinzones, el tamaño y la forma del pico se correlacionan estrechamente con los tipos de semillas o insectos que comen los individuos. Basándonos en esta observación, resulta lógico predecir que si las semillas grandes son especialmente habituales en Daphne Major, entonces los pinzones terrestres grandes, con grandes picos, sobrevivirán y se reproducirán bien y evolucionarán a una nueva especie de pico grande.

El mensaje general es que las características de una población colonizadora probablemente sean diferentes de las características de la población original debido a los efectos de fundación. La selección natural posterior puede extender la rápida divergencia que comienza con la deriva genética. Se cree que la colonización, seguida de la deriva genética y la selección natural, es responsable de la especiación en los pinzones de las Galápagos y muchos otros grupos de islas.

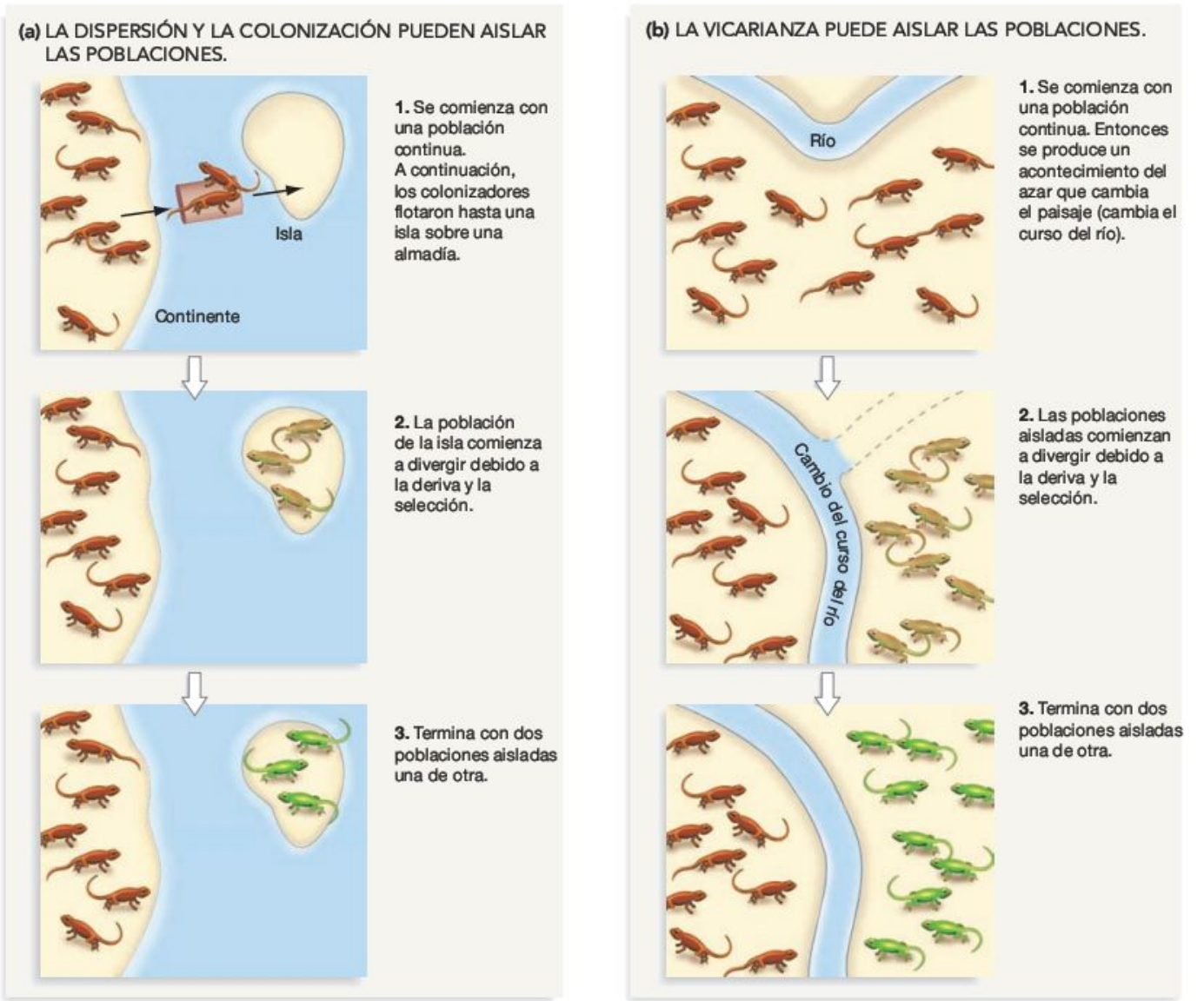


FIGURA 26.5 La especiación alopátrica comienza por medio de la dispersión o de la vicarianza. (a) Cuando se produce dispersión, los colonizadores establecen una nueva población en una ubicación nueva. **(b)** En la vicarianza, una población amplia se fragmenta en subgrupos aislados.

La vicarianza aísla las poblaciones

Si aparece una nueva barrera física, como una cordillera o un río, que divide un ámbito geográfico de una especie, se produce vicarianza. Se cree que la vicarianza durante la era glacial más reciente es la responsable del origen de muchas de las especies que se observan hoy. Los glaciales que cubrían grandes regiones de los continentes del norte avanzaron y se retiraron varias veces. Durante estos avances glaciales, el crecimiento de los campos de hielo fragmentó los hábitats de bosque y hierba en regiones más pequeñas aisladas por extensiones heladas. Si las poblaciones de la misma especie hubieran ocupado estas regiones aisladas, entonces la incapacidad de los individuos para migrar sobre los campos de hielo hubiera dejado a las poblaciones aisladas desde el punto de vista genético y el avance del hielo habría dividido las especies de tortugas, plantas de flores, insectos y peces en poblaciones geográficamente separadas que, a continuación, sufrirían especiación.

Otro ejemplo de especiación por vicarianza implica el grupo de grandes aves no voladoras llamadas rátidas, probablemente la más familiar de las cuales sea el avestruz, aunque incluye también kiwis, emus, rheas y casowarias. Hoy en día se encuentran rátidas en América del Sur, África, Australia y Nueva Zelanda. Por desgracia, la destrucción de los hábitats por el hombre y la caza ha extinguido recientemente algunos rátidas llamados «pájaro elefante» que habitaban la isla de Madagascar, en la costa sureste de África, además de once especies de moas oriundas de Nueva Zelanda. El ave elefante es la mayor especie de ave jamás registrada, con una altura máxima de 3,5 metros, una masa máxima de 454 kg y huevos con un volumen de hasta 7 litros, aunque puede que las moas hayan sido las aves más altas que hayan existido jamás, puesto que algunas especies posiblemente hayan alcanzado hasta 4 metros, con la cabeza erguida.

Las rátidas más antiguas en el registro fósil vivieron hace unos 150 millones de años sobre una masa de tierra denomi-

nada Gondwana que, según muestra la **Figura 26.6a**, estaba formada por diferentes masas de tierra físicamente diferenciadas. La teoría de placas tectónicas sostiene que toda la corteza terrestre, la capa superficial, se compone de bloques rocosos en movimiento denominados «placas»; las placas continentales se componen de masas de tierra, entre ellas, Gondwana, y se utiliza el término «deriva continental» para describir el movimiento continuo de las placas continentales con el tiempo.

Aunque el supercontinente Gondwana existió durante decenas de millones de años, los continentes comenzaron a separarse hace 140 millones de años (**Figura 26.6b**). Los datos geológicos indican que primero se separó una masa de tierra compuesta de lo que es hoy América del Sur y África de otra masa ligeramente menor compuesta de la Antártida, Madagascar, India y Australia. Más tarde, cada una de estas grandes masas de tierra se separó para formar la configuración de islas y continentes que presenta la Tierra en la actualidad. Las rátidas no vuelan, por lo que cada evento de vicarianza aisló poblaciones diferenciadas. Inicialmente, se supone que cada una de ellas divergió por medio de la deriva genética, y estas diferencias se extendieron mediante selección natural a medida que cambiaba el entorno en cada placa, lo cual derivó en la evolución de las especies que se observan hoy en día y su distribución actual (**Figura 26.6c**). De esta manera, una serie de acontecimientos de vicarianza desencadenó una serie de acontecimientos de especiación.

En resumen, el aislamiento físico de las poblaciones por medio de la dispersión o de la vicarianza produce aislamiento genético, el primer requisito para la especiación. Cuando el aislamiento genético viene acompañado de divergencia genética mediante mutación, selección y deriva genética, se produce la especiación.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Allopatric Speciation

26.3 Aislamiento y divergencia en simpatría

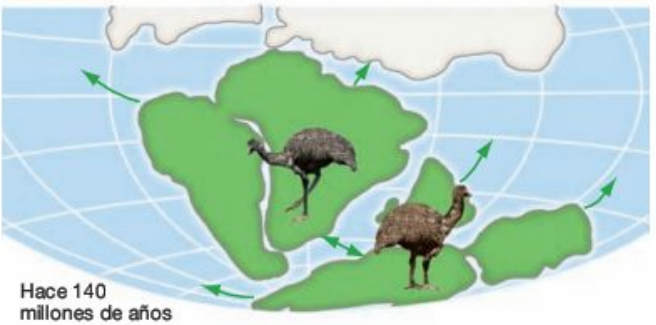
Cuando las poblaciones o especies viven en la misma zona geográfica o, al menos, en proximidad suficiente entre sí como para hacer posible el entrecruzamiento, los biólogos dicen que viven en **simpatría** (hogar conjunto). Tradicionalmente, los investigadores han predicho que la especiación no puede darse entre poblaciones simpátricas porque resulta posible el flujo génico y se predecía que éste podría superar con facilidad cualquier diferencia entre las poblaciones creada por la deriva genética y la selección natural. Según mostró el Capítulo 25, el flujo génico puede homogeneizar las frecuencias entre las poblaciones alopátricas, como una población en una isla cerca de una población en un continente y, en general, supera la fuerza diversificadora de la selección natural e impide la especiación. ¿Se da siempre este caso?

¿Puede la selección natural causar especiación aun cuando sea posible el flujo génico?

Recientemente, varios ejemplos bien documentados han modificado el punto de vista tradicional de que la **especiación**

(a) Gondwana fue el hogar original de las rátidas.

(b) Gondwana comenzó a dividirse en continentes separados.



(c) Las rátidas sufrieron especiación a medida que se separaban los continentes.

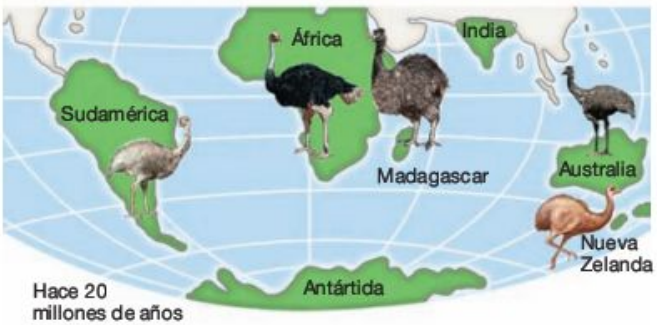


FIGURA 26.6 La deriva continental produjo vicarianza en las rátidas. (a) Los antepasados de las rátidas actuales vivieron en el supercontinente de Gondwana. **(b)** La deriva continental ocasionó la rotura de Gondwana, que comenzó hace 140 millones de años, un acontecimiento de vicarianza que aisló las poblaciones de rátidas. **(c)** La continuación de la deriva continental llevó a los continentes e islas a sus posiciones actuales aproximadamente hace 20 millones de años (aunque continúan moviéndose). Las rátidas en cada área divergieron en respuesta a la mutación, la selección y la deriva.

PREGUNTA ¿Tardaron 120 millones de años las rátidas en especiarse? Explica tu respuesta.

simpátrica, la especiación que tiene lugar incluso cuando se produce flujo génico, es rara o inexistente. Estos estudios están impulsando una creciente consciencia de que, en algunas circunstancias específicas, la selección natural que hace que diverjan las poblaciones puede superar al flujo génico y producir especiación. El punto clave es que, aunque las poblaciones simpátricas no se encuentren aisladas desde el punto

de vista físico, pueden estar aisladas por sus preferencias por hábitats diferentes y, como ejemplo, puede analizarse la investigación sobre la especiación en los chinches del higo.

Esta especie de insecto, que se ilustra en la **Figura 26.7a**, es nativa de las partes sur-central y sureste de Estados Unidos y se alimenta de plantas de una familia denominada Sapindaceae, que incluyen *Shepherdia*, *Serjania brachycarpa* y la planta de los farolitos *(Cardiospermum halicacabum)*. Según muestra la figura, los insectos se alimentan punzando los frutos con sus picos, introduciéndolos para atravesar el revestimiento de las semillas situadas en su interior y, a continuación, absorbiendo los contenidos de las semillas con su pico. Los insectos también se aparean en las plantas en las que se alojan (hospedadoras).

Su historia comenzó a volverse interesante cuando los horticultores importaron tres especies nuevas de plantas sapindáceas desde Asia a Norteamérica en el siglo XX y, poco después de su introducción en el Nuevo Mundo, estos insectos comenzaron a utilizarlas como comida. Según muestra la **Figura 26.7b**, los frutos de las especies no nativas son mucho más pequeños que los de las especies nativas. ¿Ocasionó aislamiento genético la llegada de nuevas plantas? En ese caso, ¿han comenzado a divergir los insectos?

En las poblaciones de insectos que se alimentan con plantas nativas, la longitud del pico se corresponde estrechamente con el tamaño del fruto. Por ejemplo: los alimentados con frutos grandes suelen tener el pico largo. Esta correlación es lógica, porque debería permitir a los individuos alcanzar las semillas en su interior con eficiencia. También impulsó a un biólogo a hacerse una sencilla pregunta: en las poblaciones de insectos que aprovechan las especies de plantas recién introducidas, ¿ha evolucionado la longitud del pico para adaptarse al tamaño de las nuevas frutas? En ese caso, eso implicaría que las poblaciones se han aislado desde el punto de vista genético en diferentes plantas y que la selección natural está haciendo que las poblaciones de insectos diverjan.

Para responder esta pregunta, los investigadores midieron amplias muestras de insectos hallados tanto en hospedadoras nativas como en no nativas, y los datos resultantes se ofrecen en la **Figura 26.7c**, que muestra que los insectos recogidos en plantas nativas que crecían en el sur de Florida tienen el pico más largo que los recogidos en plantas importadas del centro de Florida, unos datos que apoyan la idea de que los insectos que aprovechan especies exóticas han cambiado posiblemente en respuesta a la selección natural para el uso eficiente de sus frutos, y apoyan la hipótesis de que se ha producido selección disruptiva en la longitud del pico desde que las poblaciones de insectos cambiaron a las nuevas especies de plantas.

Los investigadores que siguen la historia prevén que los insectos adaptados a las especies importadas con frutos pequeños continuarán divergiendo de las poblaciones que explotan especies nativas con frutos grandes y que, finalmente, formarán especies diferenciadas. Puesto que los insectos se aparean en las plantas donde se alojan o cerca de ellas, el cambio a una nueva especie reduciría el flujo génico entre las poblaciones al mismo tiempo que establece la selección disruptiva. Como resultado, puede que la selección natural supere al flujo génico y produzca especiación aunque las poblaciones sean simpátricas, es decir, que están cercanas como para posibilitar el apareamiento.

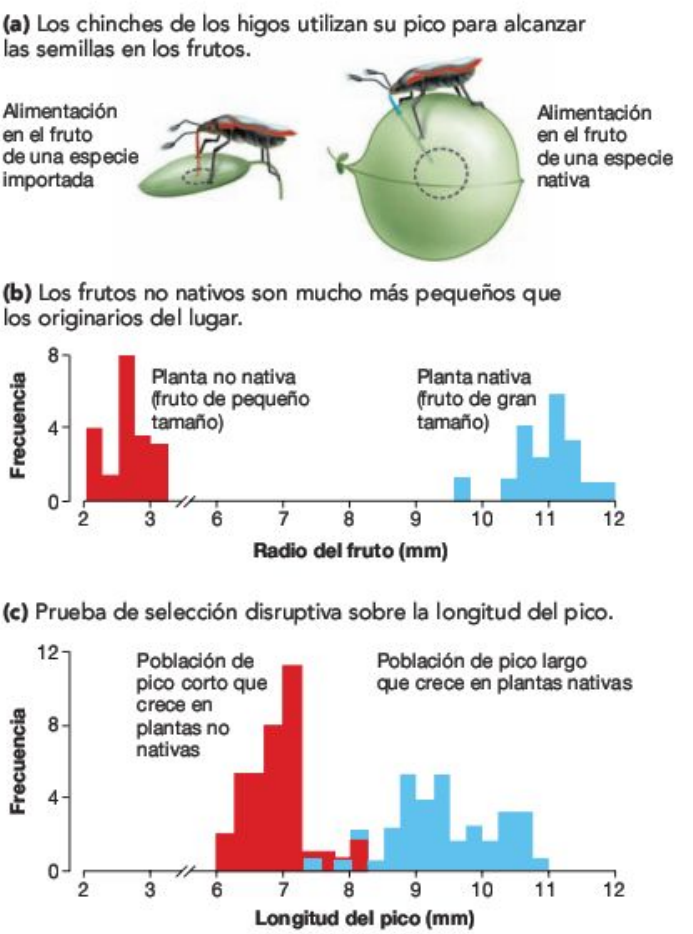


FIGURA 26.7 Selección disruptiva sobre la longitud del pico en los chinches del jaboncillo. (a) Un chinche del jaboncillo alimentándose en una planta no nativa denominada jabonero de China (a la izquierda) y uno en una planta oriunda del lugar llamada planta de los farolillos (a la derecha). **(b)** En las décadas de 1940 y 1950 se importaron especies no nativas de *Shepherdia*, con frutos de pequeño tamaño, en las zonas donde viven estos chinches. **(c)** Las poblaciones de chinches del jaboncillo que se alimentan de estas dos plantas pueden tener longitudes de pico muy diferentes que corresponden al tamaño del fruto del árbol en el que se alojan.

PREGUNTA ¿Por qué es importante para favorecer la divergencia que las chinches del jaboncillo se apareen en las plantas en las que se alimentan?

Aunque la historia de estos insectos puede parecer localizada y específica, los acontecimientos pueden ser habituales: los biólogos estiman que existen más de tres millones de especies y la mayoría se asocian con plantas hospedadoras específicas; basándose en estas observaciones, resulta razonable plantear la hipótesis de que el cambio de plantas, como han hecho los insectos, ha sido un desencadenante importante para la especiación durante el curso de la evolución de los insectos.

¿Cómo puede la poliploidía conducir a la especiación?

Basándonos en la teoría y los datos analizados hasta el momento, resulta claro que el flujo génico, la deriva genética y la

selección natural desempeñan funciones importantes en la especiación. ¿Puede el cuarto proceso evolutivo, la mutación, influir también sobre la especiación? La respuesta parecería ser negativa: el Capítulo 25 puso énfasis en que, aunque la mutación es la principal fuente de variación genética en las poblaciones, es un mecanismo poco eficiente para el cambio evolutivo. Si las poblaciones quedan aisladas, resulta poco probable que la mutación, por sí sola, pueda hacer que diverjan de forma apreciable.

Hay un tipo específico de mutación, sin embargo, que resulta ser extremadamente importante en la especiación, en particular en las plantas.

La clave es que la mutación reduce el flujo génico entre los individuos mutantes y los naturales, porque los individuos mutantes tienen más de dos juegos de cromosomas, lo que se conoce como **poliploidía.**

Este fenómeno ocurre cuando un error en la etapa de mitosis o de meiosis ocasiona la duplicación del número de cromosomas. Por ejemplo, puede que los cromosomas en una especie diploide ($2n$) no se separen durante la anafase de la mitosis, lo cual produce una célula tetraploide ($4n$) en lugar de una diploide.

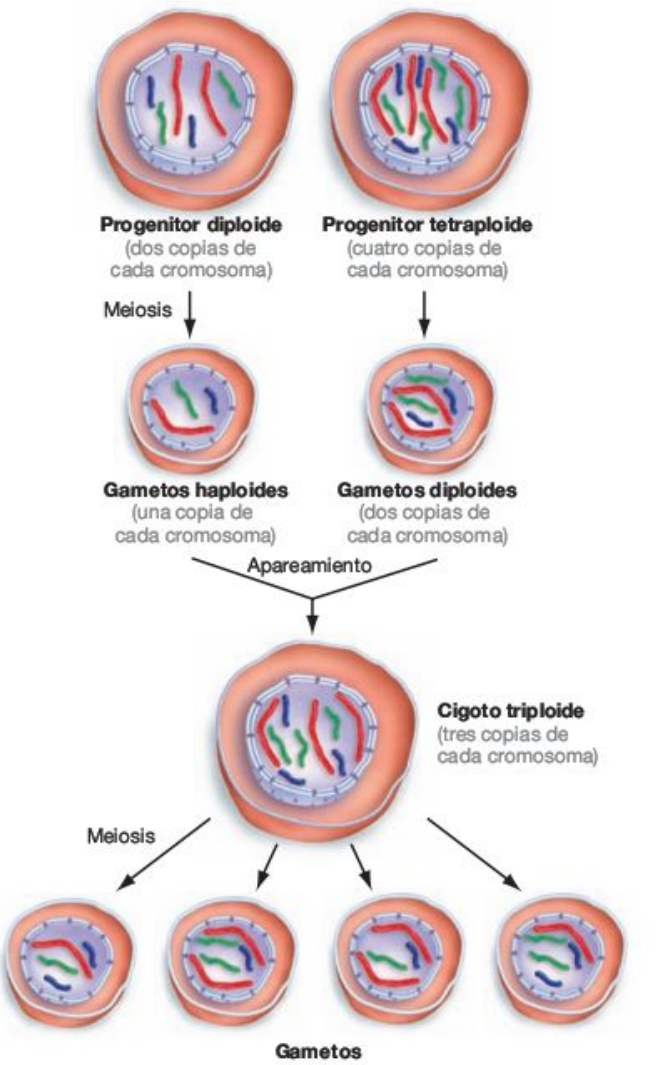
Para comprender por qué los individuos poliploides están genéticamente aislados de los individuos naturales, debe tenerse en cuenta lo que ocurre cuando esta célula tetraploide sufre meiosis para formar gametos y se aparea con un individuo diploide. Los individuos normales producen gametos haploides mediante la mitosis, mientras que los individuos mutantes producen diploides. Estos gametos se unen para formar un zigoto triploide ($3n$). Incluso si esta descendencia se desarrolla con normalidad y alcanza la madurez sexual, es raro que puedan formar gametos funcionales. La imagen en la parte inferior de la **Figura 26.8** ilustra la razón: cuando se produce la mitosis en un individuo triploide, los cromosomas homólogos no pueden realizar la sinapsis y separarse de forma correcta.

Por ello, no se distribuyen por igual entre las células hijas y prácticamente todos los gametos producidos por el individuo triploide terminan con un número impar de cromosomas. Puesto que sus gametos contienen un conjunto disfuncional de cromosomas, el individuo triploide es prácticamente estéril. Por ello, los individuos tetraploides y diploides rara vez producen descendencia fértil cuando se aparean. Las poblaciones tetraploides y diploides están aisladas desde el punto de vista reproductivo.

¿Cómo se forman los individuos poliploides implicados en la especiación? Hay dos mecanismos generales:

1. Se forman individuos **autopoliploides** (igual-muchos-forma) cuando una mutación ocasiona la duplicación del número de cromosomas y todos provienen de la misma especie.
2. Se crean **alopoliploides** (diferentes-muchas-formas) cuando padres que pertenecen a especies diferentes se aparean y producen una descendencia donde se duplica el número de cromosomas. Los individuos alopoliploides tienen conjuntos de cromosomas de especies diferentes.

Vamos a considerar algunos ejemplos específicos para ilustrar cómo se produce la especiación mediante poliploidía.



Los gametos de un individuo triploide rara vez incluyen el mismo número de cada tipo de cromosoma. Cuando se combinan los gametos, la descendencia casi siempre presenta un número desigual (disfuncional) de cromosomas.

FIGURA 26.8 La poliploidía puede derivar en aislamiento reproductivo. El apareamiento que se ilustra aquí muestra por qué los individuos tetraploides están aislados de los diploides desde el punto de vista reproductivo.

EJERCICIO Identifica las combinaciones de gametos que producirían en una descendencia viable. ¿Aumentaría o se reduciría la probabilidad de que los individuos triploides produjeran gametos viables si el número de cromosomas fuera 10 en lugar de 4?

Autopoliploidía Aunque se cree que es mucho menos común que la alopoliploidía, los biólogos documentaron recientemente autopoliploidía en los helechos del género *Adiantum*, que se da en los bosques de Norteamérica (**Figura 26.9**) y cuyos individuos alternan, durante un ciclo vital normal, entre una etapa haploide (n) y otra diploide ($2n$). Los biólogos comenzaron a hacer una encuesta habitual de la diversidad de alelos en una población de estos helechos, examinaron individuos en la etapa haploide y hallaron varios individuos que disponían de *dos* versiones de cada gen en lugar de sólo una: estos individuos eran diploides a pesar de

FIGURA 26.9 Helechos del género *Adiantum*. Ésta es la forma diploide del helecho del género *Adiantum;* una población de individuos tetraploides recientemente descubierta no puede distinguirse de ella desde el punto de vista morfológico.

que tenían la forma de crecimiento haploide. Los biólogos realizaron el seguimiento de estos individuos durante su ciclo vital y confirmaron que, cuando estos helechos se apareaban, producían descendencia tetraploide (*4n*): los investigadores habían hallado poliploides mutantes en una población normal.

Para continuar la observación, encontraron el padre de los individuos mutantes, que resultó sufrir un defecto en la meiosis: en lugar de producir células haploides normales como resultado de la meiosis, el individuo mutante producía células diploides, que daban como resultado gametos diploides. Puesto que los helechos pueden autofertilizarse, los gametos diploides pudieron combinarse para formar descendencia tetraploide, que entonces podía autofertilizarse o mezclarse con su padre tetraploide. Si continuara el proceso, se establecería una población poliploide de helechos *Adiantum* cuyos individuos estarían genéticamente aislados de la población original y, por ello, serían evolutivamente independientes, puesto que los individuos tetraploides pueden multiplicarse con otros tetraploides, pero no con diploides. Si la deriva y la selección genéticas hicieran que las dos poblaciones divergieran entonces, se iniciaría el proceso de especiación.

Si comprendes cómo funciona la autopoliploidía, deberías poder crear un caso hipotético que explicara cómo el proceso deriva en una uva tetraploide con fruto de tamaño grande en exceso a partir de una población diploide con frutos más pequeños. (Probablemente hayas visto ambos tipos de fruto en el supermercado.)

Este estudio sobre autopoliploidía documentó el primer paso de crítica importancia en la especiación: el establecimiento del aislamiento genético. En esta población de helechos *Adiantum*, como en los chinches de los higos, la especiación está teniendo lugar ante nuestros ojos.

Alopoliploidía Pueden crearse nuevas especies tetraploides cuando se hibridan dos diploides. La **Figura 26.10** ilustra la secuencia de acontecimientos implicada en ello. Si una descendencia diploide que se forma de una mezcla entre dos especies diferentes tiene cromosomas que no suelen dividirse en pares durante la meiosis, entonces la descendencia es estéril, pero si ocurre una mutación que dobla el número de microsomas, los homólogos se sinapsan, la meiosis puede continuar y se producen gametos diploides. Cuando éstos se fusionan durante la autofertilización, se produce un individuo tetraploide.

Esta exacta cadena de acontecimientos tuvo lugar de forma repetida después de la introducción de tres especies europeas de hierbas del género *Tragopogon* en el oeste de Norteamérica a principios de la década de 1900. En 1950 un biólogo describió la primera de dos especies tetraploides descubiertas. Ambas eran claramente descendientes de los diploides introducidos. Además, la naturaleza y cantidad de variación genética en la especie tetraploide indica que la secuencia de alopoliploidía tuvo lugar en varias ocasiones, es decir, que cada

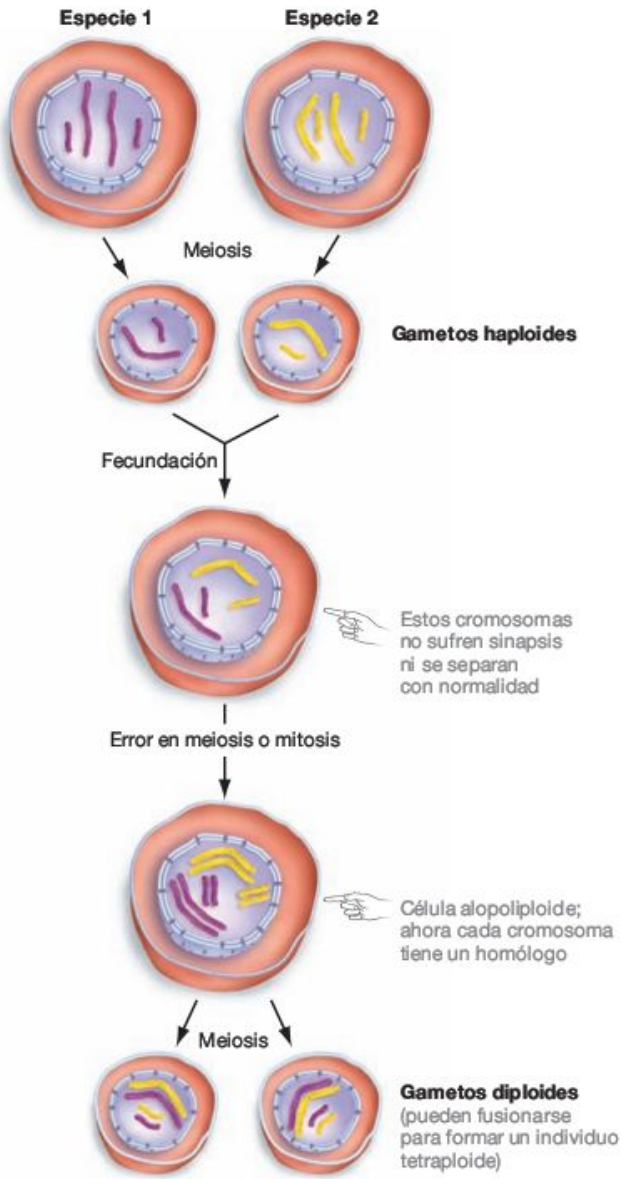


FIGURA 26.10 La alopoliploidía puede tener lugar después de la hibridación de dos especies. Los individuos alopoliploides contienen cromosomas de dos especies diferentes.

especie tetraploide de *Tragopogon* se originó de forma independiente varias veces. La labor de seguimiento ha mostrado que al menos una de las nuevas especies tetraploides está expandiendo su ámbito geográfico.

Si comprendes cómo funciona la aloploidía, deberías ser capaz de crear un caso hipotético que explique cómo un cruce entre una población tetraploide denominada farro y una diploide natural produjo el trigo para pan hexaploide que se cultiva en todo el mundo hoy en día.

La afirmación de que la especiación mediante poliploidización ha resultado especialmente importante en las plantas viene apoyada por la observación de que gran número de especies diploides tienen especies poliploides estrechamente relacionadas.

Hay tres propiedades resaltables en las plantas que hacen posible este modo de especiación: (1) A diferencia de los animales, las células reproductoras y las somáticas no se separan en las etapas tempranas del desarrollo (véase el Capítulo 23); en su lugar, las células somáticas de las plantas que han atravesado muchos procesos de mitosis pueden sufrir meiosis y producir gametos. Si cromátidas hermanas se separan durante la anafase de una de estas divisiones mitóticas pero no migran a polos opuestos, el resultado puede ser una descendencia tetraploide que más tarde sufre meiosis para formar gametos diploides. (2) La capacidad de algunas especies vegetales para la autofertilización hace posible que los gametos diploides se fusionen y creen poblaciones tetraploides genéticamente aisladas. (3) La hibridación entre las especies resulta habitual y crea oportunidades de especiación mediante la formación de alopoliploides.

En resumen, la especiación mediante poliploidización se ve impulsada por mutaciones cromosómicas y se produce en simpatría (**Tabla Resumen 26.3**). En comparación con el proceso gradual de especiación mediante aislamiento geográfico o mediante selección disruptiva en simpatría, la especiación mediante poliploidía es prácticamente instantánea. Es rápida, simpátrica y habitual.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Se produce especiación cuando las poblaciones se vuelven genéticamente aisladas y, a continuación, divergen debido a la selección, la deriva genética o la mutación.

Deberías ser capaz de...

1) Dar un ejemplo de al menos tres tipos diferentes de acontecimientos que derivan en el aislamiento genético de las poblaciones.
2) Explicar por qué la selección y la deriva producen la divergencia de las poblaciones en cada ejemplo.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Speciation by Changes in Ploidy

26.4 ¿Qué ocurre cuando entran en contacto poblaciones aisladas?

Supongamos que dos poblaciones que habían estado aisladas entran de nuevo en contacto. Si se ha producido divergencia y si ha afectado al momento, lugar o manera en la que se aparean las poblaciones, entonces es poco probable que se produzca entrecruzamiento. En estos casos, se produce aislamiento precigótico. Cuando lo hace, el apareamiento entre las poblaciones resulta poco frecuente, el flujo génico es mínimo y las poblaciones continúan divergiendo.

Pero, ¿qué ocurre si el aislamiento precigótico no existe y las poblaciones comienzan a entrecruzarse? El resultado más sencillo es que las poblaciones se fundan con el tiempo, puesto que el flujo génico elimina toda distinción entre ellas. Sin embargo, hay varias posibilidades. Analizaremos tres de ellas: refuerzo, zonas híbridas y especiación mediante hibridación.

TABLA RESUMEN **26.3** **Mecanismos de especiación simpátrica**

	Proceso	Notas o ejemplo
Selección disruptiva	Selección natural debida a que diferentes recursos o hábitats producen divergencia.	Debe venir acompañada por algún mecanismo de aislamiento genético; por ejemplo: los chinches del jaboncillo seleccionados para alimentarse de frutos de tamaño diferente se aparean en esos frutos, por lo que se produce poca o casi ninguna mezcla entre las poblaciones de pico pequeño y las que tienen el pico grande.
Poliploidización	El aislamiento genético se crea mediante la formación de individuos poliploides que sólo se mezclan entre sí.	Es especialmente habitual en plantas, porque se produce hibridación frecuente entre especies y también muchas divisiones mitóticas antes de la meiosis.
Autopoliploidía	Los poliploides presentan conjuntos de cromosomas duplicados de la misma especie (es decir, la duplicación de un cromosoma para producir un tetraploide).	El ejemplar de helecho *Adiantum* se convirtió en tetraploide debido a un error en la meiosis.
Alopoliploidía	Los poliploides tienen juegos de cromosomas de especies diferentes (se originan por un acontecimiento de hibridación, seguido de la duplicación cromosómica).	La introducción de la especie *Tragopogon* en Norteamerica ocasionó la hibridación y produjo descendencia que se convirtió en tetraploide y formó una nueva especie.

Refuerzo

Si dos poblaciones han divergido en gran medida y están diferenciadas desde el punto de vista genético, la aptitud de su descendencia híbrida será inferior a la de los progenitores. La lógica es que si los organismos han evolucionado hasta secuencias de desarrollo o sistemas reproductivos diferenciados, entonces una descendencia híbrida no podrá desarrollarse ni reproducirse con normalidad. Recuerda de la Tabla 26.1 que la descendencia híbrida puede morir en las etapas tempranas del desarrollo o sobrevivir hasta la madurez sexual pero ser infértil; en tales casos, existe aislamiento poscigótico. Cuando ocurre, debería existir selección natural potente contra el cruce. La hipótesis es que la descendencia híbrida es un derroche de esfuerzo por parte de los progenitores. Los individuos que no se mezclan, debido a un ritual de cortejo, un sistema de polinización diferentes u otra forma de aislamiento precigótico, deben resultar favorecidos porque producen descendencia más viable.

La selección natural en favor de aquellos rasgos que aíslan a las poblaciones de esa forma se llama **refuerzo,** porque los rasgos seleccionados refuerzan las diferencias que se desarrollaron mientras que las poblaciones estaban aisladas.

Algunos de los mejores datos sobre refuerzo provienen de estudios de laboratorio sobre especies de la mosca del vinagre estrechamente relacionadas del género *Drosophila*. Los investigadores analizaron una amplia serie de experimentos que probaron si los miembros de las especies de mosca de la fruta estrechamente relacionados se prestan a cruzarse unos con otros. Los biólogos hallaron una pauta interesante: si las especies estrechamente relacionadas son simpátricas, los individuos de ambas especies rara vez están dispuestos a ello, pero si las especies son alopátricas, entonces con frecuencia están dispuestos a cruzarse entre sí, exactamente la pauta prevista si se produce refuerzo. La pauta es lógica puesto que la selección natural puede funcionar para reducir el apareamiento entre especies sólo si sus ámbitos se solapan. Sin embargo, lleva mucho tiempo debatiéndose hasta qué punto el refuerzo es importante en grupos diferentes al género *Drosophila*.

Zonas híbridas

La descendencia híbrida no siempre es disfuncional. En algunos casos puede aparearse, producir descendencia y mostrar características intermedias entre las de las dos poblaciones progenitoras. Cuando este es el caso, pueden formarse **zonas híbridas**, donde se produce entrecruzamiento y donde la descendencia híbrida es habitual. Dependiendo de la aptitud de la descendencia híbrida y el punto hasta el cual se aparean las especies progenitoras, estas zonas híbridas pueden ser estrechas o amplias, prolongadas o breves. Veamos los trabajos recientes realizados sobre dos especies de aves.

Los chipes negroamarillos y los chipes de cabeza amarilla viven en los bosques de coníferas del Pacífico noroccidental de Norteamérica. En la parte del sur del estado de Washington, donde sus ámbitos se solapan, las dos especies se hibridan en gran medida. Según muestra la **Figura 26.11a**, la descendencia híbrida presenta características intermedias. Para explorar la dinámica de esta zona híbrida, un equipo de biólogos examinó las secuencias génicas en el DNA mitocondrial (mtDNA) de un amplio número de chipes negroamarillos, chipes de cabeza amarilla e híbridos recogidos de bosques de toda la región. El equipo halló que cada una de las especies progenitoras presentaba algunas secuencias de mtDNA específicas para cada especie, un resultado que permitió que los investigadores dedujeran cómo estaba produciéndose la hibridación. Para comprender el razonamiento, hay que recordar que, en la mayoría de animales y plantas, el mtDNA se hereda de las madres por lo que, si un individuo presenta el mtDNA de chipe negroamarillo, su madre debe ser chipe negroamarillo y su padre tuvo que ser un chipe de cabeza amarilla. De esta forma, la identificación de los tipos de mtDNA permitió deducir si las hembras de chipe negroamarillo estaban cruzándose con machos chipe de cabeza amarilla, viceversa o ambos.

Sus datos presentaban una pauta clara: la mayoría de los híbridos se forman cuando los machos de chipe negroamarillo se mezclan con hembras chipe de cabeza amarilla. Uno de los investigadores realizó el seguimiento de este resultado con experimentos que mostraban que los machos de chipe negroamarillo eran extremadamente agresivos en el establecimiento de su territorio y que atacaban con gran facilidad a los machos de chipe de cabeza amarilla. Éstos, por el contrario, no constituyen un reto para los machos chipe negroamarillo. La hipótesis es, por lo tanto, que los machos chipe negroamarillo invaden los territorios de los chipes de cabeza amarilla, expulsan a los machos y se aparean con las hembras de ese tipo.

El equipo también halló algo completamente inesperado: cuando analizaron la distribución de los tipos de mtDNA a lo largo de la costa Pacífica y en el norte de las Montañas Rocosas, hallaron que muchos de los chipe negroamarillo de hecho presentaban mtDNA de chipe de cabeza amarilla. La **Figura 26.11b** muestra que, en algunas regiones *todos* los chipe negroamarillo presentaban mtDNA de chipe de cabeza amarilla, aunque su aspecto era igual que los chipes negroamarillo sin mezcla. Para explicar este resultado, el equipo presentó la hipótesis de que los chipes de cabeza amarilla se encontraban antes hasta Alaska y que los chipes negroamarillos han ido ocupando su ámbito. Su razonamiento lógico es que el apareamiento repetido con los chipes negroamarillos ha hecho que la descendencia híbrida se parezca cada vez más a ellos, a pesar de que el mtDNA heredado de las madres mantenga intacto el registro genético del acontecimiento original de hibridación.

Si esta hipótesis es correcta, entonces la zona híbrida continuará avanzando hacia el sur y, si esto ocurre, los chipes de cabeza amarilla pueden extinguirse. En muchos casos, sin embargo, la hibridación no lleva a la extinción, sino a la creación de especies nuevas.

Nuevas especies por medio de la hibridación

Un equipo de investigadores examinó recientemente las relaciones entre las tres especies de girasoles nativas en el oeste de Estados Unidos: *Helianthus annuus, H. petiolaris* y *H. anomalus*. Se sabe que las primeras dos especies se hibridan en las regiones en las que se solapan sus ámbitos y la tercera, *H. anomalus,* recuerda estos híbridos. De hecho, puesto que algunas secuencias génicas de *H. anomalus* son notablemente similares a las halladas en *H. annuus,* mientras que otras son casi idénticas a las halladas en *H. petiolaris,* los biólogos han sugerido que *H. anomalus* surgió de la hibridación entre *H. annuus* y *H. petiolaris* **(Figura 26.12).** Las tres especies tienen el mismo nú-

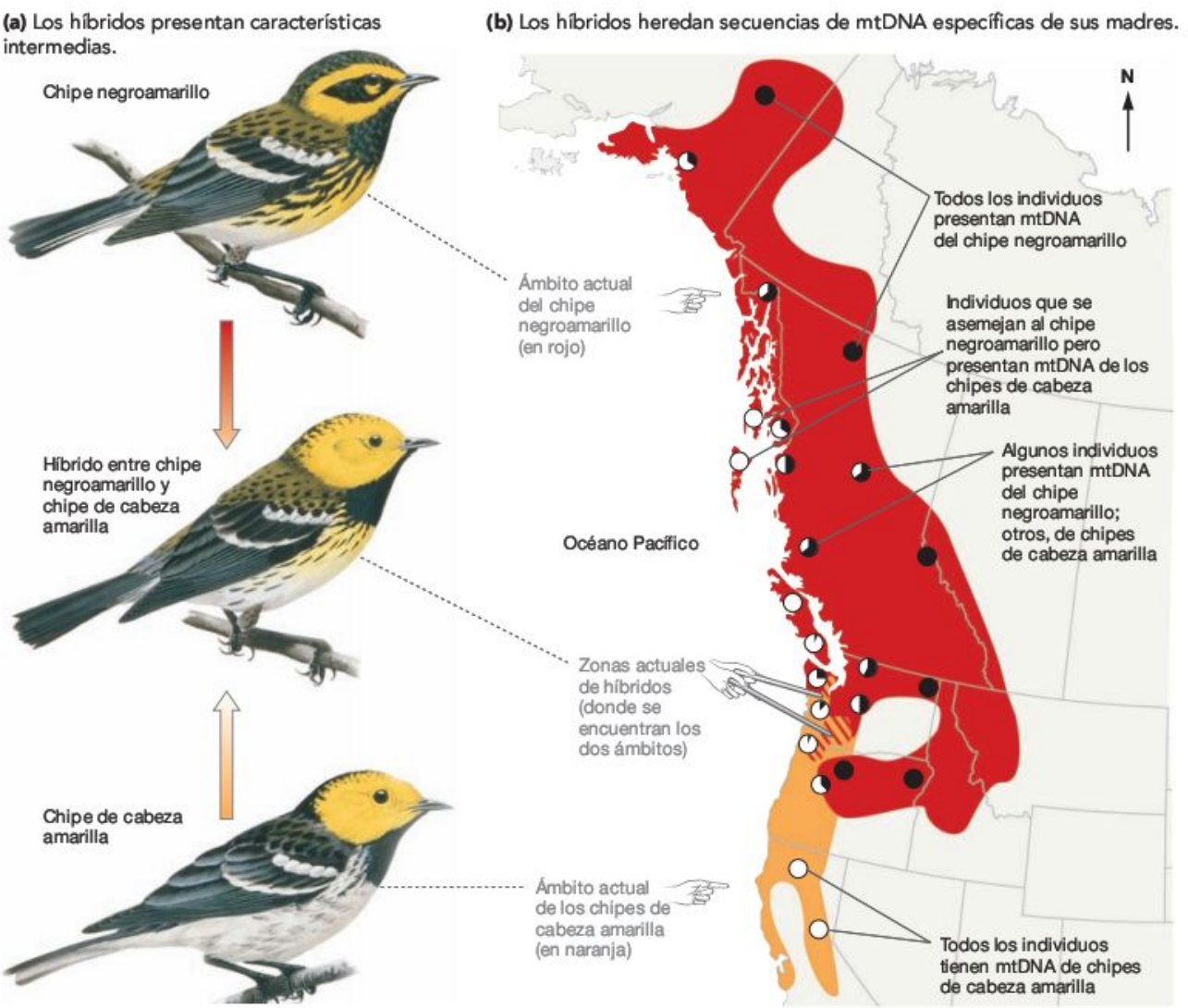


FIGURA 26.11 Análisis de una zona híbrida. **(a)** Cuando se hibridan los chipes negroamarillos y los de cabeza amarilla, la descendencia presenta características intermedias. **(b)** Mapa que muestra el ámbito actual de los chipes negroamarillos y los de cabeza amarilla. El gráfico circular muestra el porcentaje de individuos con mtDNA del chipe negroamarillo (en negro) y del chipe de cabeza amarilla (en blanco).

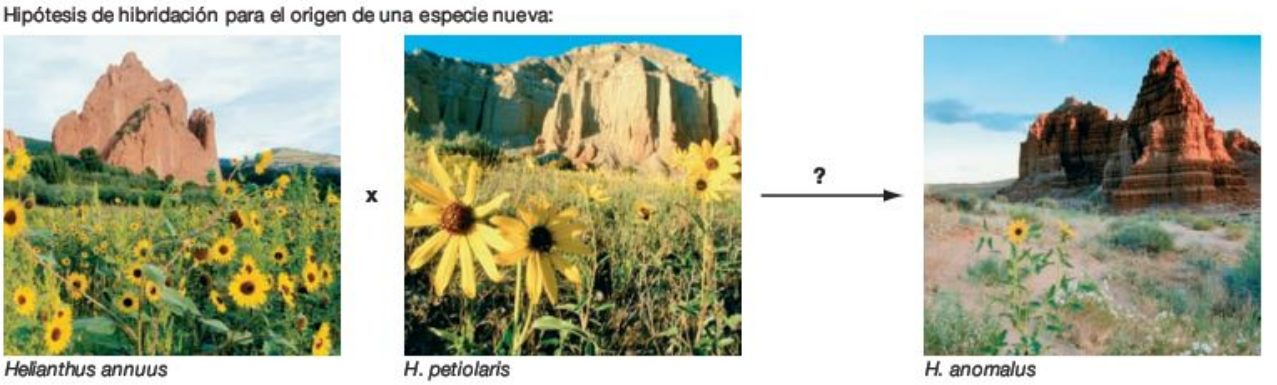


FIGURA 26.12 Se produce hibridación entre las especies de girasol. El *Helianthus anomalus* puede derivar mediante acontecimientos de hibridación entre *H. annuus* y *H. petiolarus*.

mero de cromosomas, por lo que no se produjo ningún acontecimiento de alopoliploidía o autopoliploidía.

Si esta interpretación es correcta, la hibridación debe agregarse a la lista de modos en que se forman nuevas especies. La hipótesis específica para este caso es que *H. annuus* y *H. petiolaris* estaban aislados y divergieron hasta convertirse en especies diferentes que más tarde comenzaron a cruzarse. La descendencia híbrida creó una tercera especie nueva que presentaba combinaciones únicas de alelos de cada especie progenitora y, por lo tanto, características diferentes. Esta hipótesis viene apoyada por la observación de que *H. anomalus* crece en hábitats mucho más secos que cualquiera de las dos especies progenitoras y presenta un aspecto diferenciado, una observación que indica que la combinación alélica exclusiva permitió a *H. anomalus* crecer en hábitats determinados.

Los biólogos pusieron a prueba la hipótesis de hibridación intentando recrear el acontecimiento de especiación en un experimento (**Figura 26.13**). Específicamente, mezclaron individuos de las dos especies progenitoras y criaron la descendencia en un invernadero. Cuando estos individuos híbridos maduraron, los investigadores mezclaron las plantas con otros individuos híbridos o volvieron a cruzarlos con individuos de una de las especies progenitoras. Este programa de cultivo continuó durante cuatro generaciones más antes de terminar el experimento. Por último, las líneas experimentales volvieron a cruzarse con las progenitoras dos veces y con otra descendencia híbrida tres, cruces con el objetivo de simular las mezclas que pudieran haber tenido lugar de forma natural.

Los híbridos experimentales se parecían a la especie híbrida natural, pero ¿se parecían a ella desde el punto de vista genético? Para responder a esta pregunta, el equipo investigador elaboró mapas genéticos de cada población utilizando una amplia serie de marcadores genéticos similares a los tipos de marcadores que se presentaron en los Capítulos 19 y 20. Puesto que cada población progenitora mostraba un gran número de marcadores exclusivos en sus genomas, el equipo de investigación esperaba identificar qué genes hallados en los híbridos experimentales procedían de qué especie progenitora.

Sus resultados se muestran en la sección «Resultados» de la Figura 26.13. La barra inferior de la ilustración representa una región llamada S en el genoma de la especie natural *Helianthus anomalus*. Según indica el pie, esta región contiene tres secciones de secuencias que también aparecen en *H. petiolaris* (indicadas por el color naranja) y dos que aparecen en *H. annuus* (que se muestran en color rojo). La barra superior muestra la composición de esta misma región en el genoma de las líneas híbridas experimentales. La observación clave en este punto es que la composición genética de los híbridos sintetizados coincide con la de la especie híbrida natural.

En efecto, los investigadores habían obtenido éxito en recrear un acontecimiento de especiación y sus resultados ofrecen un sólido apoyo a la hipótesis de hibridación como origen de *H. anomalus*. Los datos también resaltan el rango dinámico de posibles desenlaces como resultado del contacto secundario de dos poblaciones: fusión de las poblaciones, refuerzo de la divergencia, fundación de zonas híbridas estables, extinción de una población o creación de una especie nueva (**Tabla Resumen 26.4**).

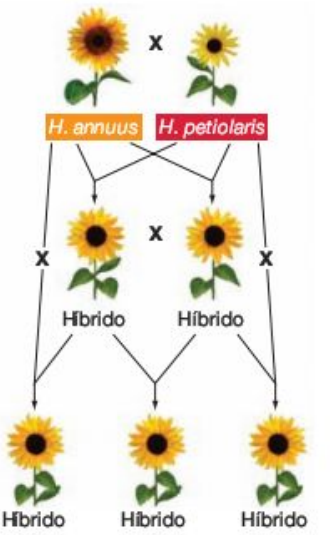
Experimento

Pregunta: ¿Pueden surgir nuevas especies mediante hibridación entre especies diferentes?

Hipótesis: *Helianthus anomalus* se originó mediante hibridación entre *H. annuus* y *H. petiolaris*.

Hipótesis nula: *Helianthus anomalus* no se originó mediante hibridación entre *H. annuus* y *H. petiolaris*.

Diseño del experimento:



1. Se emparejan *H. annuus* y *H. petiolaris* y se produce su descendencia.
2. Se unen híbridos F_1 o se cruzan con las especies progenitoras; se hace crecer la descendencia.
3. Debe repetirse durante cuatro generaciones más.

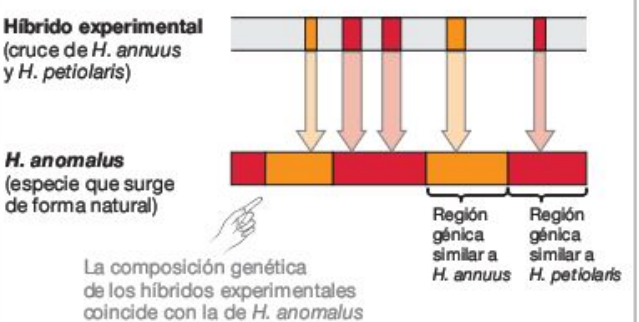
Predicción: Los híbridos experimentales presentarán la misma mezcla de genes de *H. annuus* y *H. petiolaris* que *H. anomalus* natural.

Predicción de hipótesis nula: Los híbridos experimentales no presentarán la misma mezcla de genes de *H. annuus* y *H. petiolaris* que *H. anomalus* natural.

Resultados:

Comparación del DNA de una región cromosómica llamada S:

(Sólo se analizaron las porciones de la región S en color)



Conclusión: Pueden surgir nuevas especies mediante hibridación entre especies existentes.

FIGURA 26.13 Prueba experimental de que pueden formarse especies nuevas en acontecimientos de hibridación.

TABLA RESUMEN **26.4** **Desenlaces del contacto secundario**

Desenlace posible	Descripción	Ejemplo
Fusión de las poblaciones	Las dos poblaciones se mezclan con libertad.	Tiene lugar siempre que entran en contacto poblaciones de la misma especie.
Refuerzo	Si la aptitud de la descendencia híbrida es baja, la selección natural favorece la evolución de aquellos rasgos que impidan el entrecruzamiento de las poblaciones.	Parece ser habitual en las especies de mosca del vinagre que ocupan las mismas zonas geográficas.
Formación de zonas híbridas	Hay una zona geográfica bien definida donde tiene lugar la hibridación. Esta zona puede cambiar con el tiempo o mantenerse estable.	Se han descrito muchas zonas híbridas estables; la zona híbrida entre los chipes de cabeza amarilla y los chipes negroamarillos y de cabeza amarilla parece haber ido variando con el tiempo.
Extinción de una población	Si una población o especie es un competidor mejor por los recursos compartidos, el peor competidor puede verse abocado a la extinción.	Los chipes negroamarillos pueden estar empujado a los chipes de cabeza amarilla a su extinción.
Creación de nuevas especies	Si la combinación de genes en la descendencia híbrida les permite ocupar hábitats diferenciados o utilizar recursos nuevos, pueden formar una especie nueva.	La hibridación entre girasoles dio lugar a una nueva especie con características únicas.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La especiación tiene lugar cuando las poblaciones de la misma especie quedan genéticamente aisladas por falta de flujo génico y, a continuación, divergen entre sí por medio de la selección, la deriva genética o la mutación.

Cuando no se produce flujo génico entre las poblaciones, la selección natural, la deriva genética y la mutación actúan de forma independiente sobre las poblaciones. Como resultado, las características genéticas y físicas de las poblaciones cambian con el tiempo. Por último, las poblaciones son tan diferentes que se reconocen como especies distintas, poblaciones independientes desde el punto de vista evolutivo. La especiación es un acontecimiento divisor en el que un linaje produce dos o más linajes descendientes independientes.

Deberías ser capaz de diseñar un experimento que pudiera dar como resultado, con tiempo suficiente, la producción de dos especies a partir de una población original única.

Las poblaciones pueden reconocerse como especies definidas si están aisladas de forma reproductiva una de otra, si presentan características morfológicas diferenciadas o si forman ramas independientes de un árbol filogenético.

Los investigadores utilizan varios criterios para probar si las poblaciones representan especies distintas. El concepto biológico de especie (bioespecie) se centra en el grado de hibridación entre las especies para determinar si está produciéndose. El concepto morfológico de especie (morfoespecie) infiere que se ha producido especiación si las poblaciones presentan rasgos morfológicos diferenciados. El concepto filogenético de *especie* (filoespecie) la define como el grupo monofilético mínimo en los árboles evolutivos que contienen poblaciones.

Deberías ser capaz de explicar si las poblaciones humanas se considerarían especies separadas desde el punto de vista de los conceptos biológicos, morfológicos y filogenéticos.

Las poblaciones pueden aislarse genéticamente entre ellas si ocupan diferentes zonas geográficas, si usan diferentes hábitats o recursos en la misma zona o si una población es poliploide y no puede aparearse con la otra.

La especiación con frecuencia ocurre cuando pequeños grupos de individuos colonizan un nuevo hábitat o cuando una población amplia continua se fragmenta en hábitats aislados. Se cree que la colonización es un modo importante de especiación en las islas, mientras que la división del ámbito puede ser un modo importante de especiación en áreas glaciales y en las especies que ocuparon el supercontinente Gondwana durante su ruptura.

Al contrario de las expectativas tradicionales, los biólogos han hallado que la especiación suele producirse mediante selección disruptiva cuando las poblaciones son simpátricas. De forma parecida, las mutaciones que producen poliploidía pueden desencadenar una especiación rápida en simpatría porque producen aislamiento reproductivo entre las poblaciones diploide y tetraploide.

Deberías ser capaz de evaluar si tu experimento en especiación (véase arriba) representa un caso de vicarianza, dispersión, uso diferente del hábitat o poliploidía.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Allopatric Speciation; Speciation by Changes in Ploidy

Cuando las poblaciones que han divergido vuelven a entrar en contacto, pueden fusionarse, continuar divergiendo, mantenerse parcialmente diferenciadas o producir descendencia que forme una especie nueva.

Si existe aislamiento precigótico, las poblaciones que vuelven a entrar en contacto probablemente continuarán divergiendo. De forma alternativa, el entrecruzamiento puede hacer que las poblaciones diferentes se fusionen en la misma especie. Los investigadores también han documentado que el contacto secundario puede producir refuerzo y aislamiento reproductivo completo, formación de zonas híbridas o creación de una nueva especie híbrida.

Deberías ser capaz de predecir el resultado de la hibridación cuando la descendencia híbrida presenta aptitud superior, inferior o igual a la de las poblaciones progenitoras.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué distingue una morfoespecie?
   a. Presenta características diferenciadas en tamaño, forma o color.
   b. Es una rama diferenciada en una filogenia de poblaciones.
   c. Está aislada de otras especies, desde el punto de vista reproductivo.
   d. Es un fósil de un momento específico en la historia de la Tierra.
2. Se produce vicarianza cuando:
   a. Las pequeñas poblaciones se fusionan en una grande.
   b. Una población se fragmenta en subpoblaciones aisladas.
   c. Los individuos colonizan un hábitat nuevo.
   d. Los individuos se dispersan y fundan una nueva población.
3. ¿Por qué la palabra «refuerzo» hace referencia a que la selección natural debería favorecer la divergencia y el aislamiento genético si las poblaciones presentan aislamiento poscigótico?
   a. La selección debería reforzar una aptitud elevada para la descendencia híbrida.
   b. La selección debería reforzar el hecho de que son «especies buenas» según el concepto de especie morfológica.
   c. La selección actúa porque la descendencia híbrida no se desarrolla o es estéril al madurar.
   d. Refuerza la selección para las divergencias que comenzaron cuando las especies estaban aisladas geográficamente.
4. ¿A cuáles de los siguientes grupos puede aplicarse el concepto biológico de especie?
   a. especies de aves que viven hoy en día
   b. dinosaurios
   c. bacterias
   d. arqueas
5. ¿Por qué se producen el aislamiento y la divergencia genéticos en los chinches de los higos, incluso cuando las poblaciones ocupan las mismas zonas geográficas?
   a. Las poblaciones diferentes se alimentan y aparean en tipos de frutos diferentes.
   b. Una población es tetraploide; las otras son diploides.
   c. Las plantas hospedadoras no nativas produjeron un acontecimiento de vicarianza.
   d. La longitud del pico ha cambiado por la selección disruptiva.
6. Cuando los ámbitos de especies diferentes se encuentran, puede formarse una «zona estable» ocupada por individuos híbridos. ¿Cómo es posible?
   a. Los individuos híbridos pueden presentar características intermedias ventajosas en una región determinada.
   b. Los individuos híbridos son siempre alopoliploides y, por lo tanto, incapaces de mezclarse con ninguna de las especies originales.
   c. La aptitud de los individuos híbridos puede ser menor y, por lo tanto, la selección juega muy en contra suya.
   d. Una especie disfruta de una ventaja selectiva de forma que, a medida que continúa la hibridación, la otra especie se extinguirá.

Respuestas: 1. a; 2. b; 3. d; 4. a; 5. a; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Elabora un esquema de las secciones y subsecciones de este capítulo. Rellénalo con notas sobre los enfoques experimentales y analíticos usados en los casos prácticos de cada tema. ¿Qué estudios representan la observación directa de la especiación y cuáles son estudios indirectos de los acontecimientos históricos?
2. En el caso de los gorriones costeros, ¿cómo entran en conflicto las especies identificadas mediante los conceptos biológico, morfológico y filogenético?
3. Explica por qué ocurre la deriva genética durante los acontecimientos de colonización. Explica por qué ocurre la selección natural después de los acontecimientos de colonización.
4. Explica por qué ocurren aislamiento y divergencia en los chinches de los higos. De los cuatro procesos evolutivos (mutación, flujo génico, deriva y selección), ¿qué dos son más importantes en este acontecimiento?
5. A diferencia de los gametos animales, las células reproductoras vegetales no se diferencian hasta una etapa tardía. Explica por qué es mucho más probable que las plantas produzcan gametos diploides y descendencia poliploide que los animales.
6. Resume los desenlaces posibles cuando las poblaciones que han estado separadas durante algún tiempo entran de nuevo en contacto y se hibridan. Explica la razón por la que la aptitud de la descendencia híbrida determina cada desenlace.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. En este momento está produciéndose gran cantidad de flujo génico entre las poblaciones humanas debido a los matrimonios mixtos entre personas de grupos étnicos y regiones del mundo diferentes. ¿Está aumentando o reduciendo este fenómeno las diferencias raciales en nuestra especie? Explica por qué.
2. Los seres humanos han introducido miles de especies en ubicaciones nuevas de todo el mundo. Pocas, si las hay, de estas colonizaciones han resultado en especiación. Usa estos datos para evaluar la hipótesis de que los acontecimientos fundadores desencadenan la especiación.
3. En el Capítulo 25 se dice que quince iguanas verdes colonizaron recientemente la isla de Anguila. Antes no había iguanas. Es probable que anteriormente vivieran en la isla de Guadalupe.
   - Esboza un estudio a corto plazo para probar que la deriva genética alteró la frecuencia de alelos en las dos poblaciones (la antigua población de Guadalupe y la nueva en Anguila).
   - Esboza un estudio a largo plazo diseñado para probar la hipótesis de que la selección natural producirá cambios en las características de las dos poblaciones con el tiempo.
4. En todo el mundo, los hábitats naturales se fragmentan en diminutas islas a medida que los suburbios, los ranchos y las granjas se expanden. Predice cómo cambiarán las frecuencias de alelos en estas poblaciones fragmentadas y, a continuación, predice el desenlace a largo plazo de la fragmentación global de hábitats. En ambos casos, explica tu razonamiento.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

La filogénesis y la historia de la vida

27

Una concha fosilizada de una amonita, grandes animales oceánicos relacionados con el calamar actual. Las últimas amonitas desaparecieron durante un acontecimiento de extinción masiva que se analiza en la Sección 27.5.

CONCEPTOS CLAVE

- Las filogenias y el registro fósil son las principales herramientas que usan los biólogos para estudiar la historia de la vida.
- La explosión cámbrica fue la rápida diversificación morfológica y ecológica animal que tuvo lugar durante el periodo cámbrico.
- Las radiaciones adaptativas son una pauta principal en la historia de la vida y ejemplos de la rapidez de diversificación asociada con nuevas oportunidades ecológicas e innovaciones morfológicas.
- Durante la historia de la vida se han producido varias extinciones masivas que eliminaron rápidamente la mayoría de las especies vivas de manera más o menos aleatoria.

Este capítulo trata del tiempo y el cambio. En concreto, trata de grandes periodos de tiempo y de un gran cambio en los organismos, ambos temas de difícil comprensión ya que nuestras vidas se miden en décadas, y nuestro conocimiento de la historia suele medirse en siglos o milenios, pero este capítulo analiza acontecimientos que tuvieron lugar durante millones e incluso miles de millones de años. Un millón de años es un concepto que supera completamente nuestra experiencia y casi nuestra imaginación.

El análisis de los profundos cambios que se producen en los organismos con el tiempo requiere práctica. Para ayudarte a comenzar, el capítulo inicia presentando las dos herramientas más importantes que utilizan los biólogos para reconstruir la historia de la vida: los árboles filogenéticos y el registro fósil. Las tres secciones restantes del capítulo exploran tres de los grandes acontecimientos en la historia de la vida: la diversificación inicial de los animales, el fenómeno denominado «radiación adaptativa» y el fenómeno que se conoce como «extinción masiva».

27.1 Herramientas para el estudio de la historia: los árboles filogenéticos

La historia evolutiva de un grupo de organismos se denomina **filogenia,** y suelen resumirse y mostrarse como un **árbol filogenético,** el cual muestra las relaciones entre antecesores y descendientes entre poblaciones y especies, y aclara las relaciones entre ellos. En un árbol filogenético, una **rama** representa una población en el tiempo; el punto en el que divergen dos ramas se denomina **nodo** (u horquilla) y representa el punto temporal en el que un grupo antecesor se divide en dos o más grupos descendientes, mientras que una **punta** (o nodo

terminal), el punto final de una rama, representa un grupo (una especie o un taxón mayor) que existe en la actualidad o uno que terminó en la extinción.

Los árboles evolutivos han aparecido en varias ocasiones en capítulos anteriores, a menudo con información apenas suficiente para la comprensión de un concepto nuevo. Ahora vamos a centrarnos en los árboles mismos: cómo se lee un árbol terminado y cómo se elaboran, en primer lugar, todas estas cuestiones por orden.

BioHabilidades 2 presenta las partes de un árbol filogenético y cómo leer uno. (Sería una idea *muy* buena revisar ese apartado ahora mismo). Aquí vamos a centrarnos sobre el modo en que los biólogos los elaboran.

¿Cómo calculan las filogenias los investigadores?

Los árboles filogenéticos son una manera muy eficaz de resumir los datos sobre la historia evolutiva de un grupo de organismos, pero, como cualquier otra pauta o medida de la naturaleza, desde la altura media de una persona en una población humana específica a la velocidad de un avión que pasa, las relaciones genealógicas entre las especies no pueden determinarse con absoluta certeza. En su lugar, las relaciones que muestra un árbol evolutivo se calculan a partir de los datos.

Para inferir las relaciones históricas entre las especies, los investigadores analizan las características morfológicas o genéticas de las especies, o ambas. Por ejemplo, para reconstruir las relaciones entre las especies fósiles de humanos, los científicos analizan los aspectos de los dientes, la mandíbula y la estructura del cráneo. Para reconstruir las relaciones entre las poblaciones humanas actuales, los investigadores suelen comparar las secuencias de bases de un gen particular.

La idea fundamental en la inferencia filogenética es que las especies estrechamente relacionadas deben compartir gran número de características, mientras que las especies apenas relacionadas deben compartir menos características, pero hay dos estrategias genéricas para utilizar los datos en la estimación de los árboles: el enfoque fenético y el enfoque cladístico.

El **enfoque fenético** para la elaboración de los árboles se basa en el cálculo de una estadística que resume la similitud general entre las poblaciones basándose en los datos. Por ejemplo: los investigadores podrían usar secuencias génicas para calcular una «distancia genética» total entre dos poblaciones, distancia genética que resume el porcentaje medio de bases en una secuencia de DNA que difiere entre dos poblaciones. A continuación, un programa informático elabora un árbol que agrupa las poblaciones más similares y coloca las poblaciones con más divergencias en las ramas más distantes.

El **enfoque cladístico** en la inferencia de los árboles se basa en el descubrimiento de que las relaciones entre las especies pueden reconstruirse mediante la identificación de caracteres derivados compartidos o **sinapomorfias** (literalmente, «unión-formas»), en las especies que están estudiándose. Una sinapomorfia es un rasgo que presentan algunos grupos de organismos y que no existe en ningún otro, y permiten a los biólogos el reconocimiento de **grupos monofiléticos,** también llamados **clados** o **linajes.** (Véanse Capítulo 26 y BioHabilidades 2). Por ejemplo, la piel y la lactancia son sinapomorfias que identifican a los mamíferos como un grupo monofilético. Las sinapomorfias son características compartidas porque derivan de los rasgos que existían en su antepasado común.

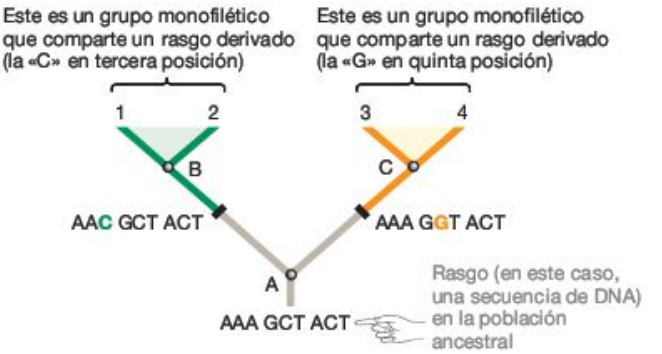


FIGURA 27.1 Las sinapomorfias identifican los grupos monofiléticos.

La **Figura 27.1** ilustra la lógica de un análisis cladístico. Cuando la población ancestral en la parte inferior de la figura se dividió en dos linajes descendientes en el nodo A, cada grupo descendiente comenzó a evolucionar de forma independiente y adquirió rasgos únicos, que derivan de su antepasado común por medio de la mutación, la selección y la deriva genética. Como ejemplo, los rasgos pueden ser una región específica del DNA que cambia según sigue:

AAA GCT ACT población ancestral

AAC GCT ACT población descendiente

AAA GGT ACT otra población descendiente

Cuando los dos linajes se dividen a su vez en los nodos B y C, las especies que resultan comparten las características derivadas. De esta forma, el antepasado en el nodo B y las especies 1 y 2 pueden reconocerse como un grupo monofilético. De forma parecida, el antepasado en el nodo C y las especies 3 y 4 pueden reconocerse como un grupo monofilético diferente. Cuando se han medido dichos rasgos, puede utilizarse un programa informático para identificar qué rasgos son exclusivos de cada grupo monofilético y, a continuación, colocar los grupos en un árbol en las relaciones correctas entre sí.

¿Cómo pueden los biólogos distinguir entre homología y homoplasia? Aunque la lógica tras los análisis fenético y cladístico es elegante, no carece de problemas. El problema principal es que algunos rasgos pueden ser similares en dos especies, no porque dichos rasgos estuvieran presentes en un antepasado común, sino porque evolucionaron de forma independiente rasgos similares en dos grupos con relaciones muy distantes. En el ejemplo que se da en la Figura 27.1, es posible que la especie 2 no esté tan estrechamente relacionada con la especie 1. Sus antepasados pueden haber presentado la secuencia TAT GGT AGT, que cambió a AAC GCT ACT debido a la mutación, la selección natural y la deriva genética que se produjeron de forma independiente en relación con los cambios en los antepasados de la especie 1.

Se produce **homología** («igual fuente») cuando los rasgos son similares debido a un antepasado común (véase Capítulo

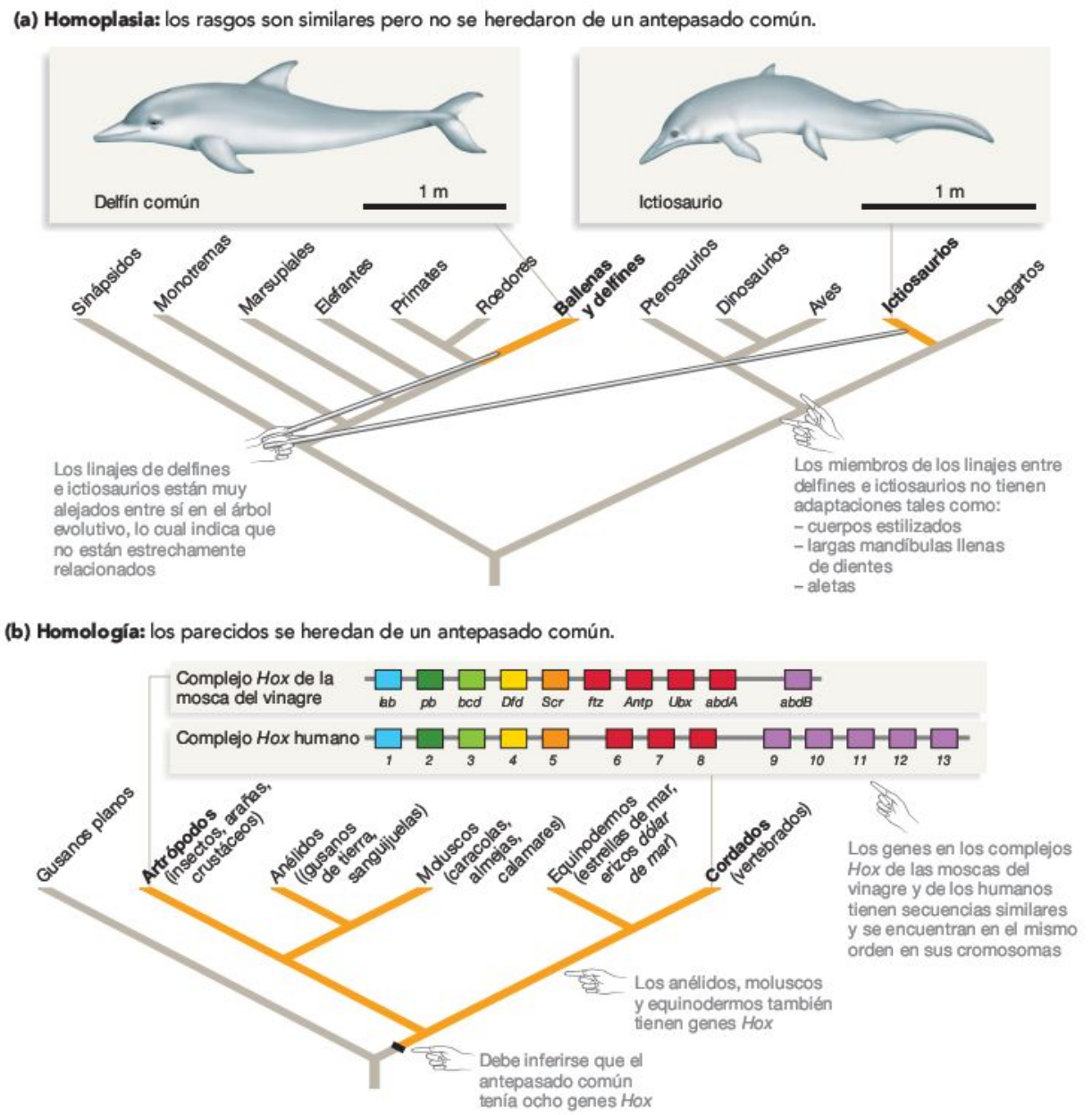


FIGURA 27.2 Homoplasia y homología: causas diferentes de similitud en los rasgos. (a) Los delfines y los icitiosaurios se parecen, pero no están estrechamente relacionados: los delfines son mamíferos, mientras que los ictiosaurios son reptiles. Puesto que sus rasgos similares no existían en el antepasado común de mamíferos y reptiles, los biólogos han deducido que los rasgos como los cuerpos estilizados, unos dientes afilados y las aletas evolucionaron de forma independiente en estos dos grupos. **(b)** Todos los grupos animales ilustrados en esta filogenia presentan complejos *Hox* similares a los ilustrados para las moscas del vinagre y los humanos.

24); se produce **homoplasia** («igual forma») cuando los rasgos son similares por razones diferentes a un antepasado común. Por ejemplo: los reptiles acuáticos denominados ictiosaurios eran sorprendentemente similares a los delfines de la actualidad (**Figura 27.2a**). Ambos son grandes animales marinos con cuerpos estilizados y grandes aletas dorsales; ambos cazan peces y los capturan entre mandíbulas alargadas llenas de dientes afilados como cuchillos. Pero nadie diría que los ictiosaurios y los delfines son parecidos porque los rasgos que comparten existieron en un antepasado común. Según muestra la filogenia en la Figura 27.2a, los análisis de otros rasgos indican que los ictiosaurios son reptiles, mientras que los delfines son mamíferos.

Basándose en estos datos, resulta lógico sostener que los parecidos entre ictiosaurios y delfines resultan de una **evolución convergente,** un proceso que ocurre cuando la selección natural favorece soluciones similares a los problemas planteados por una forma similar de sobrevivir. Pero los rasgos convergentes no tienen lugar en el antepasado común de la especie similar. Los cuerpos estilizados y las mandíbulas alargadas

llenas de dientes afilados contribuyen a que cualquier especie, independientemente de que sea reptil o mamífero, cace peces en las aguas abiertas. La evolución convergente es una causa habitual de homoplasia; que deriva en lo que los biólogos denominaron en un momento dado «rasgos análogos».

En muchos casos, la homología y la homoplasia son mucho más difíciles de distinguir que en el ejemplo de los ictiosaurios y los delfines. ¿Cómo reconocen los biólogos la homología en dichos casos? Como ejemplo, podemos considerar los genes *Hox* de los insectos y los vertebrados que se presentaron en el Capítulo 21. Aunque los insectos y los vertebrados compartieron un antepasado común hace casi 600-700 millones de años, los biólogos afirman que los genes *Hox* derivan de las mismas secuencias ancestrales. Hay varias líneas de pruebas que apoyan esta hipótesis:

- Los genes se organizan de forma similar. La **Figura 27.2b** muestra que estos genes se encuentran en complejos génicos tanto en insectos como en vertebrados y que presentan genes similares adyacentes entre sí en el cromosoma. Recuerda del Capítulo 20 que los genes con estas características se denominan *familias génicas*, cuya organización es casi idéntica entre las especies de insectos y de vertebrados.
- Todos los genes *Hox* comparten una secuencia de 180 pares de bases denominada *homeobox*, que se presentó en el Capítulo 21. El polipéptido codificado por el homeobox es casi idéntico en insectos y en vertebrados, y tiene una función similar: se une al DNA y regula la expresión de otros genes.
- Los productos de los genes *Hox* tienen funciones similares: identifican la localización de las células en los embriones. También se expresan con pautas similares en tiempo y espacio.

Además, muchos otros animales, en los linajes que se separaron de insectos y mamíferos, presentan genes similares. Esta es una observación de crucial importancia: si los rasgos similares que se encuentran en linajes con relación lejana son realmente similares debido a un antepasado en común, entonces deberían hallarse rasgos parecidos en muchos linajes que intervienen en el árbol de la vida. (Examina la filogenia de la Figura 27.2a y pregúntate si los rasgos análogos que se hallan en los ictiosaurios y los delfines cumplen con este criterio).

Ahora supongamos que un investigador decidiera inferir un árbol filogenético de un conjunto de rasgos morfológicos o secuencias de DNA. Sin tener ya un árbol a mano, puede resultar difícil o imposible decir qué rasgos son homólogos y cumplen las condiciones para ser sinapomorfias. Al igual que cualquier conjunto de datos contiene errores inevitables o «ruido», los conjuntos de datos utilizados para deducir las filogenias incluyen inevitablemente la homoplasia. Para reducir la posibilidad de que esta lleve a conclusiones erróneas sobre las especies que se encuentran más estrechamente relacionadas, los biólogos que utilizan enfoques cladísticos invocan el principio lógico de la **parsimonia.** Según este, el modelo o explicación más plausible es la que implica la mínima cantidad de cambio. Por ejemplo: un biólogo puede comparar todas las pautas de ramificación teóricamente posibles y contar el número de cambios en las secuencias de DNA que se necesitarían para producir cada modelo. Como ejemplo, el árbol de la

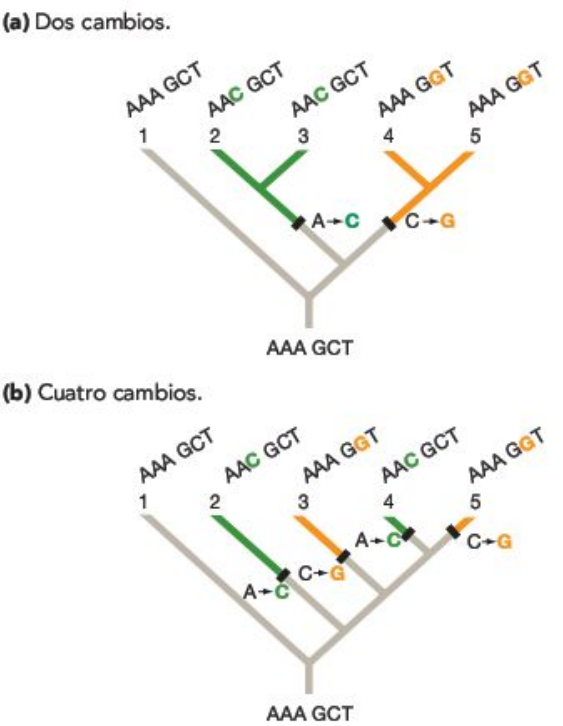


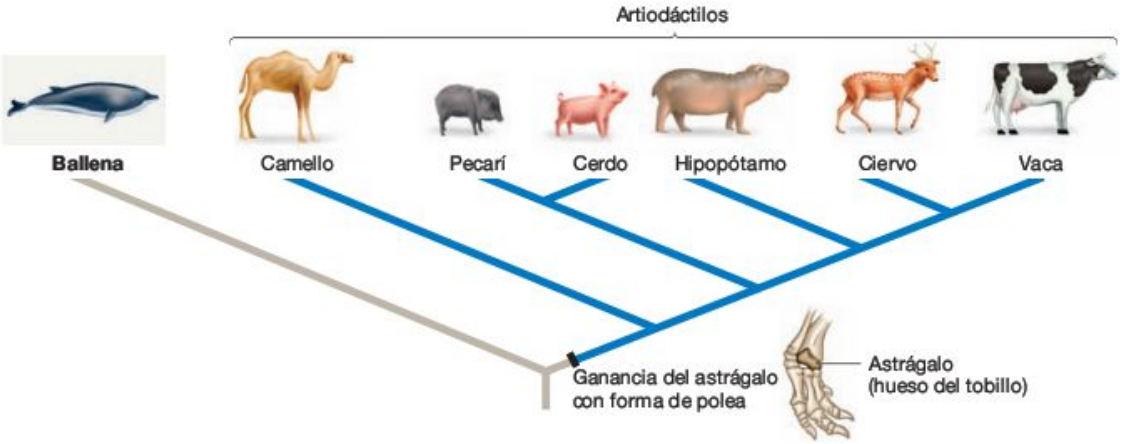
FIGURA 27.3 La parsimonia es un método para escoger entre los numerosos árboles posibles. Si estuvieras usando los datos de la secuencia de DNA para deducir la filogenia de cinco especies, son posibles muchos árboles diferentes. (Aquí se muestran dos). Con la parsimonia, el mejor árbol es el que exige los cambios mínimos para explicar las secuencias observadas en las cinco especies.

Figura 27.3a exige dos cambios en la secuencia de bases; el árbol de la **Figura 27.3b** exige cuatro. La evolución convergente y otras causas de homoplasia deberían ser poco habituales en comparación con la similitud debida a una descendencia compartida, por lo que el árbol que implique el número menor de cambios evolutivos totales debería ser el que refleje con mayor exactitud lo que realmente ocurrió durante la evolución. Si la pauta de ramificación en la Figura 27.3a es la más parsimoniosa de todos los árboles posibles, entonces los biólogos concluyen que es la representación más probable de la filogenia real basándose en los datos de que disponen.

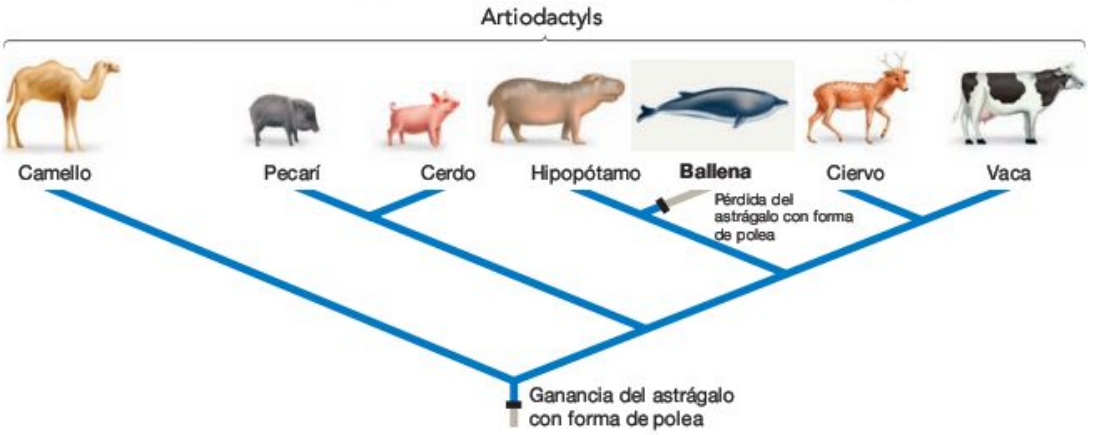
Evolución de la ballena: un caso histórico Como ejemplo del funcionamiento de un enfoque cladístico, podemos analizar las relaciones evolutivas de las ballenas y el linaje de mamíferos denominado artiodáctilos, que incluye vacas, ciervos e hipopótamos. Los miembros de este grupo tienen pezuñas y un número de dedos par. También comparten otra característica: la extraña forma de polea de un hueso del tobillo llamado «astrágalo». Las pezuñas y el número par de dedos junto con la forma del astrágalo es una sinapomorfia que identifica los artiodáctilos como un grupo monofilético. Estos datos respaldan el árbol que se muestra en la **Figura 27.4a.** Las ballenas no tienen astrágalo y se muestran como un grupo exterior a este árbol, es decir, una especie o grupo estrechamente relacionado con el grupo monofilético pero que no forma parte de él.

Cuando los investigadores comenzaron a comparar las secuencias de DNA de los artiodáctilos y otras especies de ma-

(a) El astrágalo es una sinapomorfia que identifica a los artiodáctilos como un grupo monofilético.



(b) Si las ballenas estuvieran relacionadas con los hipopótamos, debieron ocurrir dos cambios en el astrágalo.



(c) Los datos sobre la presencia y ausencia de genes SINE apoyan la estrecha relación entre las ballenas y los hipopótamos.

Locus	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Vaca	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Ciervo	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	?	1	1	0	0
Ballena	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0
Hipopótamo	0	?	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	?	1	0	0
Cerdo	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	?	?	0	0	0	1	1	1
Pecarí	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1
Camello	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

1 = gen presente
0 = gen ausente
? = todavía indeterminado

Las ballenas y los hipopótamos comparten cuatro genes SINE *únicos* (4, 5, 6 y 7)

FIGURA 27.4 Pruebas de que las ballenas y los hipopótamos forman un grupo monofilético. Basándose en un análisis mediante parsimonia del astrágalo en forma de polea, los biólogos apoyaban predominantemente las siguientes hipótesis: **(a)** un árbol que excluyera las ballenas de los artiodáctilos en comparación con **(b)** la hipótesis de que las ballenas son artiodáctilos y están estrechamente relacionadas con los hipopótamos. **(c)** Los datos sobre la presencia y ausencia de genes SINE apoyan la estrecha relación entre las ballenas y los hipopótamos.

EJERCICIO La presencia de los genes SINE 4, 5, 6 y 7 identifica hipopótamos y ballenas como partes un grupo monofilético. La presencia de los genes SINE 8, 11, 14, 15 y 17 identifica ciervos y vacas como parte de un grupo monofilético. Los genes SINE 10, 12 y 13 identifican hipopótamos, ballenas, ciervos y vacas como parte de un grupo monofilético. Elabora el mapa del origen de estos genes SINE en el árbol en el apartado (b). ¿Dónde se insertaron por primera vez los genes SINE 19 y 20 en los genomas de los artiodáctilos?

míferos, los datos mostraron que las ballenas comparten muchos rasgos similares con los hipopótamos, unos resultados que apoyan el árbol que se muestra en la **Figura 27.4b.** El árbol respaldado por los datos de DNA entra en conflicto con el árbol basado en los datos morfológicos, porque implica que el astrágalo con forma de polea evolucionó en los artiodáctilos y, a continuación, se perdió durante la evolución de las ballenas. El árbol de la Figura 27.4b implica dos cambios en el astrágalo (una ganancia y una pérdida de astrágalo), mientras que el árbol en la Figura 27.4a implica solo uno (una única ganancia). En términos de la evolución de los astrágalos, el árbol «ballenas + hipopótamos» es menos parsimonioso que el árbol «las ballenas no son artiodáctilos».

El conflicto entre los grupos de datos se resolvió cuando los investigadores analizaron la distribución de las secuencias de genes parasíticos denominados **SINE (elementos nucleares breves intercalados)** que ocasionalmente se insertan en los genomas de los mamíferos. Estos son elementos que pueden transponerse, de forma similar a los LINE que se presentaron en el Capítulo 20. Según muestran los datos de la **Figura 27.4c,** las ballenas y los hipopótamos comparten varios tipos de SINE que no se encuentran en otros grupos. En concreto, las ballenas y los hipopótamos comparten los SINE con números 4, 5, 6 y 7; otros genes SINE se encuentran en algunos artiodáctilos pero no en otros, mientras que los camellos carecen en absoluto de ellos. Para explicar estos datos, los biólogos han planteado la hipótesis de que no había SINE en la población ancestral para todas las especies de estudio. Sin embargo, tras la ramificación que llevó a la separación entre los camellos y los demás artiodáctilos se insertaron diferentes SINE en los genomas de las poblaciones descendientes. Como resultado, la presencia de un SINE específico representa un carácter derivado. Puesto que las ballenas y los hipopótamos comparten cuatro de estos rasgos derivados, es lógico concluir que estos animales se encuentran estrechamente relacionados. Si comprendes este concepto, debes poder explicar por qué los SINE numerados de 4 a 7 son sinapomorfias que identifican a ballenas e hipopótamos como grupo monofilético y por qué es muy poco probable que la similitud entre estos SINE represente homoplasia.

Según estos datos, la mayoría de los biólogos aceptaron que la filogenia mostrada en la Figura 27.4b es la estimación más exacta de la historia evolutiva. De acuerdo con ella, las ballenas son artiodáctilos y comparten un antepasado común relativamente reciente con los hipopótamos. Esta observación inspiró la hipótesis de que tanto las ballenas como los delfines descienden de una población de artiodáctilos que pasaron la mayor parte de su tiempo alimentándose en aguas poco profundas, al igual que hacen hoy en día los hipopótamos.

Recientemente esta hipótesis recibió un apoyo espectacular: en 2001 dos equipos de investigadores anunciaron los descubrimientos independientes de artiodáctilos fósiles que estaban claramente relacionados con las ballenas y, sin embargo, tenían un astrágalo en forma de polea. Una de estas especies aparece en la parte superior de la ilustración en la Figura 27.4b. La combinación de los datos filogenéticos y los datos del registro fósil ha aclarado la evolución de un grupo de mamíferos especialmente interesante. ¿Qué más tienen que decir los fósiles?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las filogenias pueden estimarse encontrando sinapomorfias que identifican grupos monofiléticos.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar si los rasgos que se indican a continuación representan homoplasia u homología: el pelo en los humanos y en las ballenas; la gran pérdida de pelo en humanos y ballenas; las extremidades en humanos y ballenas; el comportamiento social en algunas ballenas (p. ej., los delfines) y los humanos.
2) Explicar por qué la presencia o ausencia de algunos genes SINE específicos sirve de sinapomorfia que apoya la hipótesis de que las especies de vacas y ciervos forman un grupo monofilético.

27.2 Herramientas para el estudio de la historia: el registro fósil

Los análisis filogenéticos son técnicas potentes de inferir el orden en el que tuvieron lugar los acontecimientos durante la evolución y comprender cómo se relacionan algunos grupos específicos de especies. Pero solo el registro fósil ofrece pruebas directas sobre el aspecto que tenían los organismos que vivían en el pasado, dónde lo hacían y cuándo existieron. Un **fósil** es toda prueba física de un organismo que vivió en el pasado. El **registro fósil** es el conjunto total de fósiles encontrados en todo el mundo y se alberga en miles de colecciones, tanto privadas como públicas.

Vamos a revisar cómo se forman los fósiles, analizar los puntos fuertes y débiles del registro fósil y, a continuación, resumir los principales acontecimientos que han tenido lugar en la historia de aproximadamente 3.500 millones de años de vida. (Aunque la mayor parte de las pruebas sugiere que la vida surgió hace 3.400-3.600 millones de años, continúa la investigación al respecto).

¿Cómo se forman los fósiles? La mayoría de los procesos de formación fósil comienza cuando un organismo, en parte o en su totalidad, queda enterrado en ceniza, arena, barro u otro tipo de sedimento. Consideremos una serie de acontecimientos que comienza cuando cae un árbol en un pantano. La **Figura 27.5** ilustra las hojas del árbol que caen en un trozo de barro, donde quedan enterradas en el suelo y los desechos antes de pudrirse. El polen y las semillas se asientan en la parte inferior del pantano, donde el proceso de descomposición es lento. El agua estancada es demasiado ácida y demasiado pobre en oxígeno como para dar alimento a grandes poblaciones de bacterias y hongos, por lo que gran parte de este material queda enterrado intacto sin descomponerse. El tronco y las hojas que quedan por encima de la superficie del agua se pudren con bastante rapidez, pero a medida que las piezas se separan, también se van hasta el fondo y quedan enterradas.

Una vez tiene lugar el enterramiento, pueden ocurrir varias cosas: si no se produce descomposición, los restos orgánicos

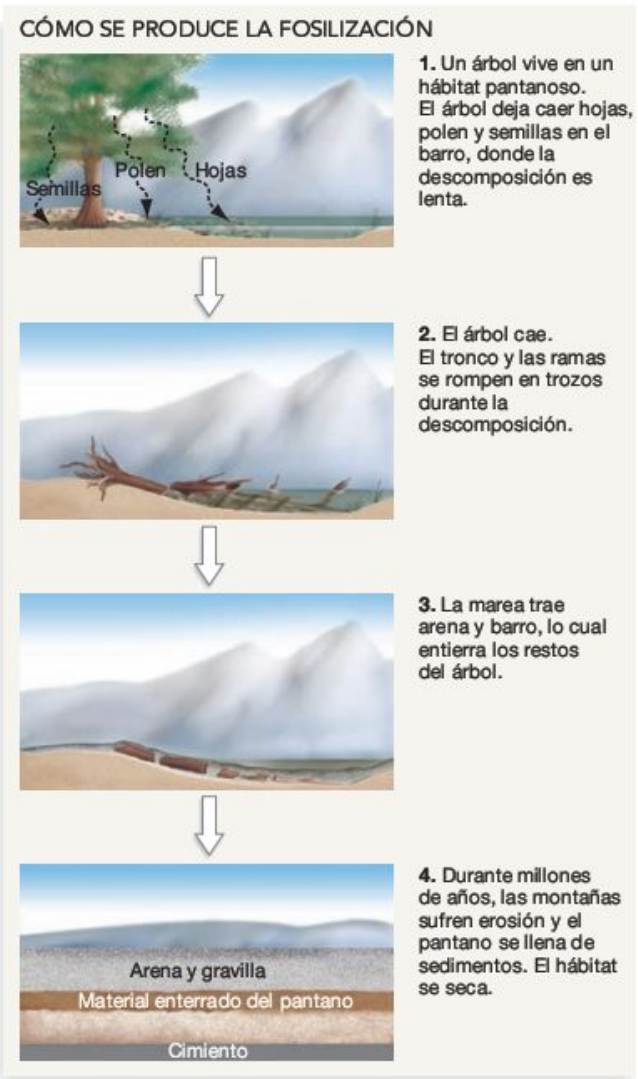


FIGURA 27.5 La fosilización conserva los rastros de los organismos que vivieron en el pasado. La fosilización ocurre con más facilidad cuando los restos de un organismo se entierran en sedimentos, donde la descomposición es lenta.

pueden conservarse intactos, como el polen fósil de la **Figura 27.6a.** De otra forma, si se acumulan los sedimentos encima del material y se quedan cementados en rocas como la lodolita o el esquisto, el peso de los sedimentos puede comprimir el material orgánico que se encuentra debajo y convertirlo en una delgada película carbonácea. Esto es lo que le ocurrió a la hoja de la **Figura 27.6b.** Si los restos se descomponen *después* de quedar enterrados, como la rama de la **Figura 27.6c,** el hueco que queda puede llenarse de minerales disueltos y crear un fiel **vaciado de escayola** de ellos. Si los restos se pudren con extrema lentitud, los minerales disueltos pueden infiltrar gradualmente el interior de las células y endurecerse hasta convertirse en piedras, formando un fósil permineralizado, como la madera petrificada (**Figura 27.6d**).

Después del transcurso de muchos siglos, los fósiles pueden quedar expuestos en la superficie por muchos mecanismos, entre ellos la erosión, el corte de una carretera o la minería a cielo abierto. Si los investigadores encuentran un fósil, pueden prepararlo para su estudio eliminando con gran cuidado la roca circundante. Si la especie representada es nueva, los investigadores describen su morfología en una publicación científica, nombran la especie, hacen un cálculo aproximado de su edad basándose en las fechas asignadas a las capas de roca cercanas y añaden la muestra a una colección de forma que se encuentre disponible para su estudio por otros investigadores. Ahora ya forma parte del registro fósil. Esta es la base de datos de información que corrobora gran parte de la investigación que se incluye en este capítulo.

La posibilidad que acaba de presentarse se basa en unas condiciones ideales para la fosilización: el árbol cayó en un entorno donde la descomposición era lenta y el enterramiento rápido. En la mayoría de los hábitats se da la situación opuesta: la descomposición es rápida y el enterramiento es lento. Por tanto, en realidad la fosilización es un acontecimiento muy raro. Para apreciar este punto, puede tenerse en cuenta que hay diez ejemplares del primer pájaro que apareció en el registro fósil, el *Archaeopteryx*, todos ellos encontrados en el mismo lugar en Alemania donde se recoge la piedra caliza para la impresión (el nombre específico del pájaro es *Lithographica)*. Si aceptas una cifra estimada de la población de aves del tamaño de un cuervo en los hábitats húmedos en el norte de Europa, tendremos una población estimada de unos 10.000 y una esperanza de vida de 10 años, y si aceptas que el cálculo actual es que la especie existió durante unos

FIGURA 27.6 Los fósiles se forman de varias maneras. Diferentes procesos de conservación dan lugar a tipos de fósiles distintos.

2 millones de años, el cálculo indica que vivieron unos 2.000 millones de *Archaeopteryx*. Pero, hasta donde llegan los conocimientos actuales, solo se fosilizaron uno de cada 200.000.000 de individuos. Para esta especie, la probabilidad de convertirse en fósil era casi cuarenta veces peor que la tuya de ganar el premio gordo de la lotería.

Limitaciones del registro fósil Antes de estudiar cómo se utiliza el registro fósil para responder a las preguntas sobre la historia de la vida, es fundamental revisar la naturaleza de este archivo y reconocer varias características:

- *Sesgo por hábitat* Puesto que el enterramiento en sedimentos resulta tan crucial para la fosilización, hay un importante sesgo en la base de datos según el hábitat. Hay mucha más probabilidad de que los organismos que viven en áreas donde se depositan de forma activa los sedimentos, incluyendo playas, marismas y pantanos, formen fósiles de la que tienen los organismos que viven en otros hábitats. Dentro de estos, los organismos que viven hundidos como las almejas, que ya están bajo tierra, enterrados previamente, en el momento de la muerte y, por ello, tienen muchas más probabilidades de fosilizarse. Los organismos que viven por encima del suelo en bosques secos, pastizales y desiertos tienen mucha menos probabilidad de fosilizarse.
- *Sesgo taxonómico* La lentitud de la desintegración es casi siempre esencial para la fosilización, por lo que los organismos con partes duras, como huesos o cáscaras, tienen más probabilidades de dejar pruebas fósiles. Este requisito introduce un robusto sesgo taxonómico en el registro: las almejas, caracoles y otros organismos con partes duras tienen una tendencia mucho mayor de preservación que los gusanos. Un sesgo similar lo sufren los tejidos en los organismos; por ejemplo, los granos de polen están encapsulados en una cubierta externa dura resistente a la descomposición, por lo que se fosilizan con mucha mayor facilidad que las flores. Los dientes son el fósil mamífero más habitual, sencillamente porque son muy duros y resistentes a la corrosión. El registro fósil abunda en dientes de tiburón, pero los huesos de tiburón, que son cartilaginosos, casi no existen en dicho registro.
- *Sesgo temporal* Los fósiles recientes son mucho más numerosos que los antiguos. Para comprender la razón, debe tenerse en cuenta que, cuando convergen dos placas tectónicas terrestres, el borde de una suele quedar hundido bajo la otra. Las rocas que componen el borde de la placa descendiente se ven fundidas o alteradas de forma radical por el aumento del calor y la presión que encuentran al moverse hacia abajo, hacia el interior de la Tierra, alteraciones que eliminan todo fósil en la roca. Además, las rocas con fósiles en la tierra están constantemente sufriendo roturas y destrucción por la erosión del viento y el agua. Cuánto más antiguo es un fósil, más probable es su destrucción.
- *Sesgo por abundancia* Puesto que la probabilidad de fosilización es tan baja, el registro fósil tiende a ser de las especies más comunes. Los organismos abundantes, extendidos y presentes en la Tierra durante largos periodos dejan pruebas con mucha mayor frecuencia que las especies raras, locales o efímeras.

En resumen: la base de datos fósil representa una muestra extremadamente no aleatoria del pasado. Los **paleontólogos,** los científicos que estudian los fósiles, reconocen que se limitan a hacer preguntas sobre segmentos del árbol de la vida diminutos y dispersos. No obstante, como muestra este capítulo, el registro es una cueva del tesoro científico. El análisis de los fósiles es el único modo con el que cuentan los científicos de examinar el aspecto físico de las formas extintas e inferir cómo vivieron. El registro fósil es como una biblioteca antigua, llena de volúmenes que nos proporcionan indicios de cómo fue la vida millones de años antes de la aparición de los humanos.

Cronograma de la vida La **Figura 27.8** muestra algunos de los puntos de datos más significativos en el registro fósil. La mayoría de los datos en los cronogramas son «primicias evolutivas» que documentan importantes innovaciones en la historia de la vida. En casi todos los casos, las fechas que se dan se calcularon mediante una técnica denominada «datación radiométrica», basada en las velocidades de descomposición bien estudiadas de algunos isótopos radiactivos. Cuando esta datación no es posible, los acontecimientos clave en la historia de la vida pueden datarse usando los enfoques moleculares que presenta el **Cuadro 27.1.** Debe recordarse que los eones, las eras y los periodos de la figura no representan intervalos temporales regulares porque se identificaron y denominaron mucho antes de que pudieran utilizarse las técnicas de datación radiométrica y molecular. Puesto que el registro fósil y los esfuerzos de datación de los fósiles están mejorando continuamente, el cronograma de la Figura 27.8 es un trabajo en desarrollo.

Al analizar la figura, debe recordarse que el cronograma se divide en cuatro segmentos y que hay comentarios sobre los tipos de organismos presentes, la naturaleza del clima, los acontecimientos geológicos importantes y las posiciones de los continentes, para cada segmento.

- La Figura 27.8a esboza el intervalo entre la formación de la Tierra, hace unos 4.600 millones de años, y la aparición de la mayoría de los grupos animales hace aproximadamente 542 millones de años. El intervalo completo se conoce como el **precámbrico,** que se divide en los eones hadeano o hádico, arqueozoico o arqueano y proterozoico. Lo que debe recordarse de esta época es que (1) la vida fue exclusivamente unicelular durante la mayor parte de la historia de la Tierra y (2) el oxígeno estuvo prácticamente ausente en los océanos y la atmósfera durante casi los 2.000 años siguientes al origen de la vida.
- El intervalo entre los 542 millones de años y el presente se denomina el eón fanerozoico y se divide en tres eras, cada una de las cuales se divide a su vez en intervalos llamados «periodos».
- La Figura 27.8b resume la **era paleozoica** («vida antigua»), que comienza con la aparición de gran número de linajes animales y termina con la desaparición de casi todas las formas de vida multicelulares al final del periodo pér-

CUADRO 27.1 El reloj molecular

Varios investigadores han propuesto que se complemente el registro fósil con información procedente de las moléculas en las especies vivas. Esta hipótesis, denominada **reloj molecular,** se basa en el análisis de las mutaciones silenciosas (Capítulo 16) y otros cambios en el DNA que no afectan al funcionamiento de los genes y que no se ven afectados por la selección natural, pero pueden aumentar hasta alcanzar la fijación mediante deriva genética. La investigación ha demostrado que, si las tasas de mutación se mantienen constantes en el tiempo, la deriva fija las mutaciones a una velocidad constante. Por ejemplo, podemos analizar los datos en la hemoglobina, una proteína. Un biólogo comparó la secuencia de aminoácidos de esta molécula en los vertebrados, de tiburones a humanos.

Cuando elaboró el gráfico del número de diferencias entre los aminoácidos de las especies en relación con la fecha de divergencia de las especies según el registro fósil, obtuvo la imagen que se muestra en la **Figura 27.7.** La evolución de la hemoglobina parece realizarse a velocidad constante en el tiempo.

Para ver cómo los investigadores usan los relojes moleculares para complementar el registro fósil, podemos estudiar algunos análisis recientes de la evolución humana. Hasta el momento se han identificado siete especies fósiles de *homo;* los primeros fósiles de nuestra especie, *H. sapiens,* aparecen hace unos cien mil años, pero *sapiens* debía estar presente antes de esto. La pregunta es: ¿cuándo surgió, de hecho, el *Homo sapiens?* Un equipo de investigadores utilizó un reloj molecular para responder a esta pregunta. El grupo comparó los genomas mitocondriales completos secuenciados de personas africanas, europeas y japonesas para obtener unos datos que permitieron al equipo estimar el número de bases en el DNA mitocondrial (mtDNA) que habían cambiado con la divergencia de las poblaciones humanas. Para calcular cuánto tardaron en desarrollarse estas diferencias genéticas, los investigadores también secuenciaron el mtDNA de nuestros familiares más cercanos, el orangután y los monos africanos.

Según el registro fósil, los orangutanes y los monos africanos divergieron hace 13 millones de años. Al dividir el número de bases que difieren en el mtDNA de los orangutanes y los monos africanos por un millón de años, los investigadores llegaron a una cifra estimada de cambios de mtDNA anual, a la velocidad de 7×10^{-8} por base por año.

La cantidad total de divergencia entre las secuencias que se observaron entre las dos especies debería ser igual a la velocidad de evolución de la secuencia x el momento en que se produjo la divergencia x 2.

Cuando los investigadores utilizaron esta ecuación con su cálculo del número de bases en el mtDNA que había cambiado a medida que divergían las poblaciones humanas, llegaron a la conclusión de que el antepasado común más reciente de todos los seres humanos vivos vivió hace 125.000-161.000 años.

Las grandes especies de mamíferos suelen durar en el registro fósil unos 1,5 millones de años antes de la extinción. *H. sapiens,* entonces, es una especie relativamente joven.

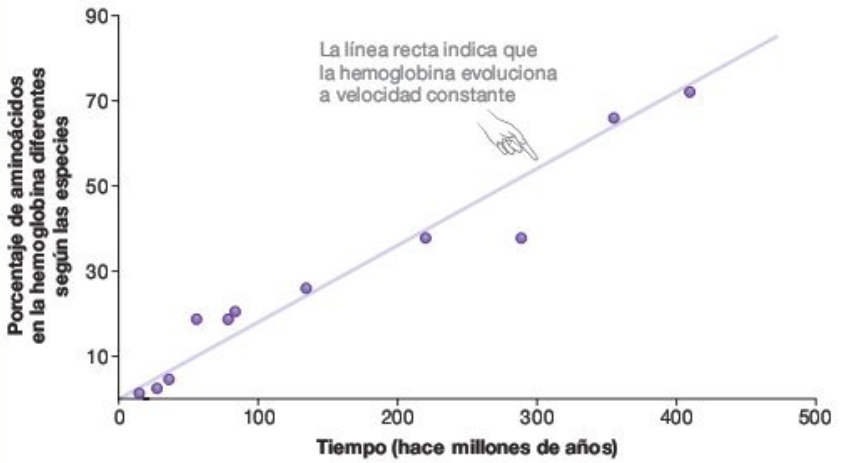


FIGURA 27.7 Un conjunto de datos que apoya la hipótesis del reloj molecular. Para interpretar este gráfico, debe tenerse en cuenta que el punto en la parte superior derecha representa una comparación de proteínas de la hemoglobina en los tiburones y los mamíferos. Según el registro fósil, los tiburones se separaron de los demás vertebrados hace unos 450 millones de años. Los otros puntos de datos representan comparaciones entre otras especies de vertebrados.

PREGUNTA ¿Con qué velocidad avanza este reloj? Es decir, ¿qué porcentaje de aminoácidos en la hemoglobina cambia por cada cien millones de años, de media?

mico. El paleozoico vio el origen y la diversificación inicial de los animales, plantas terrestres y hongos, además de la aparición de los animales terrestres.

- La **era mesozoica** («vida media») se esboza en la Figura 27.8c. Este intervalo se conoce como «la era de los reptiles», comienza con los acontecimientos de extinción al final del pérmico y termina con la extinción de los dinosaurios y otros grupos en el límite entre el periodo cretácico y el paleógeno. En los medios terrestres del mesozoico, las gimnospermas fueron las plantas dominantes y los dinosaurios, los vertebrados dominantes.

- La Figura 27.8d destaca la **era cenozoica** («vida reciente»), que se divide en el periodo paleógeno y el neógeno. El cenozoico se conoce en ocasiones como «la edad de los mamíferos», porque estos se diversificaron tras la desaparición de los dinosaurios. En tierra, las angiospermas fueron

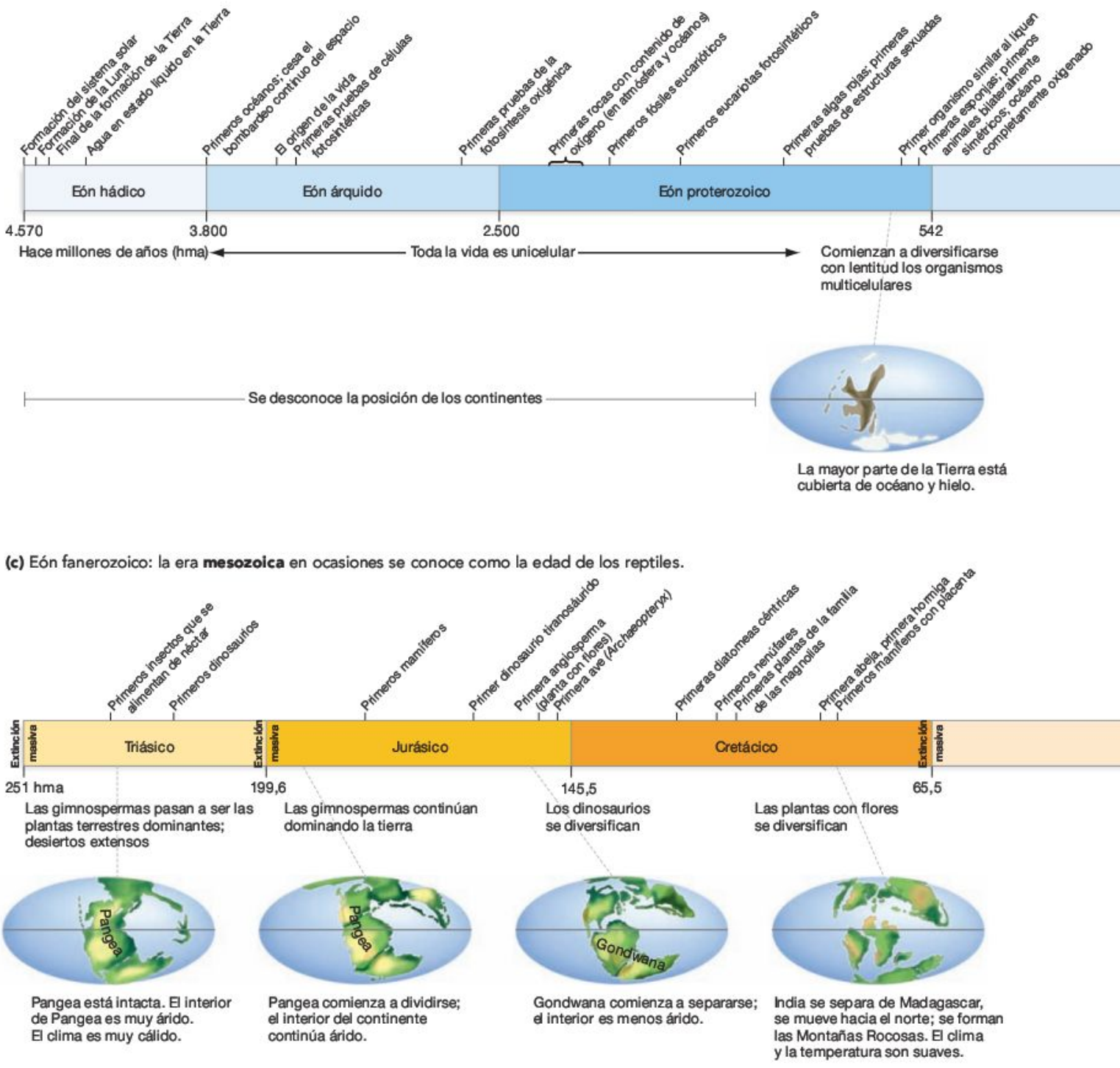
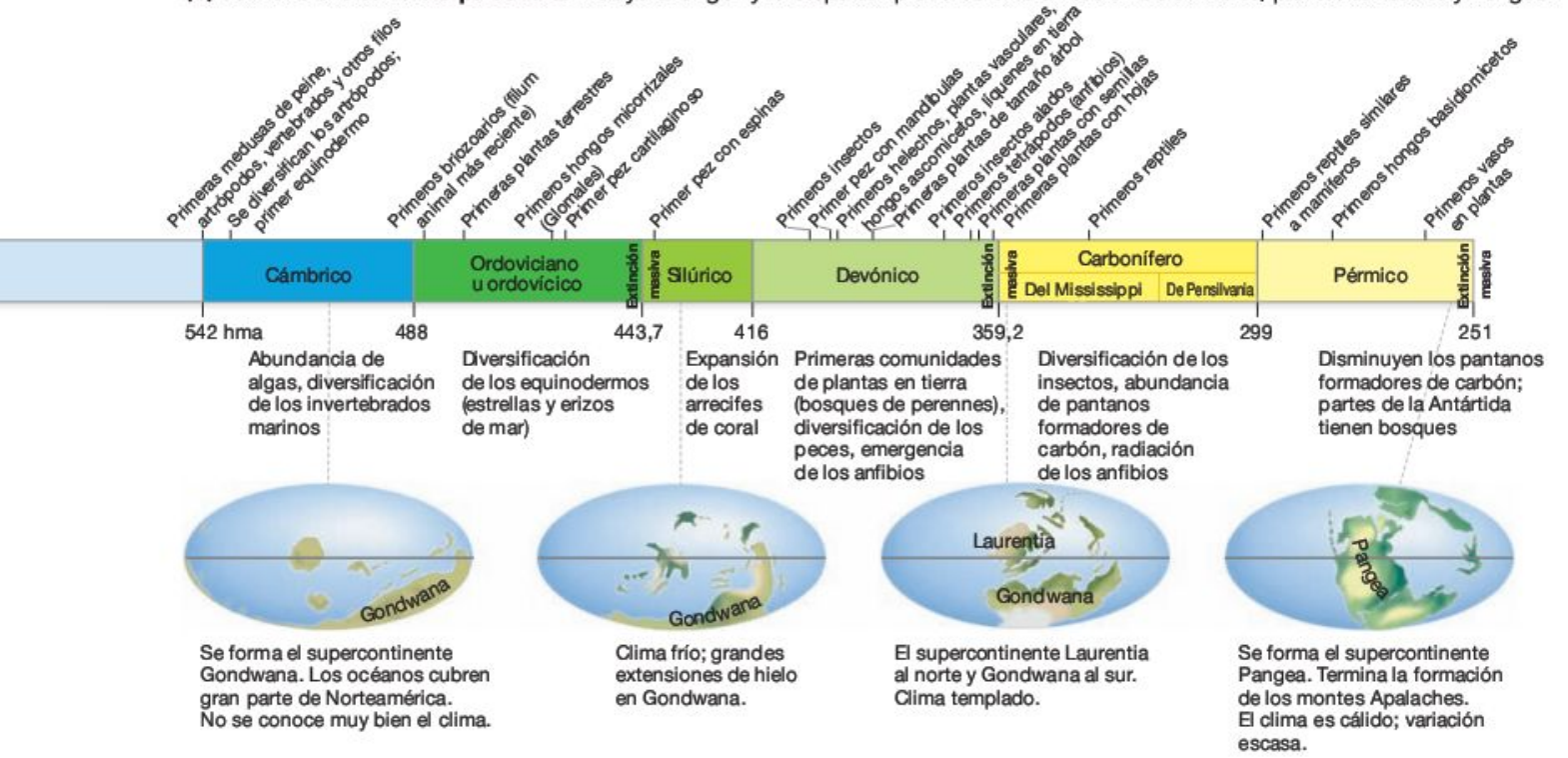
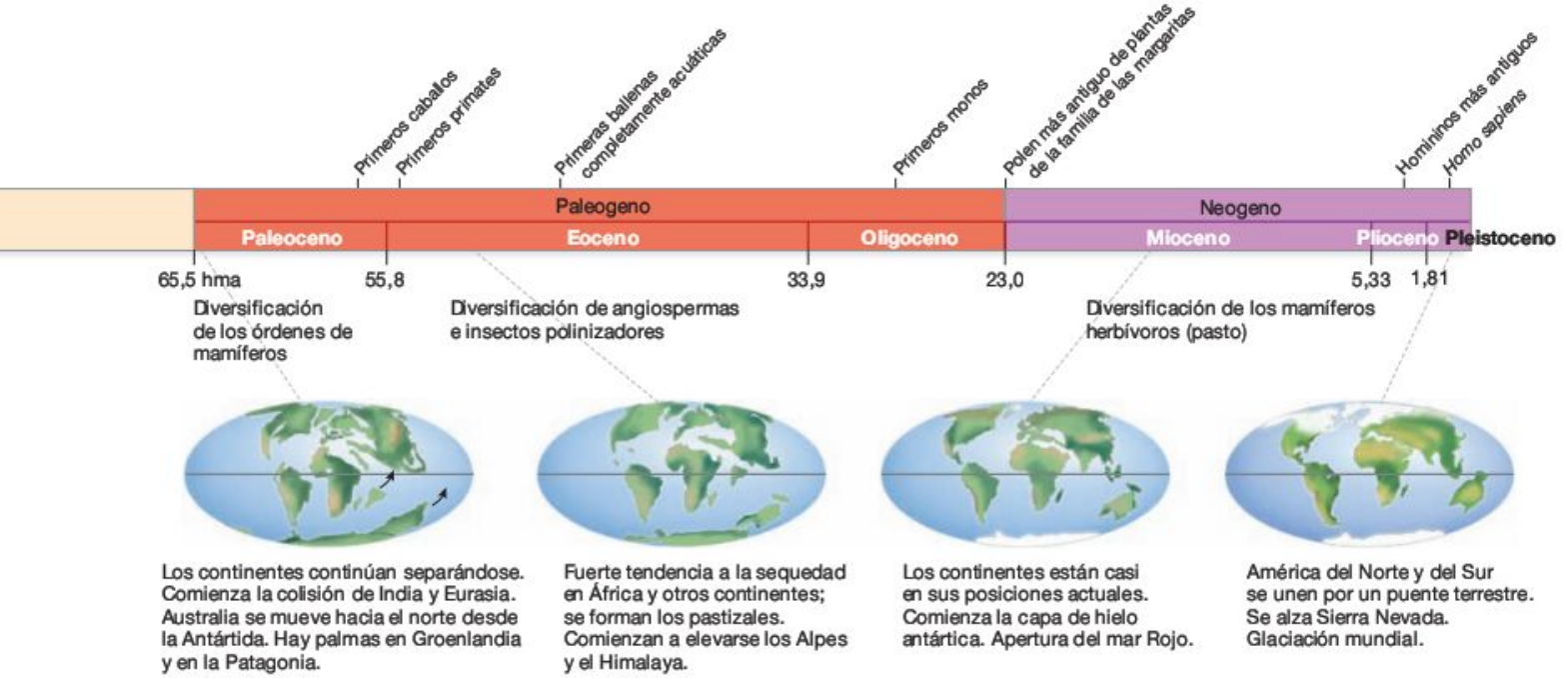


FIGURA 27.8 Cronograma de la vida. Acontecimientos importantes en la historia de la Tierra y de la vida detallados para las eras **(a)** precámbrica, **(b)** paleozoica, **(c)** mesozoica y **(d)** cenozoica. Los eones hádico, árquico y proterozoico son grandes periodos de tiempo; el eón fanerozoico se compone de las eras paleozoica, mesozoica y cenozoica.

(b) Eón fanerozoico: la **era paleozoica** incluyó el origen y la etapa temprana de diversificación de animales, plantas terrestres y hongos.



(d) Eón fanerozoico: la **era cenozoica** se conoce como la edad de los mamíferos.



las plantas dominantes y los mamíferos, los vertebrados dominantes. Los acontecimientos actuales se consideran parte de la era cenozoica.

Los datos de la Figura 27.8 muestran que la naturaleza de la vida ha cambiado radicalmente desde la aparición de la primera célula en la Tierra. Aunque los cambios que han tenido lugar durante los últimos 3.400 millones de años se han documentado bien en el registro fósil, la cantidad de tiempo implicado es de difícil comprensión para la mente humana. Un semestre puede parecer largo para un estudiante universitario pero, en relación con la historia de la Tierra, un periodo de 100.000 años o incluso un millón de años es solo un parpadeo.

27.3 La explosión cámbrica

Los árboles filogenéticos y el registro fósil dan a los investigadores unas potentes herramientas para comprender cómo era la vida de los millones de años anteriores a la existencia de los biólogos. Cuentan miles de historias sobre los cambios bruscos que ocurrieron durante la historia de la Tierra, pero aquí solo disponemos de espacio para analizar apenas algunos de los acontecimientos más dramáticos. Comencemos con la investigación sobre el origen y las primeras etapas en la diversificación de los animales.

Los primeros animales aparecieron en el registro fósil hace unos 570 millones de años y, poco después, se produjo una explosión de diversificación, al inicio del periodo cámbrico. Esta diversificación se produjo de forma tan rápida que se ganó un sobrenombre: la **explosión cámbrica.**

Resulta difícil apreciar el drama de este acontecimiento sin recordar que casi todas las formas de vida fueron unicelulares durante casi 3.000 millones de años después del origen de la vida. Las excepciones fueron varios linajes de algas multicelulares, que aparecen en el registro fósil hace aproximadamente 1.000 millones de años, pero los antepasados de los animales continuaban siendo criaturas unicelulares con cilios o flagelos, probablemente no demasiado diferentes de algunos de los eucariotas acuáticos que viven en la actualidad. Entonces, hace unos 565 millones de años, aparecieron en el registro fósil los primeros animales: esponjas, medusas y quizá gusanos sencillos. Apenas 50 millones de años más tarde, aparecieron prácticamente todos los grupos principales de animales. En un periodo relativamente breve, evolucionaron y surgieron criaturas con caparazón, exoesqueletos, esqueletos internos, patas, cabezas, colas, ojos, antenas, mandíbulas como las del tiburón, cuerpos segmentados, músculos y cerebros. Fue sin duda el periodo más espectacular de cambio evolutivo en la historia de la vida.

Al combinar las pruebas del registro fósil con la reconstrucción filogénica, los investigadores han comenzado a aclarar el cronograma y la secuencia de los acontecimientos clave.

Fósiles cámbricos: una visión general

La explosión cámbrica se ha documentado gracias a tres importantes conjuntos de fósiles que registran el estado de la vida animal hace 570 millones de años, entre 565 y 542 millones de años, y entre 525 y 515 millones de años. Las especies recogidas de cada uno de estos intervalos temporales se conocen, respectivamente, como los fósiles de Doushantuo (por la formación homónima en China), los fósiles de Ediacara (por las colinas Ediacara en Australia) y los fósiles de Burgess Shale (en la Columbia Británica, Canadá), según muestra la **Figura 27.9a,** aunque en la actualidad se han hallado en diferentes puntos de todo el mundo fósiles del intervalo de Ediacara y Burgess Shale.

Por suerte para los biólogos, las pinceladas de vida que proporcionan los tres grupos de organismos son extraordinariamente claras. Estos tres conjuntos rompen una de las normas cardinales de la conservación fósil, puesto que los animales de cuerpo blando, que no suelen fosilizarse con eficiencia, están bien representados en los tres grupos. Por pura suerte, durante cada uno de estos intervalos de tiempo hubo algunos hábitats en los que se produjo el enterramiento con tanta rapidez y la descomposición con tanta lentitud que pudieron fosilizarse algunos organismos sin cáscara.

Para apreciar por qué la eficiencia extraordinaria de esta conservación es tan importante, debe analizarse el depósito de Burgess Shale. En varias localidades de todo el mundo datadas hace 525-515 millones de años, los procesos de fosilización eran típicos: solo se encuentran organismos con cáscara. Pero en las condiciones atípicas del Burgess Shale se fosilizaron también organismos de cuerpo blando, por lo que en ese aspecto está representado un número de especies *cinco veces superior,* es decir, la base de datos es un 500 por ciento mejor de la habitual.

La presencia de estos depósitos excepcionalmente ricos antes, durante y después de la explosión cámbrica hace que el registro fósil para este evento sea extraordinariamente completo. Echemos un vistazo a la **fauna** que se halló en los fósiles de Doushantuo, Ediacara y Burgess Shale.

Los microfósiles de Doushantuo

Dos artículos, publicados con apenas unos días de diferencia en 1998 presentaron al mundo los fósiles de la formación rocosa Doushantuo. Los investigadores pudieron identificar varias docenas de esponjas diminutas, con un tamaño de 150 μm a 750 μm de diámetro, en muestras de hace aproximadamente 580 millones de años. En los depósitos de hace unos 570 millones de años, un equipo diferente de biólogos halló grupos de células que interpretaron como embriones animales, una conclusión basada en una sencilla observación: sus muestras contenían fósiles de una, dos, cuatro y ocho células, junto con individuos de un número de células mayor cuyo tamaño total era el mismo (**Figura 27.9b**). Recuerda del Capítulo 22 que este es exactamente el patrón que tiene lugar durante la segmentación en los animales actuales. En otras palabras: el número de células aumenta, pero el volumen total permanece constante. ¿En qué tipo de animal se desarrollaron dichos embriones? Aún se desconoce la respuesta. Además, un equipo diferente de investigadores ha presentado pruebas de que gran parte de los «embriones» de Doushantuo son, de hecho, fósiles de una bacteria de gran tamaño que oxida el azufre y que vive hoy en día en el lecho marino. En el momento de imprimir este libro, el debate sobre la naturaleza de los fósiles de la Figura 27.9b continúa sin resolverse y la investigación sigue en marcha.

Las esponjas y los posibles embriones están dispersos entre abundantes células cianobacterianas así como entre algas multicelulares, antepasados de las algas actuales. Estas bacterias y algas fueron, sin duda, fotosintéticas. La imagen compuesta es de un hábitat marino con aguas poco profundas dominado por organismos fotosintéticos. Dispersos entre otros organismos en la formación Doushantuo se encontraban las esponjas y probablemente otras diminutas criaturas que probablemente vivían filtrando los desechos orgánicos del agua. Estos fueron los primeros animales de la Tierra.

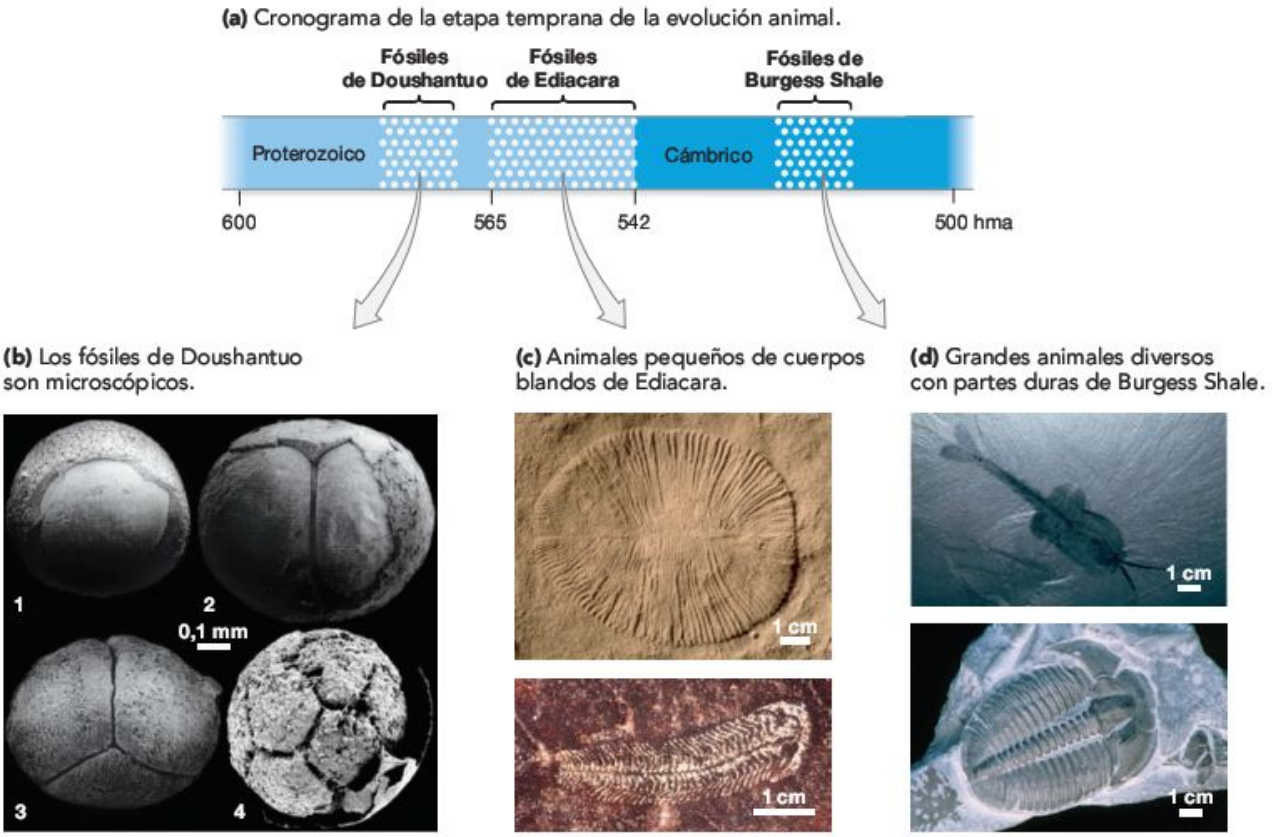


FIGURA 27.9 Los fósiles documentan la explosión cámbrica. (a) El origen de los animales y su diversificación durante la explosión cámbrica se documenta mediante tres grandes conjuntos fósiles. **(b)** Estas células fosilizadas de los depósitos de Doushantuo están colocadas según la hipótesis que indica que representan (1) un nuevo fertilizado y, a continuación, embriones en los estadios de (2) dos células, (3) cuatro células y (4) dieciséis células. **(c)** Estos fósiles de 560 millones de años de pequeños animales de cuerpos blandos se encontraron en las colinas Ediacara, en Australia. **(d)** De forma similar a este artrópodo con forma de gamba (parte superior) y este trilobites (parte inferior), muchos de los animales fosilizados en Burgess Shale tenían cabezas, colas, conchas (exoesqueletos) y apéndices.

La fauna en Ediacara

Los paleontólogos descubrieron en la década de 1940 fósiles animales en las colinas Ediacara del sur de Australia. Los ejemplares incluían los cuerpos comprimidos de esponjas, medusas y ctenóforo americano (medusa de peine), además de gran número de animales que viven bajo tierra, rastros y otros restos de especies animales no identificadas (**Figura 27.9c**). En las décadas siguientes al descubrimiento inicial, se han encontrado faunas similares fechadas entre 565 y 544 millones de años en diferentes puntos de todo el mundo. No obstante, ninguno de los organismos que se fosilizó durante este periodo presenta conchas o extremidades y ninguno tiene cabeza, boca ni apéndice de alimentación. Según muestran las barras de escala en la Figura 27.9c, estos organismos también eran pequeños en comparación con los animales de la actualidad. Estas observaciones sugieren que los animales ediacaranos eran pequeños individuos que, enterrados en sedimentos, permanecían inmóviles en el lecho marino o flotaban en el agua. No hay prueba alguna de que tuvieran estructuras asociadas con la caza y captura activa de alimentos. En su lugar, es probable que los animales ediacaranos sencillamente filtraran o absorbieran material orgánico de su entorno.

La fauna de Burgess Shale

El descubrimiento de fósiles en la formación Burgess Shale de la Columbia Británica en Canadá a principios del siglo XX se cuenta entre las adiciones más sensacionales que se hayan realizado nunca al registro fósil. Junto con el desenterramiento posterior de un conjunto fósil extraordinario en los depósitos de Chengjiang en China, Burgess Shale proporciona a los investigadores una imagen atractiva de la vida en los océanos hace 525-515 millones de años. Las esponjas, medusas y medusas de peine abundan en estas rocas, pero hay también linajes completamente nuevos, entre los que cabe destacar los artrópodos y los moluscos. En la actualidad, los artrópodos incluyen arañas, insectos y crustáceos (cangrejos, gambas y langostas), mientras que los moluscos incluyen almejas, mejillones, calamares y pulpos, pero también se encuentran en esta fauna fósil equinodermos (estrellas y erizos de mar), varios tipos de criaturas anélidas y similares, e incluso un cordado, el grupo que incluye a los vertebrados actuales. En resumen: aquí se documenta prácticamente cada linaje animal importante.

Este colosal aumento en el tamaño y la complejidad morfológica de los animales, que se ilustra en la **Figura 27.9d,**

vino acompañado de la diversificación en su manera de sobrevivir. Los mares cámbricos estaban llenos de animales con ojos, boca, extremidades y conchas. Nadaban, cavaban, caminaban, corrían, se deslizaban, se colgaban o flotaban; eran depredadores, carroñeros, filtradores y apacentadores. La diversificación creó y llenó gran número de los nichos ecológicos que se hallan hoy en día en los hábitats marinos.

Continúa habiendo ecos de la explosión cámbrica. Los animales que llenan los charcos de la marea, las playas y las marismas se cuentan entre aquellos cuyos antepasados eran especies que aparecieron en el Burgess Shale.

¿Pudieron las duplicaciones génicas desencadenar la explosión cámbrica?

Las faunas de Doushantuo, Ediacara y Burgess Shale documentan lo que ocurrió durante la explosión cámbrica. Ahora la pregunta es: *¿cómo* tuvieron lugar todos estos cambios morfológicos? En particular: ¿qué cambios genéticos fueron los responsables del aumento del tamaño y la complejidad de los animales?

El Capítulo 21 presentó los genes homeóticos que desempeñan un papel clave en la construcción de la pauta tridimensional que se desarrolla en los organismos multicelulares. Puede que recuerdes que los genes *Hox* que se encuentran en los animales contribuyen a especificar la ubicación y la forma de extremidades, antenas y muchas otras estructuras clave. Tan pronto como los biólogos que estudiaban el desarrollo descubrieron hasta qué punto eran importantes estos genes en la especificación de los rasgos morfológicos, comenzaron a preguntarse sobre su función en la evolución. ¿Fue el aumento en la complejidad morfológica durante el periodo cámbrico posible gracias a un aumento en el número y la complejidad de los genes homeóticos?

Para responder a esta pregunta, los biólogos están trabajando para determinar el número y la identidad de los genes homeóticos que se encuentran en los diferentes linajes animales. La idea es buscar correlaciones entre la historia evolutiva de los linajes animales, su composición genética y su morfología. Muchos investigadores han predicho que debería haber una fuerte asociación entre el orden de aparición de los linajes animales durante la historia evolutiva, el número de genes *Hox* presentes en cada linaje y la complejidad morfológica y el tamaño corporal de cada linaje. Algunos biólogos han sugerido incluso que cada linaje animal importante debe tener genes homeóticos exclusivos asociados con su plan corporal y apéndices únicos.

La lógica que subyace a esta hipótesis de «nuevos genes, nuevos cuerpos» es que los acontecimientos de duplicación génica pueden haber tenido lugar antes y durante la explosión cámbrica, produciendo nuevas copias de los genes homeóticos ya existentes. (Véase el Capítulo 20 para repasar la duplicación génica). Estos nuevos genes harían posible los nuevos planos y apéndices corporales que se registran en la fauna de Burgess Shale. De nuevo, la idea es que el número de genes homeóticos presente se correlacionaría directamente con la complejidad morfológica.

Para ver si se mantienen las predicciones de esta hipótesis, estudia los datos de la **Figura 27.10.** El árbol filogenético representa la mejor aproximación actual a las relaciones evolutivas entre los principales linajes animales y los cuadros coloreados representan los genes *Hox* documentados en cada linaje. Debe recordarse que los genes *Hox* se encuentran en grupos y que los genes están alineados en el cromosoma, unos detrás de otros. Debe recordarse también que cada gen en el grupo *Hox* tiene una función diferente a medida que se desarrolla el embrión. Específicamente, cada gen *Hox* participa en un aspecto diferente de la formación de un modelo, los acontecimientos que organizan las células espacialmente en el interior de un embrión. Para reflejar estas observaciones, los colores de los recuadros indican la homología con otros genes. Si los genes tienen el mismo color, implica que sus secuencias de DNA son tan similares que los investigadores confían en que estén relacionados mediante un antepasado común.

Los datos de la figura permiten alcanzar las conclusiones que se indican a continuación:

- Según se predijo mediante la hipótesis de «nuevos genes, nuevos cuerpos», el número y la identidad de los genes *Hox* varían en gran medida según los animales. Los grupos que se separaron en las etapas iniciales según el registro fósil y que tienen cuerpos relativamente pequeños y sencillos, como las medusas, presentan menos genes *Hox* que los grupos que se separaron más tarde, como los vertebrados. El número de genes en el grupo *Hox* parece haber aumentado durante el curso de la evolución (de arriba abajo en la Figura 27.10).
- Es sensato argüir que los nuevos genes *Hox* se crearon verdaderamente mediante acontecimientos de duplicación génica, porque los genes en el grupo son similares en estructura y secuencia de bases. Por ejemplo: si analizamos los genes de color verde de la Figura 27.10, se ve que estos genes no aparecen en las medusas y probablemente surgieron cuando una mutación resultó en una duplicación del gen de color azul, que sí aparece en las medusas. Los dos puntos importantes aquí son que (1) los biólogos pueden usar la filogenia para comprender el orden de aparición de los diferentes genes del grupo y (2) la duplicación génica ofrece un mecanismo para la hipótesis de «nuevos genes, nuevos cuerpos».
- El grupo *Hox* completo se duplicó y volvió a duplicarse más tarde en el linaje que derivó en los vertebrados. Todos los animales que se muestran en la Figura 27.10 tienen un grupo *Hox* único, excepto los ratones y los peces cebra: los ratones tienen cuatro grupos distintivos y los peces cebra, siete. Puesto que todos los vertebrados examinados hasta la fecha tienen más de un grupo *Hox*, las mutaciones que llevaron a la duplicación del grupo probablemente tuvieron lugar cerca del origen de los vertebrados. Además, los peces cebra y otros peces óseos presentan suficientes grupos *Hox* diferenciados para indicar que el grupo completo volvió a duplicarse en sus antepasados. Puesto que los vertebrados incluyen algunos de los animales más grandes y complejos, y puesto que los peces óseos son los más ricos en especies y se encuentran entre los vertebrados con formas más diversas, estas observaciones también apoyan la hipótesis de «nuevos genes, nuevos cuerpos». Pero es im-

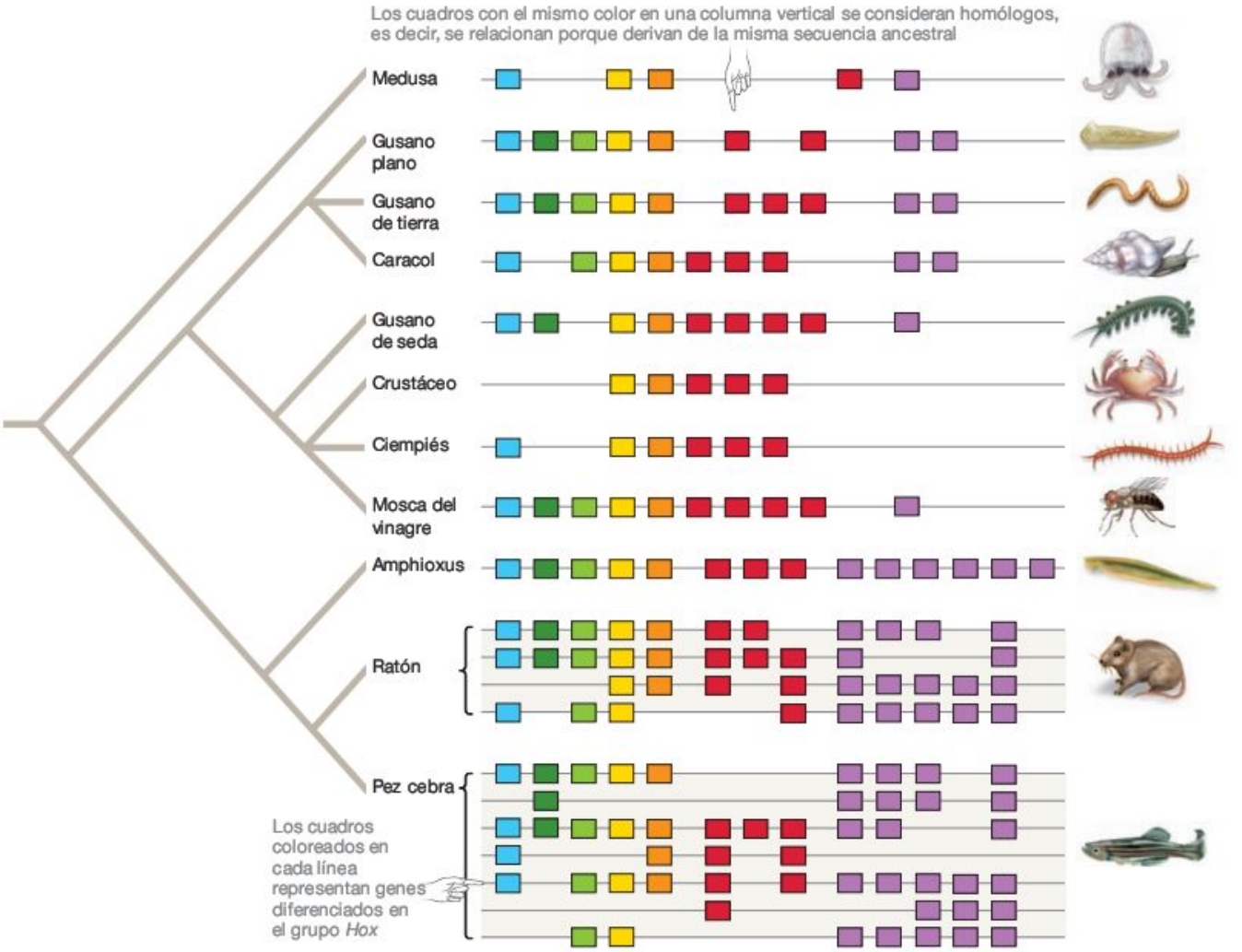


FIGURA 27.10 Genes *Hox* en animales.

EJERCICIO Al lado de la ilustración de cada animal de este árbol evolutivo, escribe el número de genes *hox* que tiene.

portante señalar que, en algunos casos, se han perdido las copias de los genes en los grupos duplicados. Los ratones, por ejemplo, carecen del gen de color azul en su tercer conjunto de genes *Hox*.

Los datos parecen corroborar con toda certeza una versión sencilla de la hipótesis «nuevos genes, nuevos cuerpos», excepto por una observación de crucial importancia: en los artrópodos (que están representados por la mosca del vinagre, el ciempiés y los crustáceos), no hay correspondencia alguna entre el número de genes *Hox* y la complejidad de los organismos resultantes. Los cangrejos tienen solo cinco genes *Hox*, mientras que los ciempiés tienen seis y los onicóforos, que están estrechamente relacionados con ellos, son morfológicamente más sencillos y tienen nueve.

Claramente, la situación es algo más complicada de lo que se auguró inicialmente. La duplicación de los genes *Hox* sin duda ha resultado importante en la elaboración de los planes corporales de los animales. Pero esta no es la historia completa: los cambios en la expresión y la función de los genes ya existentes tienen tanta o más importancia (véase Capítulo 22).

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La explosión cámbrica vio el alzamiento de prácticamente todo linaje animal importante y la evolución de una amplia gama de innovaciones morfológicas y estrategias de obtención de alimentos en el periodo relativamente breve de 50 millones de años.

Deberías ser capaz de...

1) Comparar y contrastar los animales documentados en las faunas de Doushantuo, Ediacara y Burgess Shale.
2) Identificar las tendencias en las épocas tempranas de la evolución animal: por ejemplo, si los animales tendían a hacerse más grandes o pequeños, o más o menos complejos en su morfología general.
3) Evaluar la hipótesis de que la evolución morfológica registrada en la explosión cámbrica fue posible gracias a la duplicación de los genes *Hox*.

27.4 Radiaciones adaptativas

Supongamos que los biólogos alcanzan su objetivo de estimar las relaciones evolutivas de todos los linajes principales de organismos. El árbol filogenético resultante representaría el árbol de la vida al completo. Ahora, imagina que pudieras mirarlo desde lejos. Una de las pautas que aparecería es que hay densos puntos que crecen esparcidos entre las ramas. Según muestra la **Figura 27.11a,** esta forma resulta cuando muchas especies se desgajan de un linaje en un periodo breve. Los biólogos denominan en ocasiones este modelo filogenia en estrella, debido a su forma. ¿Por qué existe este modelo? Uno de los principales motivos es un fenómeno conocido como radiación adaptativa.

La **radiación adaptativa** tiene lugar cuando un linaje único produce muchas especies descendientes que viven en una amplia diversidad de hábitats y encuentran su alimento de diferentes formas. La **Figura 27.11b** muestra algunos de los trepadores mieleros hawaianos, un linaje diverso de pájaros cantores que evolucionó después de que un antepasado similar a un pinzón colonizara las islas de Hawaii. Considerando la amplia variación en las formas y el tamaño de sus picos, no debería sorprendernos que haya diversos tipos de mieleros que obtienen su alimento de formas diferentes: comiendo insectos, chupando néctar o partiendo semillas. La **Figura 27.11c** ilustra algunas de las plantas Argyroxiphium de Hawaii, que evolucionaron de una especie de Hemizonia oriunda de California. Estas plantas resultan de la radiación adaptativa en Hawaii y ocupan hábitats que van desde la exuberante selva tropical hasta los austeros flujos de lava, por lo que van desde plantas semejantes al musgo, que forman alfombras, hasta lianas y pequeños árboles.

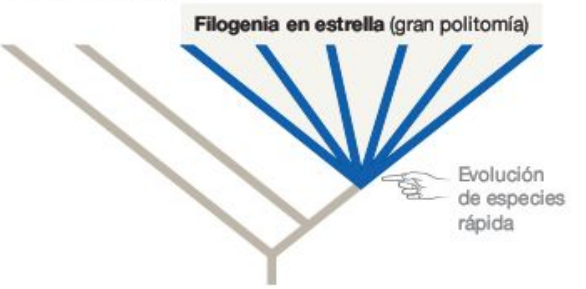
Aunque las radiaciones adaptativas suelen estudiarse al nivel de las especies y con una escala temporal de apenas unos cientos de miles de años o menos, también pueden analizarse a escalas más amplias. La explosión cámbrica, por ejemplo, puede considerarse una radiación adaptativa a escala extremadamente amplia. Otro ejemplo clásico es la diversificación de los mamíferos que tuvo lugar hace 65-50 millones de años. Durante ese intervalo relativamente breve se originaron los primates (monos con y sin cola), murciélagos, carnívoros, cérvidos, ballenas, caballos y roedores. Los organismos resultantes de esta rápida divergencia representan un espectro notable de formas de adaptación. Nadan, vuelan, se deslizan, cavan, saltan de rama en rama, caminan a cuatro patas o en dos piernas. Ocupan hábitats desde el océano abierto hasta las cumbres de las montañas y desde las selvas tropicales hasta los desiertos. Comen fruta, nueces, hojas, ramitas, cortezas, insectos, crustáceos, moluscos, peces y otros mamíferos.

El punto que marca una radiación adaptativa es la rapidez de la evolución de las especies y de la diversificación ecológica dentro de un único linaje. ¿Qué hace que sucedan las radiaciones adaptativas?

Oportunidad ecológica como desencadenante

Independientemente de que las radiaciones adaptativas se analicen a pequeña o gran escala, los biólogos han observado que uno de los factores más coherentes en estos acontecimientos es la oportunidad ecológica, es decir, la disponibilidad de tipos de recursos nuevos. Por ejemplo, la radiación de los mamíferos tuvo lugar inmediatamente después de la extinción de los dinosaurios. Cuando se diversificaron los mamíferos,

(a) Las radiaciones adaptativas producen filogenias en forma de estrella.



(b) Los mieleros de Hawaii sufrieron radiación adaptativa.

(c) Las plantas de tipo Argyroxiphium de Hawaii sufrieron radiación adaptativa.

FIGURA 27.11 Las radiaciones adaptativas producen con frecuencia filogenias en estrella. (a) Una filogenia tiene una forma de estrella cuando la evolución de las especies ha sido tan rápida que no puede determinarse el orden de separación de las ramas. Si la especiación va seguida de divergencia en muchas formas adaptativas, entonces se ha producido una radiación adaptativa. En las islas de Hawaii, se produjeron radiaciones adaptativas tras la llegada de un pinzón de Norteamérica y de semillas de Hemizonia de California. Estas radiaciones produjeron los **(b)** pinzones y **(c)** Argyroxiphium de Hawaii.

EJERCICIO En cada árbol, añade un pinzón norteamericano o un Hemizonia californiano como un grupo externo. (Para revisar qué es un grupo externo, véase BioHabilidades 2).

adoptaron las funciones ecológicas que antes ocupaban los dinosaurios y los reptiles nadadores. Las radiaciones adaptativas ocurren con mayor frecuencia cuando los hábitats no están ocupados por los competidores.

Recientemente un grupo de biólogos documentó este proceso en detalle. Sin embargo, no estudiaron una radiación que siguió a una extinción. En su lugar, analizaron radiaciones provocadas por acontecimientos de colonización en islas con hábitats diferenciados y sin competidores.

El estudio se centró en los lagartos *Anolis* del Caribe. Los biólogos han interpretado la historia de este grupo de lagartos como una radiación adaptativa por dos razones: el linaje incluye 150 especies y hay una fuerte conexión entre el tamaño y la forma de cada especie y el hábitat que ocupa. Por ejemplo, la mayoría de especies *Anolis* que vive en ramas tiene patas y colas relativamente cortas, mientras que las especies que pasan la mayor parte de su tiempo agarradas a amplios troncos de árbol o corriendo por el suelo suelen tener piernas y colas largas (**Figura 27.12a**), unos datos que indican que las especies de lagartos se han diversificado de forma que pueden ocupar gran número de hábitats diferentes.

¿Cómo ocurrió exactamente la diversificación? Como primer paso para responder a esta pregunta, los biólogos estimaron la filogenia del *Anolis* a partir de datos sobre su secuencia de DNA. A continuación compararon los hábitats que ocupaba cada especie con sus relaciones en el árbol filogenético. Los resultados que se muestran en la **Figura 27.12b** son típicos para especies halladas en dos islas diferentes. Debe observarse que los colonizadores originales de cada isla pertenecían a un tipo ecológico diferente: la especie inicial en La Española vivía en los troncos y las copas de los árboles, mientras que el colonizador original de Jamaica ocupaba ramitas. Entonces a partir de puntos evolutivos iniciales distintos se produjo la radiación adaptativa en ambas islas. El punto clave es que, al final, en ambas islas evolucionaron los cuatro mismos tipos ecológicos. En cada isla surgieron nuevas especies de forma independiente, pero ya que ambas islas presentaban variedades de hábitats similares, cada isla terminó con un complemento de especies similar en estilo de vida y aspecto. Los investigadores hallaron el mismo patrón en muchas otras islas, lo cual indica que el mismo tipo de evolución convergente tuvo lugar varias veces. En otras palabras, se produjo una serie de «radiaciones adaptativas en miniatura», una en cada isla, en la radiación total del *Anolis*. Las radiaciones a pequeña y gran escala se vieron desencadenadas por dos condiciones: las oportunidades en la forma de ambos hábitats disponibles cuando las islas fueron colonizadas y la ausencia de competidores.

(a) Las especies de *Anolis* varían en longitud de pata y de cola. Algunas especies viven en el suelo; otras en diferentes regiones de arbustos o árboles.

(b) Se ha producido la misma radiación adaptativa de *Anolis* en distintas islas, a partir de tipos de colonizadores diferentes.

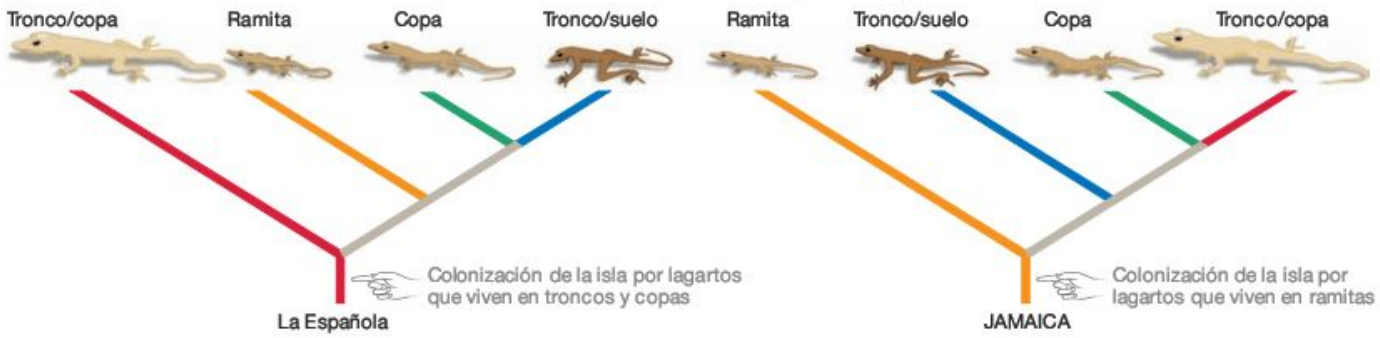


FIGURA 27.12 Radiaciones adaptativas de lagartos *Anolis*. **(a)** Las especies de lagartos con patas cortas (izquierda, derecha) pasan la mayor parte del tiempo en las ramitas de los árboles y arbustos; las especies de patas largas (centro) viven en los troncos de los árboles y en el suelo. **(b)** Relaciones evolutivas entre las especies de lagarto en las islas de La Española y Jamaica. La especie colonizadora inicial fue diferente en estas islas; pero en términos de aspecto y lugar de vida, evolucionó un conjunto similar de cuatro especies. Según estos datos, se produjeron de forma independiente en las dos islas radiaciones adaptativas similares.

Innovación morfológica como desencadenante

El otro desencadenante importante para las radiaciones adaptativas, además de la oportunidad ecológica, es la innovación morfológica. Los rasgos nuevos importantes, como multicelularidad, conchas, exoesqueletos y extremidades fueron una fuerza impulsora de la radiación adaptativa llamada *explosión cámbrica*. La evolución de las extremidades desencadenó la diversificación de los vertebrados terrestres conocidos como *tetrápodos*. De forma similar, gran parte del resto de acontecimientos de la diversificación en la historia de la vida comenzó con la evolución de un rasgo morfológico clave que permitió a los descendientes vivir en áreas nuevas, explotar nuevas fuentes de alimento o desplazarse de formas distintas:

- La evolución de alas, tres pares de patas y un esqueleto protector externo contribuyó a hacer de los insectos el linaje más diverso sobre la Tierra, con quizás más de tres millones de especies existentes hoy en día (**Figura 27.13a).**
- Las flores son una estructura reproductora única que contribuyó a desencadenar la diversificación de las angiospermas (plantas con flor). Puesto que las flores son especialmente eficientes en la atracción de polinizadores, la evolución de la flor hizo que las angiospermas fueran más eficientes en la reproducción. Hoy en día las angiospermas son sin duda el linaje más rico en especies de las plantas terrestres, de las que se conocen más de 250.000 (**Figura 27.13b**).
- Los cíclidos son un linaje de peces que obtuvo a través de la evolución un conjunto exclusivo de mandíbulas en la garganta. Estas segundas mandíbulas hacen que el procesamiento de alimentos sea muy eficiente. Hay diferentes especies con mandíbulas en la garganta, especializadas en romper cáscaras de caracoles, triturar los tejidos de otros peces o aplastar trozos de algas. Solo en el lago Victoria viven más de 300 especies de cíclidos (**Figura 27.13c**).
- Las plumas y alas dieron a algunos dinosaurios la capacidad de volar (**Figura 27.13d**). Hoy en día el linaje denominado *aves* comprende unas 10.000 especies, con representantes vivos en prácticamente cada hábitat posible en el planeta.

En resumen: la radiación adaptativa es una pauta clave en la historia de la vida y suele asociarse con una nueva oportunidad ecológica o una innovación morfológica. Durante una radiación adaptativa se encuentran estrechamente relacionadas la rapidez de la evolución de las especies y la divergencia morfológica.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Adaptative Radiation

27.5 Extinciones en masa

Las extinciones en masa son huracanes evolutivos que arrasan el árbol de la vida, rompen ramas y parten ramitas; son episodios catastróficos que eliminan un gran número de especies y linajes en un periodo breve y podan de forma drástica el árbol de la vida. Un acontecimiento de extinción masiva, que ocurrió hace 251 millones de años, casi desarraigó el árbol por completo: la extinción de finales del pérmico casi termina con la vida multicelular sobre la Tierra (**Cuadro 27.2**).

Los acontecimientos de extinción masiva deben distinguirse de las extinciones de fondo. Una **extinción masiva** hace referencia a la extinción rápida de un gran número de linajes dispersos por el árbol de la vida; en concreto, se produce una extinción masiva cuando desaparece al menos el 60 por ciento de las especies presentes en el plazo de un millón de años. La **extinción de fondo** hace referencia a la tasa de extinción media e inferior que se observa cuando no está teniendo lugar una extinción masiva. Aunque no hay ninguna norma sencilla para distinguir entre las dos tasas de extinción, los paleontólogos suelen reconocer y estudiar cinco acontecimientos de extinción ma-

(a) Los insectos tienen un plan corporal distintivo.

(b) Las plantas con flores tienen una estructura reproductora exclusiva (flor).

(c) Los cíclidos tienen «mandíbulas en la garganta» que pueden masticar y procesar la comida.

(d) Las hojas evolucionaron en los dinosaurios.

FIGURA 27.13 Algunas radiaciones adaptativas se asocian con innovaciones morfológicas. (a) El cuerpo de los insectos incluye varias innovaciones importantes que incluyen alas, ojos compuestos, tres pares de patas y un cuerpo segmentado organizado en tres regiones generales. **(b)** La flor fue una innovación morfológica que aumentó la eficiencia de la transferencia del polen y la reproducción. **(c)** Las especies de cíclidos cuentan con partes bucales diferenciadas, que incluyen un par de mandíbulas especializadas situadas en su garganta. [©Don P. Northup, www.africancichlidphotos.com] **(d)** La evolución de las hojas y el vuelo en los dinosaurios desencadenó la radiación adaptativa de las aves. Este dinosaurio, el *Caudipteryx*, estaba cubierto de plumas pequeñas, suaves y más largas en cola y extremidades delanteras. Las hojas evolucionaron al principio para su muestra y aislamiento térmico, aunque más tarde se utilizaron para el deslizamiento y el vuelo.

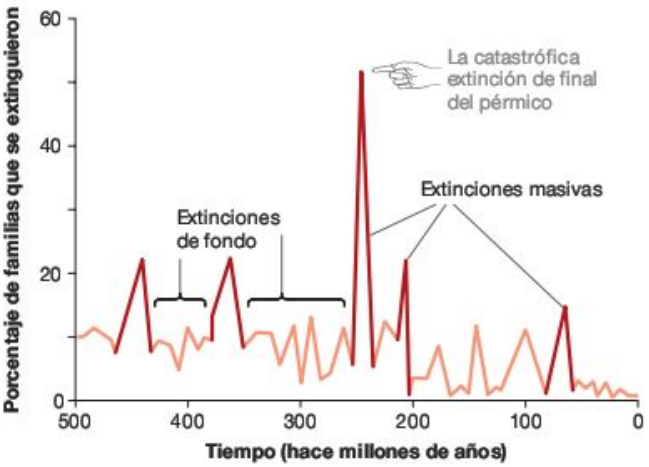


FIGURA 27.14 Las cinco grandes extinciones masivas. Este gráfico muestra el porcentaje de familias que se extinguió en cada intervalo en el registro fósil desde la explosión cámbrica. Las cinco extinciones masivas se indican en color rojo oscuro.

EJERCICIO Rodea con un círculo la extinción al final del cretácico que tuvo lugar hace 65 millones de años y terminó con la era de los dinosaurios.

siva. Por ejemplo, la **Figura 27.14** muestra el porcentaje de familias animales y vegetales que murieron durante cada etapa en la escala temporal geológica posterior a la explosión cámbrica. (Una familia de plantas o animales es una agrupación de géneros similares en la taxonomía de Lineo, véase Capítulo 1). Hay cinco picos en el gráfico, que indican un gran número de extinciones en un breve periodo de tiempo, destacadas en rojo. Se conocen como «las cinco grandes».

¿En qué se diferencian las extinciones masivas de las de fondo?

Los biólogos están interesados en distinguir entre las extinciones masivas y las de fondo porque estos acontecimientos tienen causas y efectos muy diferentes. Se cree que las extinciones de fondo se producen cuando el cambio del entorno normal, la aparición de alguna enfermedad o la competencia con otras especies reducen algunas poblaciones a cero. Por el contrario, se cree que las extinciones masivas resultan de cambios extraordinarios, súbitos y provisionales en el entorno. Durante una extinción masiva, las especies no mueren porque los individuos estén poco adaptados a las condiciones medioambientales normales o en cambio gradual. En su lugar, las especies mueren por

CUADRO 27.2 La extinción de final del pérmico

El final del pérmico se ha llamado «la extinción masiva madre». Para apreciar la escala de lo sucedido, imagínate que paseas por la playa e identificas cien especies diferentes de algas y animales que viven en la playa, en los charcos que deja la marea y en el agua poco profunda que queda. Ahora imagínate que chasqueas los dedos y desaparecen para siempre noventa de esas especies; quedan solo diez. Una zona que bullía con formas de vida diferentes parecería vacía. Esto es lo que ocurrió en todo el mundo durante la extinción del final del pérmico: el acontecimiento fue una catástrofe de proporciones casi inimaginables. A nivel personal, sería como si murieran nueve de tus diez mejores amigos.

Las mareas de basalto añaden enormes cantidades de calor, CO_2 y dióxido sulfúrico a la atmósfera a medida que la roca fundida fluye sobre la superficie terrestre

Aunque los biólogos han apreciado durante mucho tiempo la magnitud de la extinción de finales del pérmico, continúa la investigación sobre sus causas. Ten en cuenta que:

- Las mareas de basalto son chorros de roca fundida que fluyen por la superficie terrestre. Las mayores mareas de basalto del mundo, conocidas como las trampas siberianas, tuvieron lugar durante el final del pérmico y añadieron enormes cantidades de calor, CO_2 y dióxido sulfúrico a la atmósfera (**Figura 27.15**). El CO_2 derivó en un calentamiento global intenso y el dióxido de sulfuro reaccionó con el agua para formar ácido sulfúrico, que resulta tóxico para la mayoría de los organismos.
- Hay pruebas convincentes de que el nivel del mar cayó de forma dramática durante el acontecimiento de extinción, lo cual redujo el hábitat disponible para los organismos marinos y los océanos pasaron a ser, en su mayor parte o en su totalidad, anóxicos, es decir, se quedaron sin oxígeno.
- Puede que los animales terrestres se hayan visto restringidos a hábitats de elevación baja, debido a las bajas concentraciones de oxígeno y altas concentraciones de dióxido de carbono en la atmósfera.

Está claro que los entornos marinos y terrestres se deterioraron de forma drástica para los organismos que dependen del oxígeno. Lo que los biólogos no comprenden es la razón del cambio tan radical y rápido del entorno, por lo que continúa la investigación al respecto.

FIGURA 27.15 Las trampas siberianas se formaron a finales del pérmico. La mayor marea de basalto en la Tierra, las trampas siberianas probablemente eran semejantes a esta erupción de fisura en Islandia, pero a una escala mucho mayor. Las trampas siberianas formaron una capa de roca de un grosor de entre 400-3.000 m que cubría una superficie de hasta 7.000.000 km^2 del paisaje de finales del pérmico en lo que es ahora el noreste asiático.

exposición a unas condiciones excepcionalmente duras durante un breve periodo de tiempo, como enormes erupciones volcánicas o cambios catastróficos en el nivel del mar. En general, se cree que las extinciones de fondo derivan principalmente de la selección natural; por el contrario, las extinciones masivas funcionan como la deriva genética y las extinciones que causan son, en su mayor parte, aleatorias en relación a la aptitud de los individuos en condiciones normales.

Para comprenderlo y ver qué ocurre después de una extinción masiva, podemos examinar una de las grandes extinciones masivas en detalle. El acontecimiento que analizaremos, la extinción masiva al final del periodo cretácico, no fue la mayor de la historia; la extinción masiva al final del periodo pérmico acabó con aproximadamente el 90 por ciento de los organismos multicelulares vivos en aquel momento. Sin embargo, la extinción de finales del cretácico es la mejor comprendida y se cuenta entre las más dramáticas: acabó con los dinosaurios y dio entrada a la diversificación de los mamíferos.

¿Qué acabó con los dinosaurios?

La extinción de finales del cretácico hace 65 millones de años es un misterio policíaco tan intrigante como cualquier otro, pero aquí el asesino no es el mayordomo. La hipótesis de impacto para la extinción de los dinosaurios, que se planteó por primera vez a principios de la década de 1970, proponía que un asteroide chocó con la tierra y acabó con el 60-80 por ciento de las especies multicelulares vivas.

Esta hipótesis fue inicialmente muy controvertida. Sin embargo, comenzó a ganar apoyo a medida que los investigadores ponían a prueba sus predicciones:

- En todo el mundo, se halló que las rocas sedimentarias que se formaron en el límite entre el cretácico y el paleógeno (K-P)[1] contenían cantidades extremadamente elevadas de iridio. El iridio es muy raro en las rocas terrestres, pero es un componente abundante de asteroides y meteoritos (**Figura 27.16a**).
- Los cuarzos y microtectitas impactados son minerales que se encuentran solo en lugares de impacto de meteoritos documentados (**Figura 27.16b**).
- El cuarzo impactado se forma cuando las ondas expansivas de un impacto de asteroide alteran la estructura de los granos de arena. Las microtectitas se forman cuando los minerales se funden en el lugar de un impacto y, a continuación, se enfrían y vuelven a solidificarse. Se han descubierto cuarzo impactado y microtectitas en abundancia en Haití y en otras ubicaciones, en capas rocosas datadas hace 65 millones de años.
- Se ha encontrado un cráter del tamaño de Sicilia apenas fuera de la costa noroccidental de la península mexicana del Yucatán (**Figura 27.16c**). Las microtectitas abundan en los sedimentos de las paredes del cráter y dicho cráter data del límite entre K-P.

[1]Los geólogos utilizan la *K* como abreviatura del cretácico, porque la *C* hace referencia al cámbrico.

En conjunto, estos datos ofrecieron pruebas concluyentes a favor de la hipótesis del impacto y los investigadores están ahora de acuerdo en que el misterio se ha resuelto.

Basándonos en los datos de que disponemos en la actualidad, los astrónomos y paleontólogos calculan que el asteroide que chocó contra la tierra hace 65 millones de años medía unos 10 km en su eje transversal. Para tener una idea del tamaño, podemos recordar que el monte Everest se encuentra a unos 10 km por encima del nivel del mar y que los aviones viajan a una altitud aproximada de 10 km, por lo que podemos imaginar que una roca del tamaño del Everest o una roca que rellenara el espacio entre el suelo y un avión en el cielo habría chocado con la Tierra.

La distribución del cuarzo impactado y las microtectitas datadas hace 65 millones de años indican que el asteroide chocó contra la Tierra en ángulo y salpicó de material gran parte del sureste de Norteamérica. Para comprender las consecuencias del impacto, podemos analizar los resultados del acontecimiento de Tunguska. El 30 de junio de 1908, un trozo de cometa de unos 30 m de diámetro y unas 2 megatoneladas de masa explotó al menos a 5 km de altura sobre la superficie terrestre cerca del río Tunguska en Siberia. La explosión liberó unas mil veces la energía de la bomba atómica que destruyó Hiroshima en la Segunda Guerra Mundial. El acontecimiento incineró la vegetación en cientos de kilómetros cuadrados, arrasó árboles en miles de kilómetros cuadrados y aumentó de forma significativa los niveles de polvo en el hemisferio norte. Se oyó una explosión ensordecedora a 500 km de distancia y las personas que estaban de pie a 60 km se cayeron al suelo o quedaron inconscientes. Estos acontecimientos son apenas una sombra de lo que ocurrió hace 65 millones de años. La energía desencadenada por el asteroide K-P fue 37 millones de veces superior a la del acontecimiento en Tunguska.

Según los modelos informáticos y los datos geológicos, las consecuencias del choque fueron devastadoras. Una tremenda bola de fuego de gas caliente se habría extendido a partir del lugar del impacto, lo que atestiguan los depósitos en sedimentos fechados en hace 65 millones de años, de fuegos incontrolados en todo el mundo. El mayor *tsunami* de los últimos 3.500 millones de años habría trastornado los sedimentos y las pautas de circulación oceánicos. El lugar del impacto mismo está revestido de una roca que contiene sulfatos llamada anhidrita. El SO_4^{2-} liberado por el impacto habría reaccionado con el agua en la atmósfera para formar ácido sulfúrico (H_2SO_4) y se habrían desencadenado lluvias ácidas extensas. Grandes cantidades de polvo, cenizas y partículas bloquearon el sol durante mucho tiempo, lo cual resultó en un rápido enfriamiento global y en la interrupción de la productividad de las plantas.

Selectividad El impacto del asteroide no mató indiscriminadamente. Quizá por azar, algunos linajes escaparon prácticamente ilesos, mientras otros desaparecieron. Entre los vertebrados, por ejemplo, los dinosaurios, pterosaurios (reptiles voladores) y todos los reptiles marinos grandes (mosasaurios, ictiosaurios y plesiosaurios) murieron, mientras que los mamíferos, cocodrílidos, anfibios y tortugas sobrevivieron.

¿La razón? La respuesta a esta pregunta ha provocado un debate intenso. Durante años la hipótesis más aceptada fue

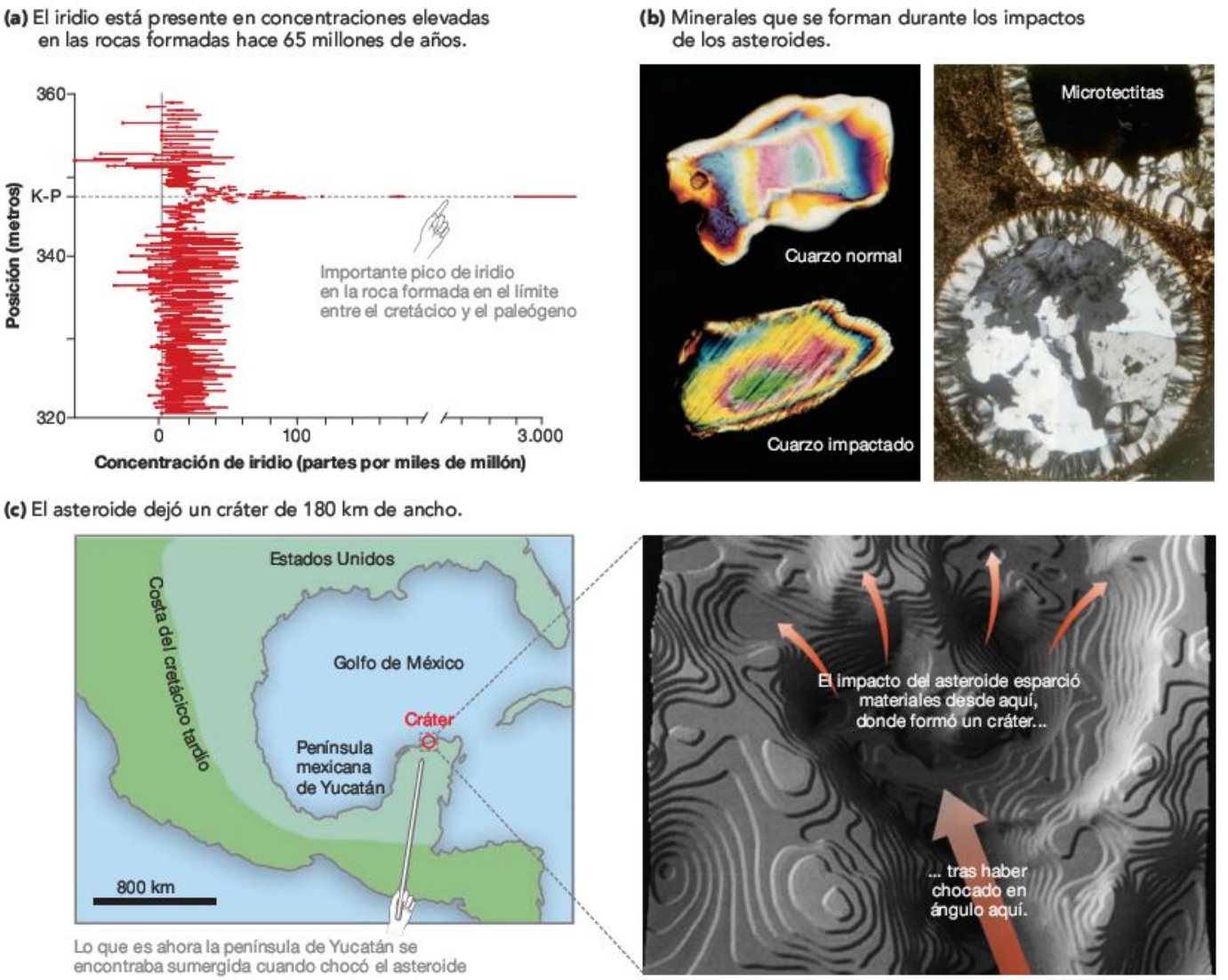


FIGURA 27.16 Pruebas de un impacto de asteroide hace 65 millones de años. **(a)** La concentración de iridio en las rocas formadas a ambos lados del límite entre cretácico y paleógeno (K-P), en partes por miles de millón. **(b)** Los granos de cuarzo normal son notablemente diferentes de los granos de cuarzo impactados. Las estriaciones en el cuarzo impactado se deben a un súbito aumento de la presión. Las microtectitas (a la derecha) son diminutas partículas de vidrio que se forman cuando se funden los minerales en un punto de impacto y luego vuelven a cristalizarse. **(c)** Los geólogos han identificado las paredes de un cráter en la costa noroccidental de la península de Yucatán que data de hace 65 millones de años.

EJERCICIO En el mapa del apartado (c) del mapa, etiqueta la «zona de salpicadura» donde habrían aterrizado microtectitas y desechos del impacto. Etiqueta dónde hubiera chocado con la tierra el *tsunami* generado por el impacto.

que la extinción K-P hizo su selección mediante el tamaño. La lógica era que la oscuridad y el frío continuos habrían afectado a los organismos de mayor tamaño de forma desproporcionada, porque necesitan más alimento que los organismos pequeños. Pero los amplios datos sobre la supervivencia y la extinción de las almejas y los caracoles marinos no han mostrado indicio alguno de selectividad por tamaño, y los dinosaurios jóvenes y los de tamaño pequeño perecieron junto con las formas adultas y de cuerpo grande. Una hipótesis que está poniéndose a prueba en la actualidad es que los organismos que podían permanecer inactivos durante largos periodos de tiempo mediante la hibernación, o en descanso (como esporas o semillas) pudieron sobrevivir a la catástrofe. Pero este aspecto del misterio continúa sin resolverse.

Recuperación Tras la extinción K-P, las esporas y frondas de helechos dominan el registro fósil de plantas desde Norteamérica a Australia, datos que indican que grandes extensiones de helechos sustituyeron diversos conjuntos de plantas floridas y coníferas tras el impacto. El mensaje clave es que los ecosistemas terrestres de todo el mundo se vieron simplificados de forma radical. En los entornos marinos, algunos grupos invertebrados no muestran niveles normales de diversidad de la especie en el registro fósil hasta unos 4-8 millones de años después del límite K-P. La recuperación fue lenta.

Los organismos presentes en el paleógeno fueron marcadamente diferentes de los del periodo precedente. El linaje denominado mamalia (mamíferos), que se había compuesto en su amplia mayoría de depredadores y carroñeros del tamaño de ratas en el punto álgido de los dinosaurios, estalló después del impacto y ocupó su lugar. En los 10-15 millones de años que siguieron, aparecieron todos los órdenes de mamíferos importantes que pueden verse hoy, desde cerdos hasta primates. ¿La razón? Había desaparecido una rama importante del árbol de la vida. Sin competencia, los mamíferos florecieron.

El mesozoico en ocasiones se denomina la edad de los reptiles y el cenozoico, la edad de los mamíferos. El cambio no se debió a la superioridad competitiva proporcionada por las adaptaciones, como la piel y la lactancia. En su lugar, se debió a un acontecimiento casual: una colisión que ocurre una vez en mil millones de años con una roca enorme del espacio exterior.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Durante la historia de la vida se han producido varias extinciones masivas.

Deberías ser capaz de...

1) Evaluar la fortaleza de las pruebas que apoyan la hipótesis del impacto para la extinción de los dinosaurios e identificar qué pruebas son más sólidas y cuáles son más débiles. (En ciencia, se considera que una prueba es sólida si no puede explicarse mediante hipótesis alternativas).
2) Explicar por qué las extinciones masivas eliminan especies de forma más o menos aleatoria, de forma muy parecida a la manera en que la deriva genética afecta a los cambios en las frecuencias de los alelos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las filogenias y el registro fósil son las principales herramientas que utilizan los biólogos a la hora de estudiar la historia de la vida.

Los árboles filogenéticos pueden calcularse agrupando especies basándose en las similitudes generales en los rasgos o analizando los caracteres compartidos derivados (sinapomorfias) que identifican a los grupos monofiléticos. Los árboles filogenéticos documentan las relaciones evolutivas entre las especies e identifican el orden en que se producen los acontecimientos. Para reducir al mínimo el impacto de la homoplasia al inferir filogenias, los investigadores utilizan la parsimonia u otros enfoques para decidir cuál de los muchos árboles posibles refleja con más probabilidad la historia evolutiva real. El registro fósil se utiliza en combinación con los análisis filogenéticos porque es la única fuente de datos directa sobre el aspecto de los organismos extintos y el lugar donde vivían.

Deberías ser capaz de describir cómo utilizan los biólogos los árboles filogenéticos y el registro fósil para inferir cuándo evolucionaron los rasgos, como por ejemplo la postura erecta en los seres humanos.

La explosión cámbrica fue la diversificación morfológica y ecológica animal que tuvo lugar durante el periodo cámbrico.

La diversificación de los animales durante un periodo de 5 millones de años, que comenzó hace unos 565 millones de años, es quizás el acontecimiento en la historia de la vida mejor estudiado. Los animales que habitaron entornos marinos justo antes y después de la explosión cámbrica están documentados en las faunas de Doushantuo, Ediacara y Burgess Shale. Durante este periodo evolucionaron las primeras cabezas, colas, extremidades, conchas, exoesqueletos y cuerpos segmentados. Los datos sobre el número y la identidad de los genes homeóticos en diferentes linajes animales indican que al menos alguna radiación animal fue posible debido a que los acontecimientos de duplicación de genes crearon nuevas copias de los genes *Hox*.

Deberías ser capaz de explicar por qué la explosión cámbrica puede considerarse un ejemplo de radiación adaptativa.

Las radiaciones adaptativas son un modelo principal en la historia de la vida y ejemplos de diversificación rápida asociadas con nuevas oportunidades ecológicas e innovaciones morfológicas.

Las radiaciones adaptativas pueden verse desencadenadas por la colonización de un nuevo hábitat o por la eliminación de los competidores tras una extinción masiva. Las innovaciones morfológicas, como extremidades, flores o plumas, pueden iniciar también radiaciones adaptativas. Los acontecimientos de la evolución de las especies y el cambio morfológico ocurren con rapidez durante una radiación adaptativa, puesto que un único linaje se diversifica en una amplia variedad de funciones ecológicas.

Deberías ser capaz de generar y defender una hipótesis sobre una oportunidad ecológica o innovación morfológica que desencadenara la explosión cámbrica.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Adaptative Radiation

Durante la historia de la vida se han producido varias extinciones masivas, que eliminan rápidamente la mayoría de las especies vivas de manera más o menos aleatoria.

Las extinciones masivas han alterado el curso de la historia evolutiva al menos cinco veces, podan el árbol de la vida más o menos aleatoriamente, han marcado el final de varios linajes prominentes y alzado nuevas ramas. La extinción del final del cretácico acabó con el 60-80 por ciento de las especies existentes y fue provocada por el impacto de un asteroide. Después de la devastación de una extinción masiva, los ecosistemas pueden tardar entre 10 y 15 millones de años en recuperar sus niveles de diversidad anteriores. Los datos que se presentan en el Capítulo 55 indican que un sexto acontecimiento de extinción masiva, provocado por los humanos, está ocurriendo en estos momentos.

Deberías ser capaz de evaluar si los cambios medioambientales causados por los humanos están eliminando las especies de forma aleatoria, en oposición a que las especies estén mal adaptadas a su entorno.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. Escoge la mejor definición de fósil.
   a. Todo rastro de un organismo que se haya convertido en una roca.
   b. Huesos, dientes, conchas u otras partes duras de un organismo que se hayan conservado.
   c. Todo rastro de un organismo vivo en el pasado.
   d. El proceso que deriva en la conservación de cualquier parte del cuerpo de un organismo que vivió en el pasado.
2. ¿Por qué son poco usuales los depósitos fósiles en Doushantuo, Ediacara y Burgess Shale?
   a. Porque en ellos se conservan animales de cuerpos blandos.
   b. Porque son fácilmente accesibles para los investigadores.
   c. Porque son los únicos depósitos rocosos con fósiles de su periodo.
   d. Porque incluyen especies terrestres, en lugar de solo marinas.
3. ¿Cuál de las siguientes frases caracteriza mejor una radiación adaptativa?
   a. La evolución de las especies ocurre de manera muy rápida y las poblaciones descendientes ocupan un área geográfica amplia.
   b. Un único linaje se diversifica con rapidez, las poblaciones descendientes ocupan muchos hábitats y realizan muchas funciones ecológicas.
   c. La selección natural es especialmente intensa, porque se produce selección disruptiva.
   d. Las especies se recuperan tras una extinción masiva.
4. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es más exacta?
   a. Las extinciones masivas se deben a los impactos con asteroides; las extinciones de fondo tienen una amplia variedad de causas.
   b. Las extinciones masivas se centran en grupos especialmente prominentes, como los dinosaurios; las extinciones de fondo afectan a las especies de todo el árbol de la vida.
   c. Solo se han producido cinco extinciones masivas, pero cientos de extinciones de fondo.
   d. Las extinciones masivas extinguen grupos con rapidez y de forma aleatoria; las extinciones de fondo son con frecuencia más lentas y suelen derivar de la selección natural.
5. ¿Por qué existen los relojes moleculares?
   a. La selección natural no es tan importante a nivel molecular.
   b. Los genes homólogos tienen la misma estructura.
   c. Pueden calibrarse.
   d. Algunas secuencias de DNA, en algunos linajes, cambian a velocidad continua en el tiempo.
6. ¿Por qué es el enterramiento un paso clave en la fosilización?
   a. Porque ralentiza el proceso de descomposición por bacterias y hongos.
   b. Porque permite la conservación de los tejidos como moldes o vaciados.
   c. Porque protege los tejidos del viento, la lluvia y otros elementos corrosivos.
   d. Todas las respuestas anteriores.

Respuestas: 1. c; 2. a; 3. b; 4. d; 5. d; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El texto afirma que el registro fósil está sesgado de varias formas. ¿Cuáles son estos sesgos? Si la base de datos está sesgada, ¿continúa siendo una herramienta efectiva para estudiar la diversificación de la vida? Explica por qué.
2. La diversificación inicial de los animales se produjo en más de 50 millones de años, al inicio del periodo cámbrico. ¿Por qué se le llama «explosión»?
3. ¿Cuál es la hipótesis «nuevos genes, nuevos cuerpos»? Explica si los datos resumidos en este capítulo apoyan o contradicen la hipótesis.
4. Indica un ejemplo de una radiación adaptativa que se produjera después de un acontecimiento de colonización, tras una extinción masiva o tras una innovación morfológica. En cada caso, presenta una hipótesis para explicar por qué se produjo la radiación adaptativa.
5. Resume las pruebas que apoyan la hipótesis del impacto para la extinción K-P.
6. ¿Por qué se identifican los grupos monofiléticos por rasgos compartidos y derivados?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Supongamos que el último deseo de un excéntrico famoso fuera que sus restos se fosilizaran. Su familia ha acudido a ti para obtener el consejo de un experto. ¿Qué pasos recomendarías para aumentar al máximo las posibilidades de que se cumpla su deseo?
2. Usando datos de las filogenias moleculares presentadas en esta sección y datos sobre el registro fósil de las ballenas que se presentaron en el Capítulo 24, resume cómo evolucionaron las ballenas a partir del antepasado común que comparten con los hipopótamos del presente.
3. Algunos investigadores afirman que la extinción del final del pérmico también se debió al impacto con un objeto extraterrestre de gran tamaño. Haz una lista con las pruebas, ordenadas de menos convincentes a más convincentes, que te gustaría ver antes de aceptar esta hipótesis. Explica tu clasificación.
4. Uno de los desencadenantes que se propusieron para la explosión cámbrica es un aumento explosivo en las concentraciones de oxígeno que tuvo lugar en los océanos hace unos 800 millones de años. Repasa el material del Capítulo 9 sobre cómo se compara el oxígeno con otros átomos o compuestos como aceptador de electrones durante la respiración celular (consulta cerca del final de la Sección 9.6, donde se comparan las respiraciones aeróbica y anaeróbica). A continuación, explica la lógica subyacente a la hipótesis del oxígeno como desencadenante de la explosión cámbrica.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

28 Bacterias y arqueas

CONCEPTOS CLAVE

- Las bacterias y las arqueas ejercen un gran impacto en los seres humanos y en los ecosistemas de todo el mundo. Unas pocas bacterias provocan enfermedades infecciosas graves; algunas especies de bacterias y arqueas resultan eficaces a la para limpiar la contaminación; las bacterias fotosintéticas provocaron la evolución del oxígeno en la atmósfera; las bacterias y las arqueas ciclan los nutrientes por todos los ambientes terrestres y acuáticos.
- Las bacterias y las arqueas han evolucionado a lo largo de miles de millones de años y son organismos extremadamente sofisticados. Aunque por su morfología se trata de organismos pequeños y relativamente sencillos, se hallan en casi todos los hábitats conocidos y utilizan tipos de compuestos muy diversos en la respiración celular y la fermentación.

Aunque este manantial de agua caliente parece desprovisto de vida, en realidad está repleto de miles de millones de células bacterianas y arqueales pertenecientes a una gran variedad de especies. Como se verá en este capítulo, las bacterias y las arqueas están presentes en casi todos los ambientes de la Tierra.

Bacterias y arqueas constituyen dos de las tres ramas principales del árbol de la vida (**Figura 28.1**). La tercera rama o dominio se compone de eucariotas y se denomina eucaria. Casi todos los miembros de los dominios Bacteria y Archaea son unicelulares y todos son procarióticos, lo que significa que carecen de un núcleo rodeado por una membrana.

Aunque su morfología relativamente simple hace que las bacterias y arqueas parezcan similares a ojos de los no entendidos, a nivel molecular son notablemente diferentes (**Tabla Resumen 28.1**). Los organismos de los dominios Bacteria y Archaea se distinguen por los tipos de moléculas que constituyen sus membranas de plasma y sus paredes celulares, así como por los mecanismos que utilizan para transcribir el DNA y traducir el RNA mensajero en proteínas. Lo más característico es que **Bacteria** poseen un único compuesto denominado peptidoglucano en sus paredes celulares, mientras que **Archaea** posee fosfolípidos únicos (compuestos que contienen en la cola hidrocarburos denominados isoprenos) en las membranas plasmáticas (véanse los Capítulos 5 y 6). Además, las estructuras de las polimerasas y los ribosomas del RNA que se encuentran en los dominios Archaea y Eukarya son diferentes de los que se encuentran en el dominio Bacteria y parecidos entre sí. Por este motivo, los antibióticos que intoxican los ribosomas bacterianos no afectan a los ribosomas de las arqueas o las eucariotas. Si fueras unicelular, las bacterias y las arqueas te parecerían tan diferentes como los mamíferos y los peces.

Los linajes en los dominios Bacteria y Bacteria son antiguos, diversos, ubicuos y abundantes. Los fósiles más antiguos de cualquier tipo encontrados hasta la fecha son depósitos ricos en carbono de 3.400 millones de años derivados de las bacterias. Puesto que las eucariotas no aparecen en los re-

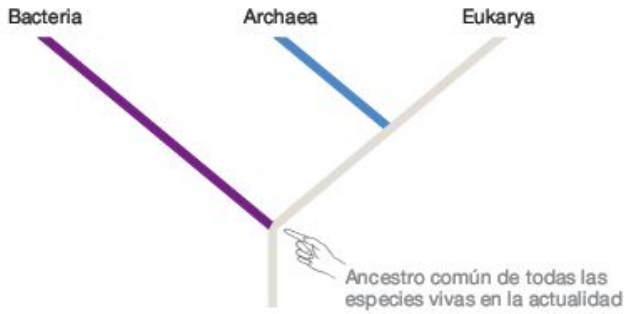


FIGURA 28.1 Bacteria, Archaea y Eukarya constituyen los tres dominios de la vida. Las arqueas están más relacionadas con los eucariotas que con las bacterias.

EJERCICIO Rodea con un círculo los linajes procarióticos del árbol de la vida.

PREGUNTA El ancestro común de todas las especies de los actuales seres vivos ¿era procariótico o eucariótico? Explica tu respuesta.

gistros fósiles hasta hace 1.750 millones de años, los biólogos infieren que las procariotas fueron la única forma de vida en la Tierra durante al menos 1.700 millones de años. Las bacterias y las arqueas se han diversificado en especies que ahora se extienden por todo el planeta.

Pero, ¿cuántas bacterias y arqueas viven en la actualidad? Aunque hasta hoy se han identificado y denominado formalmente unas 5.000 especies (la mayoría según el concepto morfológico de especies expuesto en el Capítulo 26), es muy probable que existan millones. Tengamos en cuenta que en nuestro tracto gastrointestinal viven más de 400 especies de procariotas. Otras 500 habitan nuestra boca, de las cuales solo se han identificado y denominado 300. Norman Pace indica que posiblemente existan decenas de millones de especies y señala: «Si aplastamos cualquiera de estos insectos y examinamos su contenido en un microscopio, encontramos cientos o incluso miles de especies microbianas distintas». La mayoría de estos **microbios** (organismos microscópicos) son bacterias o arqueas, y casi todas carecen de descripción y denominación. Si deseas descubrir o nombrar nuevas especies, ponte a estudiar las bacterias o las arqueas. Además de reconocer lo diferentes que son las bacterias y las arqueas en cuanto al número de especies, resulta fundamental ser conscientes de su abundancia.

- Las cerca de 10^{13} células de tu cuerpo se ven superadas en número por las células bacterianas y arqueales que viven tanto

TABLA RESUMEN **28.1 Características de los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya**

	Bacteria	Archaea	Eukarya
¿Núcleo celular?	No	No	Sí
¿Cromosoma circular?	Sí (aunque lineal en algunas especies)	Sí	No
¿DNA asociado a proteínas histonas? (véase el Capítulo 18)	No	Sí	Sí
¿Organelas presentes?	Algunas en un número limitado de especies	No se han detectado hasta la fecha	Amplias en número y diversidad
¿Flagelos presentes?	Sí (hélice tipo filamento)	Sí, flagelos bacterianos estilo filamento, pero distintos en la composición molecular	Sí, pero ondulan hacia atrás y hacia delante y tienen una composición molecular totalmente diferente en comparación con las bacterias y las arqueas
¿Unicelular o multicelular?	Casi todas unicelulares	Todas unicelulares	Muchas multicelulares
¿Reproducción sexual?	No*	No se conoce	Común
Estructura de lípidos en la membrana plasmática	Glicerol unido a una cadena recta de ácidos grasos mediante un enlace de éster	Glicerol unido a ácidos grasos ramificados (sintetizados a partir de subunidades de isopreno) mediante un enlace de éster	Glicerol unido a una cadena recta de ácidos grasos mediante un enlace de éster
Material de la pared celular	Casi todas incluyen peptidoglucano, que contiene ácido murámico	Varía ampliamente entre las especies, pero sin peptidoglucano y sin ácido murámico	Cuando está presente, suele estar compuesta de celulosa o quitina
Transcripción y maquinaria de traducción	Una RNA polimerasa relativamente simple; la traducción comienza con formilmetionina; traducción envenenada por distintos antibióticos que no afectan a las arqueas o los eucariotas	Una RNA polimerasa relativamente compleja; la traducción comienza con metionina	Varias RNA polimerasas relativamente complejas; la traducción comienza con metionina

*La reproducción sexual comienza con la meiosis y a menudo comprende el intercambio de genomas haploides entre individuos de la misma especie. En las bacterias no se produce la meiosis. Solo se pueden transferir pequeñas cantidades de genes de una célula bacteriana a otra. No obstante, puede producirse la recombinación genética. Véase el Capítulo 12 para obtener más información.

EJERCICIO Utilizando la información de esta tabla, añade etiquetas a la Figura 28.1 indicando dónde evolucionaron las siguientes características: peptidoglucano en la pared celular, membrana de plasma de tipo arqueal, ribosomas de tipo arqueal y eucariótico, membrana nuclear.

fuera como dentro de ti. Se estima que 10^{12} células bacterianas viven en la piel y 10^{14} células bacterianas y arqueales ocupan el estómago y los intestinos. Ni tú ni la mayoría de los mamíferos serían capaces de digerir la comida de forma adecuada sin estas bacterias intestinales. Eres un hábitat que habla y camina (uno que está repleto de bacterias y arqueas).

- Una simple cucharadita de tierra de buena calidad contiene *miles de millones* de células microbianas, la mayoría de las cuales son bacterias y arqueas.
- Por cantidad, es posible que las especies de un linaje llamado arqueas marinas del grupo I sean los organismos más exitosos de la Tierra. Normalmente los biólogos encuentran estas células en concentraciones de entre 10.000 y 100.000 individuos por mililitro de agua marina, en profundidades de entre 200 y 4.000 metros o más bajo la superficie en la mayoría de los océanos del mundo. A estas concentraciones, una gota de agua marina contiene una población equivalente a una gran ciudad humana. Este linaje se describió por primera vez a comienzos de la década de 1990.
- Se estima que el número total de bacterias y arqueas vivas en la actualidad asciende a 5×10^{30}. Si se alinearan una detrás de otra, crearían una cadena más larga que la Vía Láctea. Estas células contienen el 50 por ciento de todo el carbono y el 90 por ciento del nitrógeno y el fósforo que se encuentran en los organismos. En términos de volumen total de materia viva en nuestro planeta, son las formas de vida dominantes.

Además, las bacterias y arqueas se encuentran en casi todas partes. Viven en ambientes tan poco usuales como el barro carente de oxígeno, manantiales de agua caliente y salinas. Se han descubierto en cimientos a una profundidad de 1.500 metros bajo la superficie terrestre. En el océano se encuentran desde la superficie hasta profundidades de 10.000 metros y a temperaturas que oscilan entre los 0 °C en el hielo del océano antártico hasta los 121 °C cerca de volcanes submarinos.

Aunque existen muchas más procariotas que eucariotas, se conoce más sobre la diversidad eucariótica que sobre la procariótica. Los investigadores que estudian la diversidad procariótica estudian una de las fronteras más ampliamente abiertas de la ciencia. Se conoce tan poco sobre el alcance de estos dominios que las expediciones de recolección de datos más recientes han descubierto dos nuevos **linajes** y numerosos **filos.** Estos son nombres que se dan a los principales linajes de cada dominio. Para un biólogo este logro es equivalente al descubrimiento repentino de un nuevo grupo de eucariotas tan característico como plantas con flores o animales con columna vertebral.

Se ha explorado y se han trazado mapas del mundo físico, y se han clasificado muchas de las principales plantas y animales. Sin embargo, en **microbiología** (estudio de los organismos que solo se pueden ver con la ayuda de un microscopio) nos encontramos en una era de exploración y descubrimientos.

28.1 ¿Por qué los biólogos estudian las bacterias y las arqueas?

Los biólogos estudian las bacterias y las arqueas por la misma razón que estudian cualquier otro organismo. En primer lugar, estos organismos son fascinantes en sí mismos. Descubrimientos tales como encontrar células bacterianas que viven kilómetros bajo tierra o en manantiales de agua caliente a 95 °C mantienen a los biólogos en vela. No pueden esperar a llegar al laboratorio por la mañana e intentar descubrir cómo pueden mantenerse vivas en esas condiciones. En segundo lugar, los investigadores conocen la importancia de comprender la diversidad para el resto de la Biología. En campos como la Biología celular, la Genómica o la Ecología, la capacidad de comparar características en una diversa selección de organismos resulta fundamental para alcanzar una mayor comprensión. En tercer lugar, casi todos los biólogos son conscientes de que en la actualidad se está produciendo una extinción masiva (véase el Capítulo 55). Para preservar la biodiversidad, hay que comprenderla.

Sin embargo, estos motivos no son los que llevan a gobiernos, empresas y fundaciones a financiar la investigación de la diversidad biológica. A menudo, estas instituciones tienen otros objetivos más prácticos en mente. En muchas ocasiones quieren conocer en qué medida estudiar la diversidad de los organismos mejora la salud y el bienestar de los seres humanos. Para responder a esta pregunta, cada capítulo de esta unidad comienza con una sección acerca de cómo los organismos en cuestión afectan a los seres humanos y a otras especies. La segunda sección de cada capítulo se centra en los métodos (en *cómo* los biólogos estudian el grupo en cuestión). La tercera sección de los capítulos es el meollo del asunto: profundiza en cómo viven los organismos y analiza las únicas innovaciones evolutivas responsables del origen y la diversificación del grupo. Asimismo, explica lo más interesante del grupo desde un punto de vista biológico. La sección final de cada una de estas unidades resume las características fundamentales de los linajes prominentes dentro del grupo. Todo ello escrito de manera sucinta, pues pretende dar una visión general de quién es quién en el grupo.

Así pues, sumerjámonos; la ubicuidad y abundancia de bacterias y arqueas las hace ser excepcionalmente importantes tanto en las economías humanas como naturales. Tengamos en cuenta su papel en la biomedicina, el control de la contaminación, la industria y el cambio en el medioambiente mundial.

Algunas bacterias provocan enfermedades

No se conocen arqueas que provoquen enfermedades en los seres humanos. Sin embargo, de los cientos o miles de especies de bacterias que viven dentro y fuera de tu organismo, una pequeña parte puede trastocar las funciones corporales provocando enfermedades. Se dice que estas bacterias son **patógenas** (literalmente, «que provocan enfermedades») y han sido responsables de algunas de las epidemias más devastadoras de la historia de la humanidad.

Robert Koch fue el primer biólogo que estableció una conexión entre una especie determinada de bacteria y una enfermedad específica. Cuando Koch comenzó su trabajo sobre la naturaleza de las enfermedades a finales de la década de 1800, los microscopistas habían confirmado la existencia de organismos con forma de partícula que ahora denominamos bacterias, y Louis Pasteur había demostrado que las bacterias y otros microorganismos estropean la leche, el vino, los caldos y otros alimentos. Koch lanzó la hipótesis de que las bacterias podrían ser

causantes de enfermedades infecciosas, que se propagarían al pasar de un individuo infectado a otro que no lo está.

Koch se dispuso a probar esta hipótesis mediante la identificación del organismo causante del carbunco. El carbunco es una enfermedad del ganado vacuno y otros mamíferos rumiantes que puede provocar una intoxicación mortal de la sangre. La enfermedad también se produce, aunque no es muy usual, en seres humanos y en ratones.

Para establecer una relación causal entre un microbio específico y una enfermedad determinada, Koch definió cuatro premisas que debían cumplirse:

1. *El microbio debe estar presente en individuos que padecen la enfermedad y ausente en individuos sanos.* A través de un examen cuidadoso al microscopio, Koch fue capaz de mostrar que la bacteria *Bacillus anthracis* siempre estaba presente en la sangre del ganado que padecía carbunco, y ausente en individuos que no presentaban síntomas.
2. *El organismo debe estar aislado y crecer en un cultivo puro lejos del organismo huésped.* Koch fue capaz de cultivar colonias puras de *B. anthracis* en platos de cristal en un medio nutriente, usando gelatina como sustrato.
3. *Si se inyectan organismos del cultivo puro en un animal experimental sano, deberían aparecer los síntomas de la enfermedad.* Koch demostró este vínculo causal fundamental en ratones a los que se les inyectó *B. anthracis*. Los síntomas de la infección de carbunco aparecieron y después los ratones infectados murieron.
4. *Se debería aislar el organismo del animal experimental enfermo, cultivarlo de nuevo en un cultivo puro, y demostrar por su tamaño, forma y color que se trata del mismo que el organismo original.* Koch hizo esto purificando la *B. anthracis* de la sangre de los ratones experimentales enfermos.

Estas premisas, conocidas ahora como los **postulados de Koch,** aún se utilizan para confirmar una relación causal entre nuevas enfermedades y un agente infeccioso sospechoso. Asimismo, los resultados experimentales de Koch se convirtieron en la base para la **teoría del germen de la enfermedad,** que sentó las bases de la medicina moderna y sostiene que las enfermedades infecciosas son provocadas por bacterias y virus. (Los virus son partículas acelulares que parasitan las células; se analizan en detalle en el Capítulo 35.) Algunas de las bacterias que provocan enfermedades en los seres humanos se recogen en la **Tabla 28.2.** Lo más importante de esta lista es que muchas formas patógenas provienen de muchos linajes del dominio bacteria y que las bacterias patógenas suelen afectar a los tejidos de entrada al organismo, como heridas o poros de la piel, tractos respiratorios o intestinales y canal urogenital.

En los países industrializados, las mejoras en sanidad y nutrición han propiciado un gran descenso de la tasa de mortalidad debida a enfermedades infecciosas (**Figura 28.2**), muchas de las cuales se deben a infecciones bacterianas y virales. Además, el hallazgo de los antibióticos en 1928, su desarrollo posterior y su uso a partir de finales de la década de 1940, proporcionaron a los médicos una herramienta eficaz para combatir la mayoría de las infecciones bacterianas. Los **antibióticos** son moléculas que matan bacterias. Sin embargo, su

FIGURA 28.2 Las muertes a causa de infecciones bacterianas se han reducido drásticamente en algunos países. Este gráfico muestra la tasa de mortalidad debida a enfermedades infecciosas (es decir, infecciones virales o bacterianas) en un país que se industrializó a finales de la década de 1800 (EE.UU.).

EJERCICIO El primer antibiótico mayoritariamente prescrito en este país estaba disponible a finales de la década de 1940. Marca este acontecimiento en el gráfico.

PREGUNTA ¿Por qué se observa un ligero aumento en el gráfico a mediados de la década de 1980?

extenso uso a finales del siglo XX condujo al desarrollo de bacterias resistentes a medicamentos (véase el Capítulo 24). La mayoría de las especies de bacterias que figuran en la Tabla 28.2 comprenden cepas que resisten a uno o más de los antibióticos que se prescriben comúnmente. Batir la resistencia a los antibióticos de las bacterias patógenas se ha convertido en el gran reto de la medicina moderna.

Aunque Pasteur, Koch y otros biólogos comenzaron a estudiar las bacterias por el papel que desempeñan estas procariotas en las enfermedades, el alcance de las investigaciones en microbiología se ha ampliado considerablemente. Conozcamos algunos de los temas que inspiran los estudios sobre arqueas y bacterias en la actualidad.

Las bacterias pueden limpiar la contaminación

En todos los países industrializados algunas de las sustancias más contaminantes de la tierra consisten en compuestos orgánicos que se utilizaban de forma original como disolventes o combustibles, y que se filtraron o derramaron al medio ambiente. La mayoría de ellos son altamente hidrofóbicos. Debido a que no se disuelven en el agua, tienden a acumularse y formar sedimentos. Si posteriormente los gusanos, almejas u otros organismos los ingieren, pueden pasar a los peces, insectos, seres humanos, pájaros u otras especies. Gran parte de estos compuestos son tóxicos para las eucariotas en concentraciones moderadas o altas. El petróleo de los vertidos de crudo y los compuestos que contienen estructuras anulares y átomos de clorina, como la familia de compuestos denominados dioxinas, son conocidos por su toxicidad para los seres humanos.

TABLA **28.2** **Algunas enfermedades causadas por las bacterias**

Linaje	Especies	Tejidos afectados	Enfermedad
Firmicutes	*Clostridium botulinum*	Tracto gastrointestinal, sistema nervioso	Intoxicación de los alimentos (botulismo)
	Clostridium tetani	Heridas, sistema nervioso	Tétanos
	Staphylococcus aureus	Piel, canal urogenital	Acné, furúnculos, impétigo, síndrome del choque tóxico
	Streptococcus pneumoniae	Tracto respiratorio	Neumonía
	Streptococcus pyogenes	Tracto respiratorio	Faringitis, fiebre escarlata
Spirochaetes	*Borrelia burgdorferi*	Piel y nervios	Enfermedad de Lyme
	Treponema pallidum	Canal urogenital	Sífilis
Actinomycetes	*Mycobacterium leprae*	Piel y nervios	Lepra
	Mycobacterium tuberculosis	Tracto respiratorio	Tuberculosis
	Propionibacterium acnes	Piel	Acné
Chlamydiales	*Chlamydia trachomatis*	Canal urogenital	Infección del tracto genital
Proteobacteria (grupo ε)	*Helicobacter pylori*	Estómago	Úlcera
Proteobacteria (grupo β)	*Neisseria gonorrhoeae*	Canal urogenital	Gonorrea
Proteobacteria (grupo γ)	*Haemophilus influenzae*	Canal auditivo, sistema nervioso	Infecciones auditivas, meningitis
	Pseudomonas aeruginosa	Canal urogenital, ojos, canal auditivo	Infecciones del ojo, el oído y el tracto urinario
	Salmonella enteritidis	Tracto gastrointestinal	Intoxicación de los alimentos
	Vibrio parahaemolyticus	Tracto gastrointestinal	Intoxicación de los alimentos
	Yernisia pestis	Linfa y sangre	Peste

Los biólogos que se encargan de la limpieza de emplazamientos contaminados por disolventes orgánicos y combustibles se enfrentan a un reto, dado que algunos de los compuestos tóxicos presentes son altamente resistentes a la descomposición. En lugar de degradarse en compuestos inocuos, determinadas moléculas tóxicas tienden a permanecer «intactas». Estos compuestos suponen una amenaza a largo plazo para los peces, los pájaros, los seres humanos y otros organismos.

Con objeto de limpiar lugares como estos, los investigadores han comenzado a explorar un uso más extesivo de la **biorremediación,** esto es, el uso de bacterias y arqueas para degradar los agentes contaminantes. La biorremediación a menudo se complementa con las siguientes estrategias:

- *Fertilizar los lugares contaminados* para favorecer el crecimiento de las bacterias y arqueas existentes que degradan los compuestos tóxicos. Tras los recientes vertidos de crudo, los investigadores añadieron nitrógeno a los lugares afectados a modo de fertilizante, pero dejaron las playas cercanas sin tratar como medida de control. Se produjo un enorme aumento del crecimiento de bacterias y arqueas que utilizan hidrocarburos en la respiración celular, probablemente debido a que el nitrógeno añadido se utilizó para sintetizar enzimas y otros compuestos fundamentales. En algunos casos, los sedimentos fertilizados se limpiaron mucho más rápido que los lugares no fertilizados (**Figura 28.3**).
- *«Sembrar» o añadir determinadas especies de* bacterias *y arqueas* a los lugares contaminados parece prometedor para aliviar la contaminación en algunas situaciones. Por ejemplo, se acaban de descubrir bacterias capaces de volver inocuos determinados compuestos que contienen estructuras anulares y clorina. En lugar de verse afectados por los agentes contaminantes, estas bacterias utilizan los citados compuestos como receptores de electrones durante la respiración celular. Al menos en algunos casos el subproducto está declorinado y no es tóxico para los seres humanos y otros eucariotas. De cara a efectuar un seguimiento de estos descubrimientos, los investigadores están cultivando ahora las bacterias en grandes cantidades y probándolas en el campo para comprobar la hipótesis de que el sembrado puede acelerar el ritmo de descomposición de los sedimentos contaminados. Los resultados sugieren que el sembrado puede ayudar a limpiar algunos de los sitios contaminados.

Extremófilos

Las bacterias o arqueas que viven en hábitats caracterizados por la alta salinidad, las altas temperaturas, las bajas tempe-

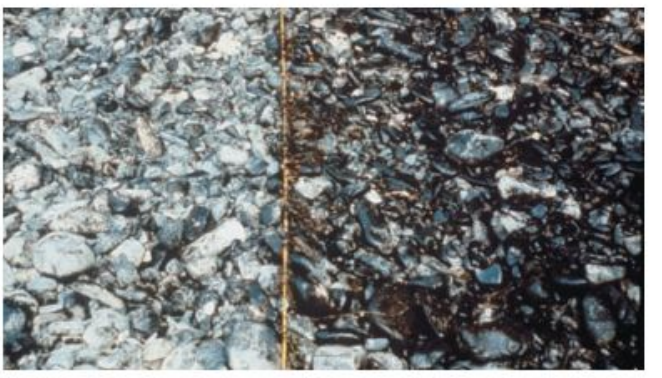


FIGURA 28.3 Las bacterias y arqueas pueden resultar importantes a la hora de limpiar la contaminación. A la izquierda se observa una costa rocosa contaminada por un vertido de crudo que se fertilizó para favorecer el crecimiento de las bacterias que comen petróleo. La parte de la playa de la derecha no se trató.

raturas o la alta presión se denominan **extremófilos** («amantes de lo extremo»). Su estudio ha resultado extremadamente fructífero a la hora de comprender el árbol de la vida, desarrollar aplicaciones industriales y explorar la estructura y la función de las enzimas.

Elijamos los manantiales de agua caliente del fondo del océano a modo de ejemplo de estos hábitats, donde el agua emerge a 300 °C y se mezcla con el agua del mar, a 4 °C. En ubicaciones como esta, las arqueas son formas de vida abundantes. Recientemente, los investigadores descubrieron una arquea que crece tan cerca de estos manantiales que sus alrededores se encuentran a una temperatura de 121 °C, lo que supone un récord de vida a tan alta temperatura. Este organismo puede vivir y crecer en agua que se calienta más allá del punto de ebullición (100 °C) y a presiones que destruirían a un ser humano en el acto.

Los extremófilos se han convertido en un objeto de investigación candente. Se ha averiguado la secuencia de los genomas de un amplio abanico de extremófilos, y se han realizado expediciones de forma regular para buscar y analizar nuevas especies. ¿Por qué? Basándose en los modelos de condiciones que prevalecían en la historia temprana de la Tierra, parece probable que las primeras formas de vida fueran extremófilos. Por tanto, comprenderlos puede ayudar a explicar cómo comenzó la vida en la Tierra. De modo similar, los astrobiólogos («biólogos del espacio») utilizan los extremófilos como organismos modelo en la búsqueda de vida extraterrestre. La idea consiste en que si las bacterias y arqueas pueden prosperar en hábitats extremos de la Tierra, resulta probable que puedan encontrarse células en ambientes similares en otros planetas o lunas de planetas. Puesto que las enzimas que funcionan a temperaturas y presiones extremas resultan útiles en muchos procesos industriales, los extremófilos también tienen un interés comercial. En el Capítulo 19 se introdujo la polimerasa *Taq*, que es una DNA polimerasa estable hasta los 95 °C. Recordemos que la polimerasa *Taq* se utiliza para ejecutar la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en entornos de investigación y comerciales. Esta enzima se aisló de una bacteria denominada *Thermus aquaticus* («agua caliente»), descubierta en manantiales de agua caliente en el Parque Nacional de Yellowstone.

¿En qué medida afectan las células pequeñas al cambio global?

Determinadas bacterias y arqueas pueden vivir en entornos extremos y utilizar compuestos tóxicos como alimentos porque producen enzimas extremadamente sofisticadas. La química compleja que llevan a cabo, así como su gran número, las ha convertido en fuerzas potentes del cambio mundial a lo largo de la historia de la Tierra. Las bacterias y arqueas han modificado la composición de los océanos, la atmósfera y los ambientes terrestres durante millones de años, y hoy continúan haciéndolo.

La revolución del oxígeno Actualmente, el oxígeno representa casi el 21 por ciento de las moléculas de la atmósfera de la Tierra. Sin embargo, los investigadores que estudian la composición de la atmósfera están casi seguros de que no existió oxígeno molecular libre (O_2) durante los primeros 2.300 millones de años de existencia de la Tierra. Esta conclusión se basa en dos observaciones: (1) No existía una fuente plausible de oxígeno en el momento en que se formó el planeta y (2) las rocas más antiguas de la Tierra indican que, durante muchos años después, todo el oxígeno que se formó reaccionó inmediatamente con los átomos de hierro para producir óxidos de hierro, tales como hematina (Fe_2O_3) o magnetita (Fe_3O_4). En un principio, la atmósfera estaba dominada por nitrógeno y dióxido de carbono. Entonces, ¿de dónde proviene el oxígeno que respiramos? La respuesta está en las cianobacterias.

Las **cianobacterias** son un linaje de bacterias fotosintéticas (**Figura 28.4**). Según los registros de fósiles, las cianobacterias aparecieron en grandes cantidades por primera vez en los océanos entre 2.700 y 2.550 millones de años atrás, aproximadamente. Su aparición fue trascendental, dado que las cianobacterias fueron los primeros organismos en realizar la fotosíntesis oxigénica («productora de oxígeno»). La fotosíntesis oxigénica depende de las proteínas y pigmentos del fotosistema II. Es posible que recuerdes del Capítulo 10 que el fotosistema II comprende enzimas capaces de separar los electrones de las moléculas de agua. La reacción que «separa» el agua da como resultado la producción de oxígeno y electrones. Los electrones son necesarios para que la fotosíntesis continúe; las moléculas de oxígeno simplemente se liberan como un desecho.

Los registros fósil y geológico indican que las concentraciones de oxígeno en los océanos y la atmósfera comenzaron a aumentar hace 2.300 o 2.100 millones de años. Una vez que el oxígeno era común en los océanos, las células podrían comenzar a utilizarlo como receptor final de electrones durante la respiración celular. La respiración **aeróbica** fue entonces posible. Antes de eso, los organismos tenían que usar otros compuestos diferentes al oxígeno como receptor final de electrones (solo era posible la respiración **anaeróbica**).

La evolución de la respiración aeróbica resultó fundamental para la historia de la vida. Debido a que el oxígeno resulta extremadamente electronegativo, es un receptor de electrones eficaz. Se libera mucha más energía a medida que los electrones se mueven por cadenas de transporte de electrones con oxígeno como receptor último que el que se libera con otras sustancias como receptoras de electrones (**Figura 28.5**). Una

FIGURA 28.4 Las cianobacterias fueron los primeros organismos en realizar la fotosíntesis oxigénica. La vida como la conocemos hoy no se habría desarrollado si las cianobacterias no hubieran comenzado a producir oxígeno como un subproducto de la fotosíntesis hace 2.700 millones de años.

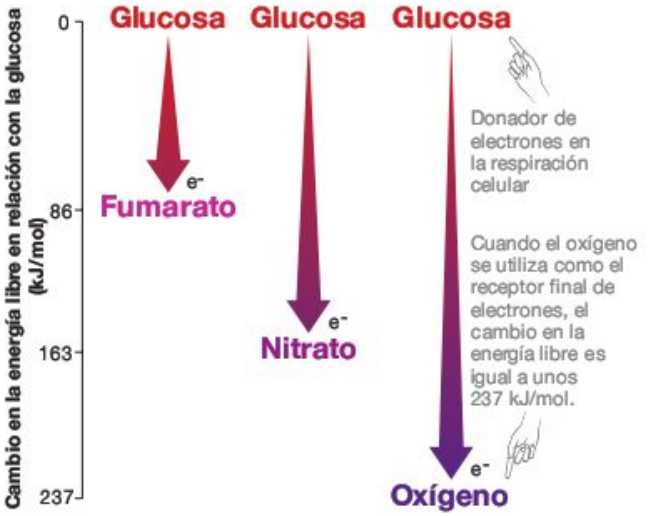


FIGURA 28.5 La respiración celular puede producir más energía cuando el oxígeno es el receptor final de electrones. Dado que el oxígeno tiene una electronegatividad tan alta, la energía potencial de los electrones que se emplean en la respiración celular es mucho menor cuando el oxígeno es el receptor final comparado con otras moléculas o iones. Por consiguiente, se libera una mayor cantidad de energía libre durante la respiración celular con oxígeno como receptor final de electrones.

PREGUNTA ¿Qué organismos crecen más rápido, los que utilizan la respiración aeróbica o los que utilizan la anaeróbica? Explica tu razonamiento.

vez que el oxígeno estaba disponible, se pudo producir mucho más ATP para cada electrón donado por NADH o $FADH_2$. Por consiguiente, la tasa de producción de energía pudo aumentar enormemente.

Una vez que los niveles de oxígeno habían alcanzado cotas relevantes en los océanos y la atmósfera, las primeras eucariotas (que eran algas macroscópicas) aparecen en el registro fósil. Los biólogos sostienen que existía una relación causal con la disponibilidad de oxígeno. Afirman que el gran tamaño de las células, la multicelularidad, y finalmente el gran tamaño corporal fueron posibles gracias al alto ritmo metabólico y el rápido crecimiento impulsado por la respiración aeróbica.

En resumen, los datos indican que las cianobacterias fueron responsables del cambio fundamental de la atmósfera de la Tierra (a una con una alta concentración de oxígeno). Nunca antes, o desde entonces, los organismos han hecho tanto por modificar la naturaleza de nuestro planeta.

El ciclo del nitrógeno En muchos ambientes la fertilización de los bosques o las praderas con nitrógeno da como resultado un aumento del crecimiento. Los investigadores infieren de estos resultados que el crecimiento de las plantas se limita a la disponibilidad de nitrógeno.

Los organismos deben tener nitrógeno para sintetizar las proteínas y los ácidos nucleicos. Aunque el nitrógeno molecular (N_2) es extremadamente abundante en la atmósfera, la mayoría de los organismos no pueden utilizarlo. Para incorporar átomos de nitrógeno en los aminoácidos y los nucleótidos, todas las eucariotas y muchas bacterias y arqueas deben obtener N en forma de amoniaco (NH_3) o nitrato (NO_3^-).

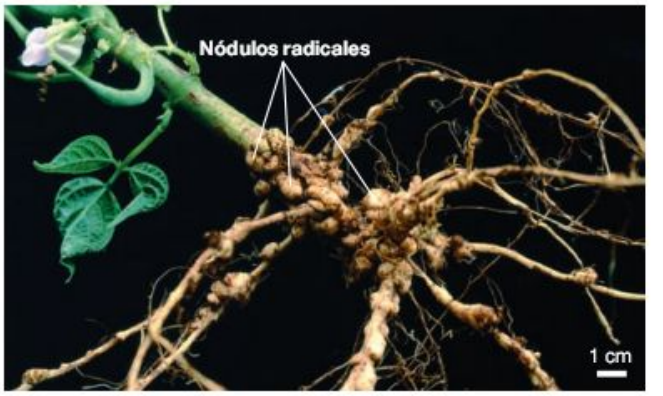


FIGURA 28.6 Algunas bacterias fijadoras de nitrógeno viven asociadas a las plantas. Los nódulos radicales forman una estructura protectora para las bacterias fijadoras de nitrógeno.

Los únicos organismos capaces de convertir nitrógeno molecular en amoniaco son las bacterias. Los pasos del proceso denominado **fijación de nitrógeno** son reacciones de reducción-oxidación (redox) complejas y altamente endergónicas (véase el Capítulo 9). Las enzimas que se requieren para realizar la fijación de nitrógeno se encuentran solo en linajes bacterianos selectos. Algunas especies de cianobacterias que viven en las aguas superficiales de los océanos o asociadas a las plantas acuáticas son capaces de fijar nitrógeno. En los ambientes terrestres, las bacterias que fijan nitrógeno que no son cianobacterias viven estrechamente asociadas a las plantas, a menudo en estructuras especiales de las raíces denominadas nódulos (**Figura 28.6**).

Si las bacterias no pudieran fijar nitrógeno, casi con toda probabilidad hoy solo existiría una pequeña fracción de la vida actual de la Tierra. Los organismos grandes y multicelulares prácticamente no existirían, pues habría muy poco nitrógeno disponible para generar grandes cantidades de proteínas y construir un organismo de gran tamaño.

Contaminación por nitratos El maíz, el arroz, el trigo y otros muchos cultivos no viven asociados a las bacterias que fijan nitrógeno. Para aumentar la producción de estos cultivos, los agricultores utilizan fertilizantes ricos en nitrógeno. En algunas partes del mundo, la adición masiva de nitrógeno en forma de amoniaco está provocando graves problemas de contaminación. La **Figura 28.7** muestra por qué. Cuando se añade amoniaco al campo de cultivo (por ejemplo, en el medio oeste de los Estados Unidos), gran parte de este nunca alcanza a las plantas de cultivo. Por el contrario, las bacterias de la tierra utilizan una parte importante de las moléculas de amoniaco como alimento. Las bacterias que utilizan amoniaco como donante de electrones para impulsar la respiración celular liberan nitrito (NO_2^-) como desecho. Otras bacterias utilizan el nitrito como donante de electrones y liberan nitrato (NO_3^-). Las moléculas de nitrato son extremadamente solubles en agua y tienden a pasar de la tierra a las aguas subterráneas o arroyos. Desde allí alcanzan finalmente el océano, donde pueden provocar la contaminación.

Para comprender por qué los nitratos pueden contaminar los océanos, pongamos el ejemplo del Golfo de México. Las

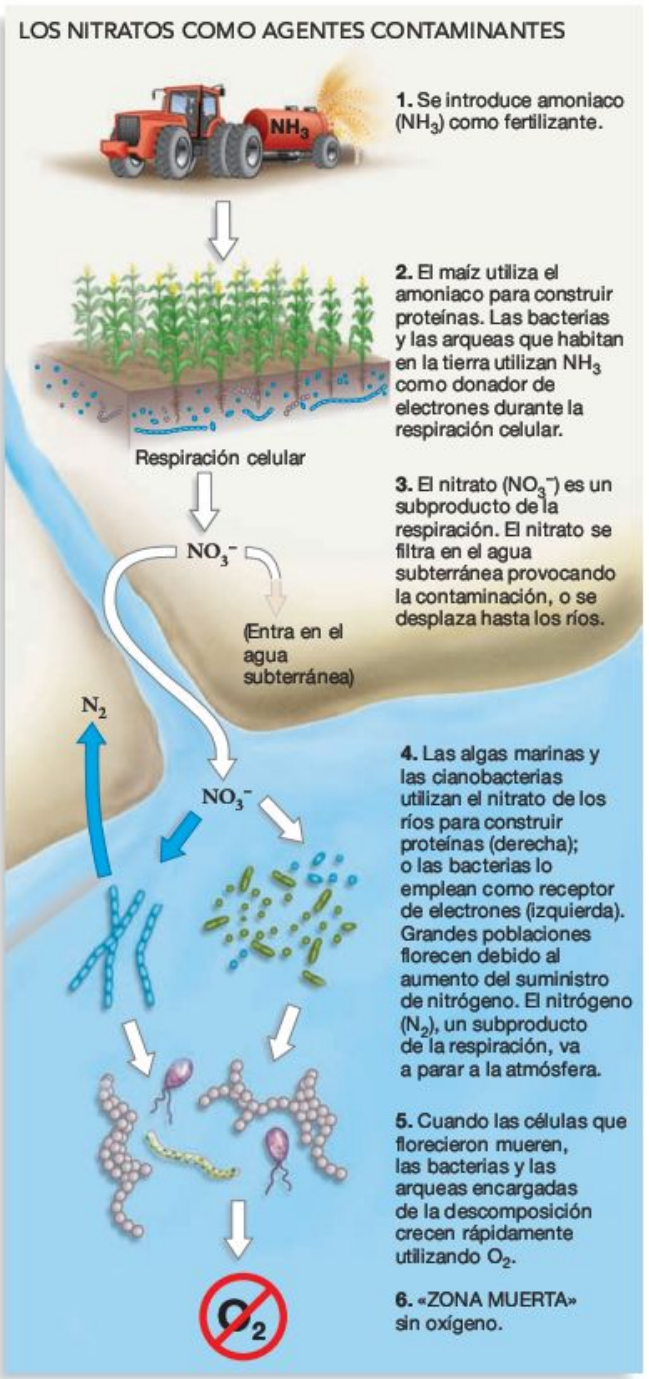


FIGURA 28.7 Los nitratos actúan como contaminantes en ecosistemas acuáticos.

cianobacterias y algas que viven en el Golfo utilizan los nitratos transportados por el río Misisipi como nutrientes. Como respuesta, estas células se multiplican. Cuando mueren y se hunden en el fondo del Golfo, las bacterias, las arqueas y otros saprófitos los utilizan como alimentos. Los saprófitos utilizan tanto oxígeno como receptor de electrones en la respiración celular que los niveles de oxígeno de los sedimentos, e incluso de las aguas del golfo, se reducen. La contaminación por nitratos ha sido tan grave que amplias zonas del Golfo de México son anóxicas (no tienen oxígeno). La zona sin oxígeno (zona muerta) del Golfo de México está desprovista de peces, gambas y otros organismos que requieren oxígeno. Últimamente la zona muerta comprende cerca de 18.000 km^2 (aproximadamente el tamaño de Nueva Jersey), y están surgiendo problemas similares en otras partes del mundo. Casi todos los eslabones de la cadena de acontecimientos que lleva a la contaminación por nitratos comprenden a las bacterias y las arqueas.

El mensaje general de esta sección es sencillo: las bacterias y las arqueas pueden ser pequeñas en cuanto a su tamaño, pero debido a su gran número, su ubicuidad y su capacidad para producir procesos químicos complejos, tienen una enorme influencia en el medio ambiente global.

28.2 ¿Cómo estudian los biólogos las bacterias y las arqueas?

Los biólogos que estudian las bacterias y las arqueas afirman que estudian algunos de los organismos más importantes e interesantes de la Tierra. Las bacterias han sido organismos de referencia en la Biología durante muchas décadas (véase el **Cuadro 28.1** en la pág. 576). Sin embargo, es legítimo afirmar que nuestro entendimiento de los dominios bacteria y arquea está avanzando mucho más rápidamente ahora que en los últimos 100 años (y quizá más rápido que el entendimiento de cualquier otro linaje del árbol de la vida).

A modo de introducción a los dominios bacteria y arquea, examinemos algunas de las técnicas que utilizan los biólogos para responder a las preguntas sobre ellos. Algunas de estas estrategias de investigación se han utilizado desde el descubrimiento de las bacterias; algunas se inventaron hace menos de diez años.

Utilización de cultivos de enriquecimiento

¿Cuáles son las especies de bacterias y arqueas presentes en un lugar determinado y de qué se alimentan? Para responder a preguntas como estas, los biólogos se basan en gran medida en su capacidad para cultivar organismos en el laboratorio. De las 5.000 especies de bacterias y arqueas descritas hasta ahora, casi todas se descubrieron al aislarse de los hábitats naturales y cultivarse bajo condiciones de control en el laboratorio.

Una técnica clásica para aislar nuevos tipos de bacterias y arqueas es la llamada **cultivo de enriquecimiento.** Los cultivos de enriquecimiento se basan en establecer un conjunto específico de condiciones de cultivo (temperatura, claridad, sustratos, tipos de alimento disponibles, etc.). La idea consiste en reunir células del medioambiente y cultivarlas en unas condiciones extremadamente específicas. Las células que prosperan en las condiciones especificadas crecerán en número lo suficiente para aislarlas y estudiarlas en detalle.

Para apreciar cómo funciona esta estrategia en la práctica, tengamos en cuenta la investigación de las bacterias que viven en las profundidades de la Tierra. Un reciente estudio comenzó con muestras de rocas y líquidos de excavaciones en Virginia y Colorado. Las muestras provenían de rocas sedimentarias situadas a profundidades entre 860 y 2.800 metros por debajo de la superficie terrestre, donde las temperaturas oscilan entre

los 42 °C y los 85 °C. Las preguntas que se hicieron fueron: ¿existe vida ahí abajo? En caso afirmativo, ¿qué utilizan los organismos para llevar a cabo la respiración celular?

El equipo de investigación lanzó la hipótesis de que si hubiera organismos viviendo en las profundidades de la Tierra, es probable que las células utilizaran moléculas de hidrógeno (H_2) como donante de electrones y el ión férrico (Fe^{3+}) como receptor de electrones (**Figura 28.8**). (Recuerda del Capítulo 9 que la mayoría de las eucariotas utilizan los azúcares a modo de donantes de electrones y el oxígeno como receptor de electrones durante la respiración celular.) El Fe^{3+} es la forma oxidada del hierro y abunda en las rocas a grandes profundidades. Existe a grandes profundidades por debajo de la superficie en forma de oxihidróxido férrico. Los investigadores predijeron que si un organismo de las muestras reducía los iones férricos durante la respiración celular, un mineral negro, magnético y oxidado denominado magnetita (Fe_3O_4) comenzaría a aparecer en los cultivos en forma de subproducto de la respiración celular.

¿Y qué produjeron sus cultivos de enriquecimiento? En menos de una semana, comenzó a aparecer un compuesto negro. Utilizando una gran variedad de pruebas, los biólogos confirmaron que la sustancia negra era magnetita. Como muestra la sección Resultados de la Figura 28.8, la microscopía reveló a los propios organismos (bacterias no descubiertas anteriormente). Debido a que solo crecen cuando se incuban a temperaturas entre los 45 °C y los 75 °C, estos organismos se consideran **termófilos** («amantes del calor»). El descubrimiento fue espectacular, puesto que sugería que la corteza terrestre puede estar repleta de organismos localizados a profundidades superiores a un kilómetro. Los cultivos de enriquecimiento continúan siendo una forma productiva de aislar y clasificar nuevas especies de bacterias y arqueas.

Utilización del secuenciamiento directo

Los investigadores estiman que de todas las bacterias y arqueas existentes en la actualidad, menos del 1 por ciento se ha desarrollado en un cultivo. Con vistas a aumentar la investigación basada en cultivos de enriquecimiento, los investigadores utilizan el **secuenciamiento directo,** que es una estrategia para documentar la presencia de bacterias y arqueas que no se pueden hacer crecer en un cultivo. Se basa en la identificación de especies filogenéticas, es decir, poblaciones que tienen suficientes características distintivas para representar una rama independiente en un árbol evolutivo (véase el Capítulo 26).

El secuenciamiento directo permite a los biólogos identificar y caracterizar organismos nunca vistos. Gracias a esta técnica se han descubierto enormes ramas nuevas del árbol de la vida y se han obtenido datos revolucionarios en los hábitats donde se encuentran las arqueas.

La **Figura 28.9** describe los pasos en un estudio de secuenciamiento directo. Para comenzar, los investigadores toman una muestra de un hábitat (a menudo agua marina o tierra). Después, las células de la muestra se lisan y su DNA se purifica. Mediante la reacción en cadena de la polimerasa comentada en el Capítulo 19, los investigadores aíslan genes específicos de las especies de la muestra. Después de secuenciar estos genes, comparan los datos con las secuencias de las bases de datos existen-

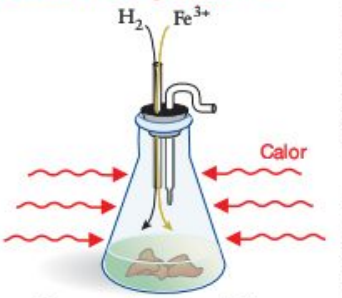
Experimento

Pregunta: ¿Pueden vivir las bacterias 1.600 metros por debajo de la superficie de la Tierra?

Hipótesis: Las bacterias son capaces de realizar la respiración celular muy por debajo de la superficie terrestre mediante la utilización de H_2 como donador de electrones y de Fe^{3+} como receptor de electrones.

Hipótesis nula: Las bacterias de este medio no son capaces de utilizar H_2 como donador de electrones ni Fe^{3+} como receptor de electrones.

Diseño del experimento:



Método del cultivo de enriquecimiento:

1. Crear condiciones de cultivo con abundante H_2 y Fe^{3+}; elevar la temperatura por encima de 45 °C.
2. Añadir muestras de rocas y fluidos extraídos de excavaciones a temperaturas de unos 1.000 m por debajo de la superficie terrestre.

Predicción: Los granos negros y magnéticos de la magnetita (Fe_3O_4) se acumularán debido a que las células que aparecen reducen el Fe^{3+} y se despojan de él. Las células serán visibles.

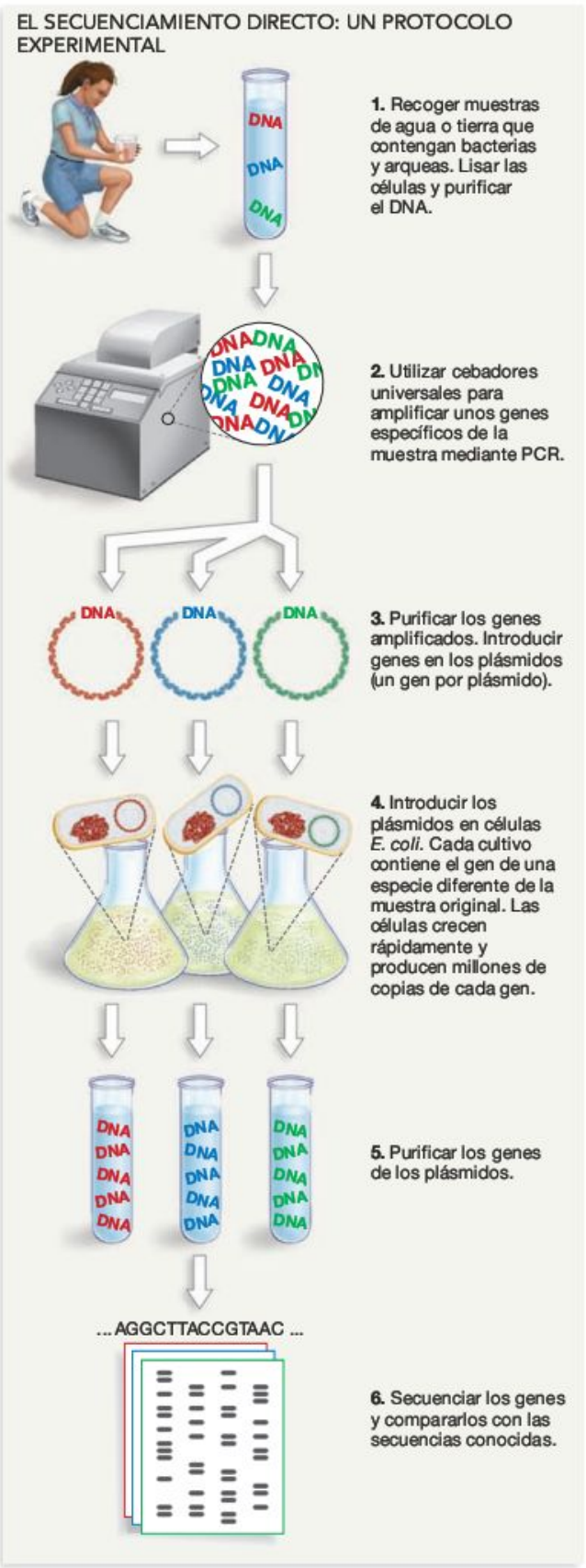
Predicción de la hipótesis nula: No aparecerá magnetita ni crecerán células.

Resultados:

Conclusión: Al menos una especie bacteriana capaz de vivir en las profundidades de la tierra creció en este cultivo de enriquecimiento. Otras condiciones de cultivo pueden dar como resultado el enriquecimiento de otras especies presentes en la misma muestra.

FIGURA 28.8 Los cultivos de enriquecimiento aíslan grandes poblaciones de células que crecen bajo determinadas condiciones. Las bacterias que crecen bajo tierra pueden resistir altas temperaturas. Las especies enriquecidas en este experimento necesitan hidrógeno (H_2) e iones férricos (Fe^{3+}) para vivir.

PREGUNTA ¿Cómo podrían determinar los investigadores a qué linaje bacteriano pertenecen las especies recién descubiertas?



tes. Si las secuencias son marcadamente diferentes, la muestra probablemente contenga organismos no descubiertos.

Los estudios de secuenciamiento directo han dado resultados nuevos y en ocasiones sorprendentes. Por ejemplo, durante las dos décadas siguientes al descubrimiento del dominio Bacteria, los investigadores pensaron que estos organismos se podrían agrupar de forma conveniente en cuatro categorías: halófilos extremos, reductores de sulfatos, metanógenos y termófilos extremos. Los **halófilos** extremos («amantes de la sal») viven en salinas, lagos salados y tierras salinas. Los **reductores de sulfatos** son especies que producen sulfuro de hidrógeno (H_2S) como subproducto de la respiración celular. (Es posible que el H_2S te resulte familiar, ya que huele a huevo podrido.) Los **metanógenos** producen metano (gas natural; CH_4) como subproducto de la respiración celular. Los **termófilos** extremos crecen a temperaturas superiores a 80 °C. Basándose en estos datos iniciales, los investigadores pensaron que las arqueas estaban limitadas a ambientes extremos y que los cuatro fenotipos correspondían a linajes separados dentro del dominio arquea. Sin embargo, a consecuencia de los estudios de secuenciamiento directo, estas generalizaciones se han descartado.

A mediados de la década de 1990, el secuenciamiento directo descubrió arqueas en hábitats tan diferentes como arrozales o el Océano Ártico. Algunos de estos organismos descubiertos recientemente parecen pertenecer a linajes totalmente nuevos, denominados con ciertas dudas **korarqueota** y **nanoarqueota.** Las secuencias de DNA de estas especies son tan diferentes que pueden representar «reinos» análogos a las plantas o animales, si bien los dos grupos se identificaron y nombraron antes de que se hubiera observado cualquiera de sus miembros. La investigación posterior se centra en la confirmación de los resultados iniciales. Gracias a estudios como estos, el secuenciamiento directo está revolucionando nuestro conocimiento de la diversidad bacteriana y arqueal.

Evaluación de filogenias moleculares

Para poner en contexto datos de cultivos de enriquecimiento y de estudios de secuenciamiento directo, los biólogos dependen de la ubicación exacta de las especies en los árboles filogenéticos. Recuerda de los Capítulos 1 y 27 y de **BioHabilidades 2** que los árboles filogenéticos ilustran las relaciones evolutivas entre especies y linajes. Constituyen un resumen pictórico de las especies que están más estrecha o distantemente relacionadas con otras.

Algunos de los árboles filogenéticos más útiles para los dominios bacteria y arquea se han basado en los estudios de la molécula de RNA que se encuentra en la pequeña subunidad de los ribosomas, lo que los biólogos denominan SSU RNA. (Véase el Capítulo 16 para obtener más información

FIGURA 28.9 El secuenciamiento directo permite a los investigadores identificar especies nunca vistas anteriormente. El secuenciamiento directo permite a los biólogos aislar genes específicos de los organismos presentes en la muestra. La reacción en cadena de la polimerasa se utiliza para generar copias suficientes de estos genes, de forma que se pueda secuenciar el DNA de las diferentes especies.

CUADRO 28.1 Un organismo modelo: *Escherichia coli*

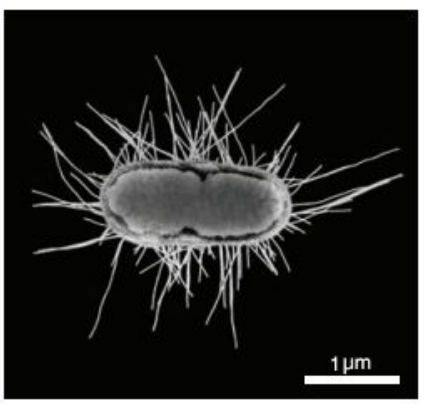
De todos los organismos modelos de la Biología, quizá no ha habido ninguno más importante que la bacteria *Escherichia coli* (un habitante común del intestino humano). La cepa con la que hoy se trabaja de manera más común, la llamada K-12 (**Figura 28.10a**), fue aislada originalmente de un paciente de un hospital en 1922.

Sin embargo, la *Eschericha coli* K-12 no comenzó a alcanzar su actual prominencia como organismo modelo hasta 1945. Ese año los biólogos observaron que algunas células K-12 eran capaces de realizar un proceso llamado conjugación. Al igual que todas las bacterias y arqueas, la K-12 y otras cepas de *E. coli* se reproducen mediante **fisión binaria** (la partición de una célula en dos células hijas). La replicación de DNA precede a la fisión, de forma que las células hijas son iguales genéticamente. Sin embargo, como se mostró en el Capítulo 12, algunas células bacterianas son también capaces de transferir copias de las hélices extracelulares de DNA denominadas **plásmidos.** Cuando se produce la **conjugación** se transmite una copia de un plásmido de una célula bacteriana (a veces se une uno o más genes del cromosoma bacteriano principal) a una célula receptora a través de una estructura denominada tubo de conjugación. A veces se le llama a la conjugación sexo bacteriano. Su descubrimiento en las K-12 resulta importante debido a que los investigadores la pudieron utilizar para transferir alelos específicos de una célula a otra. Por ejemplo, los biólogos pudieron estudiar la función de genes específicos de las K-12 mediante la documentación de los cambios en los fenotipos de las células receptoras, una vez que el proceso de transferencia estuviera completo.

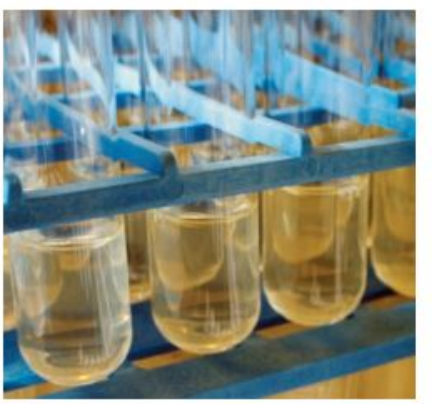
Durante la última parte del siglo xx, los principales resultados de la biología molecular (tratados en los Capítulos 14 a 19) tuvieron su origen en los estudios de *E. coli*. Entre estos resultados se incluyen el descubrimiento de enzimas como la DNA polimerasa, la RNA polimerasa, las enzimas reparadoras del DNA y las endonucleasas de restricción; la elucidación de la estructura y el funcionamiento del ribosoma, y la caracterización inicial de los promotores, los factores reguladores de la transcripción, los sitios reguladores de DNA y los operones. En muchos casos, los descubrimientos iniciales en *E. coli* permitieron a los investigadores confirmar que existían procesos y enzimas homólogas en una gran variedad de organismos: desde las bacterias a la levadura, los ratones o los seres humanos. El éxito de las *E. coli* como un modelo para otras especies inspiró la afirmación de Jacques Monod: «Una vez hayamos comprendido la biología de las *E. coli* habremos comprendido la biología de un elefante». El genoma de *E. coli* K-12 se secuenció en 1997, y se continúa trabajando con la cepa en estudios sobre el funcionamiento de los genes, en estudios de bioquímica, y en especial de biotecnología. Sin embargo, queda mucho por aprender. A pesar de los más de 60 años de estudios intensos, aún se desconoce el funcionamiento de cerca de un tercio del genoma de *E. coli*.

En el laboratorio, *E. coli* se cultiva a menudo en **cultivos de suspensión,** en los que las células se introducen en un medio nutriente líquido (**Figura 28.10b**), o en platos que contienen **agar,** una mezcla gelatinosa de polisacáridos (**Figura 28.10c**). En unas condiciones óptimas de crecimiento (antes de que las células comiencen a amontonarse y competir por el espacio y los nutrientes), una célula tarda una media de 30 minutos en crecer y dividirse. A este ritmo, una única célula puede producir una población de más de un millón de descendientes en solo diez horas. A excepción de las nuevas mutaciones, todas las células descendientes son idénticas genéticamente.

(a) *Escherichia coli*, cepa K-12



(b) Crecimiento en un medio líquido



(c) Crecimiento en un medio sólido

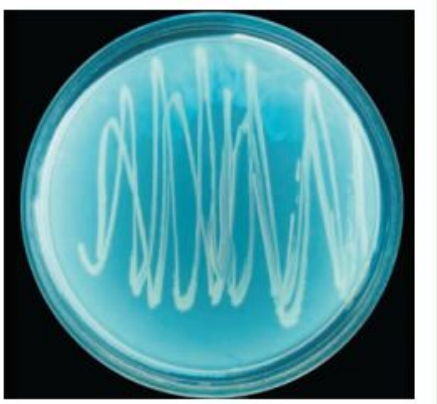


FIGURA 28.10 *Escherichia coli* se cultiva fácilmente en el laboratorio.

PREGUNTA Las *Escherichia coli* crecen a una temperatura de 37 °C. ¿Por qué?

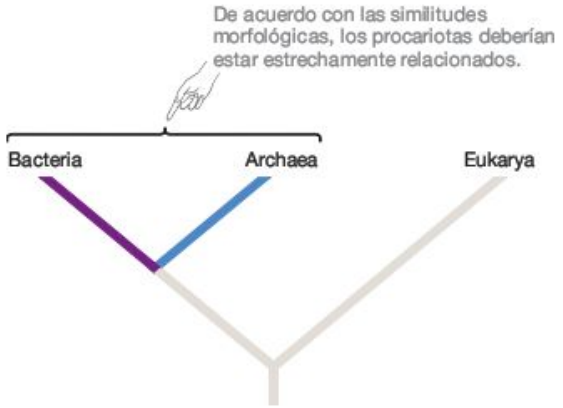


FIGURA 28.11 El árbol de la vida basado en la morfología era incorrecto. Hasta hace poco, se pensaba que la principal división entre organismos era entre los que no tienen un núcleo rodeado por una membrana (procariotas) y los que sí lo tienen (eucariotas). Las comparaciones de las secuencias de RNA han mostrado que este árbol no es correcto.

EJERCICIO Dibuja el árbol correcto junto a éste. Compara tu dibujo con el de la Figura 28.1. Indica dónde evolucionó el núcleo celular en los árboles correctos e incorrectos.

sobre la estructura y función de los ribosomas.) A finales de la década de 1960, Carl Woese y sus compañeros realizaron un enorme esfuerzo para determinar y comparar las secuencias base de las moléculas SSU RNA de una gran variedad de especies. El resultado de su análisis fue el **árbol universal,** o el **árbol de la vida,** cuya ilustración está recogida en la Figura 28.1.

El árbol de Woese se considera ahora un resultado clásico. Antes de publicarse, los biólogos pensaron que la principal división entre los organismos era entre eucariotas y procariotas, es decir, entre células que carecen de una membrana que rodea el núcleo y células que sí la tienen (**Figura 28.11**). No obstante, basándose en datos de la molécula RNA del ribosoma, las principales divisiones de las formas de vida son los tres grupos que Woese denominó Bacteria, Archaea y Eukarya. Los trabajos posteriores documentaron que Bacteria fue el primero de los tres linajes en divergir del ancestro común de todos los organismos vivos. Este resultado significa que los linajes Archaea y Eukarya están más relacionados entre sí que con Bacteria.

Aunque casi todos los biólogos aceptan el sistema de los tres dominios, el entendimiento de las relaciones de los principales linajes dentro de los dominios Bacteria y Archaea ha resultado complicado. Se han realizado exitosos análisis sobre las características moleculares y morfológicas a la hora de identificar grandes series de grupos monofiléticos dentro de los dominios. Recuerda del Capítulo 27 que un **grupo monofilético** se compone de su población ancestral y de todos sus descendientes. Los grupos monofiléticos también se pueden denominar clados o linajes. Se está progresando rápidamente en cuanto a cómo los principales clados dentro de los dominios Bacteria y Archaea se relacionan entre sí. El árbol filogenético de la **Figura 28.12** resume los resultados recientes, pero aún se considera provisional. A medida que se obtienen más datos, resulta casi seguro que al menos algunas de las ramas de este árbol cambiarán de posición. Además, recuerda que los estudios de secuenciamiento directo han llevado al descubrimiento de nuevos grupos principales recientemente. Si se confirma la existencia de estos grupos, se añadirán ramas enteras a este árbol. El trabajo en las filogenias moleculares avanza con paso rápido.

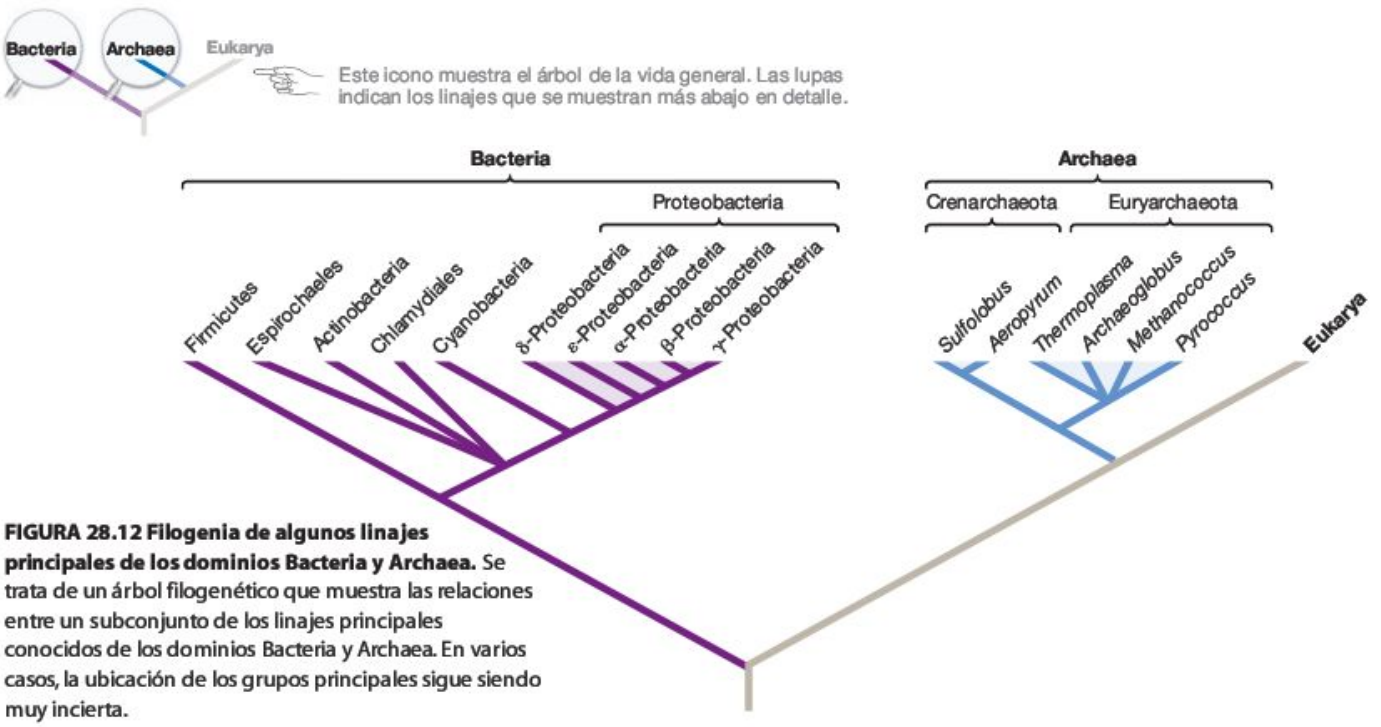


FIGURA 28.12 Filogenia de algunos linajes principales de los dominios Bacteria y Archaea. Se trata de un árbol filogenético que muestra las relaciones entre un subconjunto de los linajes principales conocidos de los dominios Bacteria y Archaea. En varios casos, la ubicación de los grupos principales sigue siendo muy incierta.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los cultivos de enriquecimiento se basan en establecer determinadas condiciones en el laboratorio y aislar las células que crecen rápidamente como respuesta. Crean un conjunto abundante y puro de bacterias que florecen bajo unas condiciones determinadas y se pueden estudiar más en profundidad.
- El secuenciamiento directo se basa en el aislamiento del DNA de las muestras tomadas directamente del ambiente, en la purificación y el secuenciamiento de genes específicos, y en el análisis de la ubicación de dichas secuencias de DNA en el árbol filogenético de los dominios Bacteria y Archaea.

Deberías ser capaz de...

1) Diseñar un cultivo de enriquecimiento que aislaría especies que se podrían utilizar para limpiar vertidos de crudo.
2) Plantear un estudio diseñado para identificar las especies de bacterias y arqueas presentes en una muestra de tierra cercana a la facultad de Biología de tu campus universitario.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Tree of Life

28.3 ¿Qué ocurre en la diversificación de los dominios Bacteria y Archaea?

Inicialmente, la diversificación de los dominios bacteria y arquea puede parecer casi abrumadora. Para hacer que la variación entre linajes y especies tenga sentido, los biólogos se centran en dos asuntos: la diversificación en la morfología y el metabolismo. En lo referente al metabolismo, la cuestión clave radica en las moléculas que se utilizan como alimento. Las bacterias y las arqueas son capaces de vivir en una gran variedad de entornos debido a que varían en la estructura celular y en la forma de vivir.

Diversidad morfológica

Dado que nosotros, los seres humanos, somos tan grandes, nos resulta complicado apreciar la diversidad morfológica que existe entre las bacterias y las arqueas. Para nosotros todas son pequeñas y semejantes. Sin embargo, a la escala de una bacteria o una arquea, las especies diferentes muestran una gran diversidad morfológica. Por ejemplo, las bacterias y las arqueas oscilan en tamaño desde la más pequeña de todas las células libres vivas (bacterias denominadas micoplasmas con volúmenes tan pequeños como 0,03 μm^3) hasta la bacteria más grande conocida, la *Thiomargarita namibiensis*, que presenta volúmenes tan grandes como 200×10^6 μm^3. Más de un millón de células *Mycoplasma* cabrían dentro de una *Thiomar-*

(a) El tamaño varía
Los tamaños de bacterias y arqueas varían. Las células del *Mycoplasma* (izquierda) tienen un diámetro de unos 0,5 µm, mientras que las células de la *Thiomargarita namibiensis* (derecha) tienen un diámetro de unos 150 µm.

(b) La forma varía
Las formas bacterianas y arqueales varían desde las barras, como el *Bacillus anthracis* (izquierda) y las esferas a los filamentos o espirales, tales como el *Rhodospirillum*. En algunas especies, como el *Streptoccocus faecalis* (derecha), las células se adhieren unas a otras y forman cadenas.

(c) La movilidad varía
Una amplia variedad de bacterias y arqueas utiliza flagelos (izquierda) para impulsar los movimientos de nado. Estas células cianobacterianas (derecha) se deslizan por un sustrato.

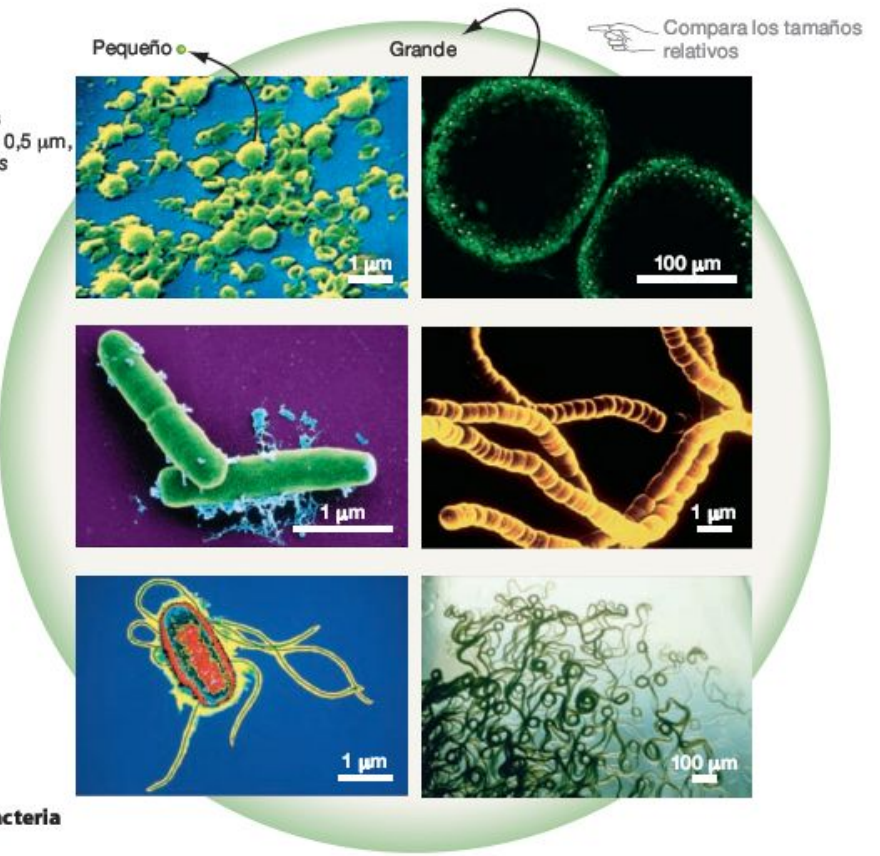


FIGURA 28.13 La diversidad morfológica entre Bacteria y Archaea es amplia.

garita (**Figura 28.13a**). Las bacterias y arqueas también presentan una gran variedad de formas, entre las que se incluyen filamentos, esferas, barras, cadenas y espirales (**Figura 28.13b**). Muchas células son móviles, con movimientos de flotación impulsados por flagelos (**Figura 28.13c**). Algunas células pueden nadar más de diez cuerpos por segundo, mucho más rápido de lo que ningún hombre puede esprintar. Aunque los movimientos de deslizamiento se producen en varios grupos, siguen sin conocerse los mecanismos moleculares responsables de este tipo de movilidad.

A esta escala, la composición de la membrana plasmática y de la pared celular resultan especialmente importantes. La introducción a este capítulo resaltaba las grandes diferencias entre las membranas plasmáticas y las paredes celulares de las bacterias frente a las de las arqueas. Dentro de las bacterias existen dos tipos generales de paredes celulares. Estos tipos se pueden distinguir fácilmente debido a que reaccionan de manera distinta cuando se tratan con un tinte denominado **tinción de Gram.** Como se puede apreciar en la **Figura 28.14a,** las células Gram positivas tienen un color morado y las Gram negativas rosa. A nivel molecular, las células **Gram positivas** tienen una membrana plasmática rodeada por una pared celular con abundante peptidoglucano (**Figura 28.14b**). Es posible que recuerdes del Capítulo 5 que el peptidoglucano es una sustancia compleja compuesta por filamentos de hidratos de carbono reticulados. Por el contrario, las células **Gram negativas** tienen una membrana plasmática rodeada por una pared celular que tiene dos componentes: una delgada capa gelatinosa que contiene peptidoglucano y una capa doble exterior de fosfolípidos (**Figura 28. 14c**).

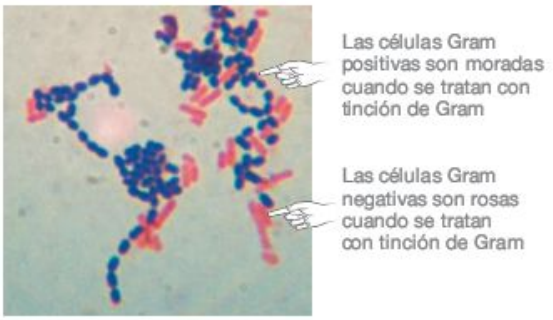
Para resumir, los miembros de los dominios Bacteria y Archaea son muy diversos en general en su tamaño, forma y movilidad, así como en la composición de las paredes celulares y las membranas plasmáticas. Pero cuando se les pide a los biólogos que citen las innovaciones causantes de la diversificación de estos dos dominios, no hacen referencia a la diversidad morfológica. En su lugar, aluden a la diversidad metabólica (variación en las reacciones químicas que se producen dentro de las células). Lo más importante que hay que recordar sobre las bacterias y arqueas es lo diferentes que son en cuanto a los tipos de compuestos que pueden utilizar como alimento.

Diversidad metabólica

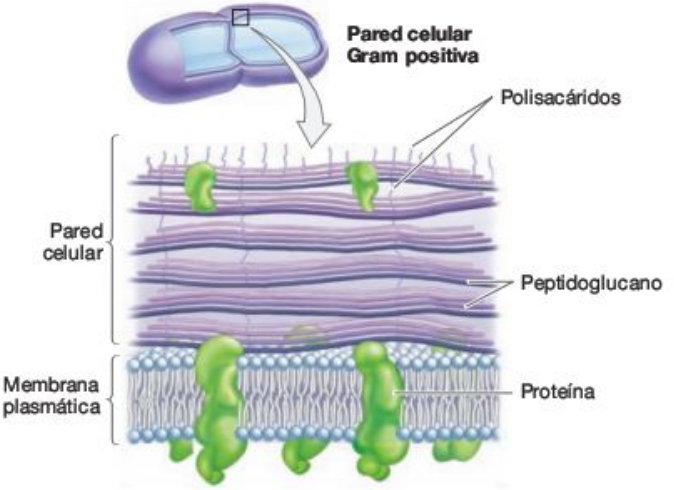
Las bacterias y las arqueas son los amos del metabolismo. En conjunto pueden utilizar casi cualquier cosa como alimento, desde moléculas de hidrógeno a petróleo. Las bacterias y arqueas parecen pequeñas y relativamente sencillas por su morfología, pero sus capacidades bioquímicas resultan deslumbrantes.

¿Qué grado de diversidad tienen las bacterias y arqueas cuando se trata de ganarse la vida? Para comprender la respuesta, recuerda de los Capítulos 9 y 10 que los organismos tienen dos necesidades nutricionales fundamentales: obtener energía química en forma de adenosín trifosfato (ATP) y obtener moléculas con enlaces carbono-carbono que puedan utilizarse como bloques básicos para la síntesis de ácidos grasos, proteínas, DNA, RNA y otros compuestos grandes y complejos que requiere la célula.

(a) Las células Gram positivas retienen más tinción que las Gram negativas.



(b) Las paredes celulares en bacterias Gram positivas contienen una gran cantidad de peptidoglucano.



(c) Las paredes celulares en bacterias Gram negativas contienen peptidoglucano y una membrana exterior.

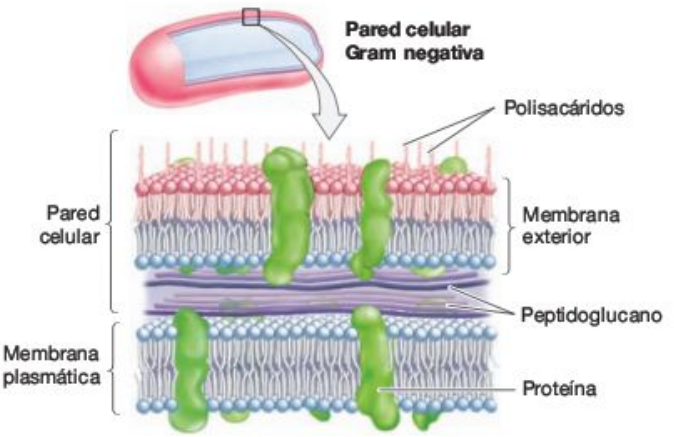


FIGURA 28.14 La tinción de Gram distingue dos tipos de paredes celulares en las bacterias. (a) Cuando se tratan con la tinción de Gram, algunas células retienen una gran cantidad de tinción y adquieren un color morado mientras otras células retienen poca tinción y adquieren un color rosa. La cantidad de tinción de Gram retenida es alta en las células con paredes que contienen una gran cantidad de peptidoglucano, **(b)** y pequeña en las células que contienen poco peptidoglucano, pero tienen una capa de membrana exterior **(c).**

TABLA RESUMEN **28.3** **Seis métodos generales para obtener energía y carbono**

	Fuente de compuestos de bloques básicos con enlaces carbono-carbono (para la síntesis de compuestos orgánicos complejos)	
Fuente de energía (para la producción de ATP)	***Autótrofos*** (Sintetizan los compuestos básicos a partir de CO_2, CH_4 o de moléculas simples)	***Heterótrofos*** (Obtienen compuestos orgánicos con alto potencial energético de otros organismos)
Luz (fotótrofos)	Fotoautótrofos	Fotoheterótrofos
Moléculas orgánicas con un alto potencial de energía (organótrofos)	***Quimiorganótrofos***	***Quimioorganoheterótrofos***
Moléculas inorgánicas con un alto potencial de energía (litótrofos)	***Quimiolitótrofos***	***Heterótrofos quimiolitotróficos***

Las bacterias y las arqueas producen ATP de tres formas:

1. Los **fotótrofos** («que se alimentan luz») utilizan la energía luminosa para estimular el movimiento de los electrones a la parte superior de las cadenas de transporte de electrones. El ATP se produce por fotofosforilación (véase el Capítulo 10).
2. Los **quimioorganótrofos** oxidan moléculas orgánicas con energía de alto potencial, como los azúcares. El ATP se puede producir mediante la respiración celular (con azúcares que actúan como donantes de electrones) o mediante procesos de fermentación (véase el Capítulo 9).
3. Los **quimiolitótrofos** («que se alimentan de rocas») oxidan moléculas inorgánicas con energía de alto potencial, tal como el amoniaco (NH_3) o el metano (CH_4). El ATP se produce mediante la respiración celular, con compuestos inorgánicos que actúan como donantes de electrones.

Las bacterias y las arqueas satisfacen su segunda necesidad nutricional (obtención de compuestos de bloques básicos con enlaces carbono-carbono) de dos formas: (1) mediante la síntesis de sus propios compuestos desde materiales simples como CO_2 y CH_4, o (2) mediante la absorción de compuestos orgánicos de su entorno listos para usar. Los organismos que fabrican sus propios compuestos de bloques básicos se denominan **autótrofos** («que se alimentan a sí mismos»). Los organismos que obtienen estos compuestos de otros organismos se denominan **heterótrofos** («que se alimentan de otros»).

Dado que existen tres formas distintas de producir ATP y dos mecanismos generales para obtener carbono, existe un total de seis métodos para producir ATP y obtener carbono. En la **Tabla Resumen 28.3** aparecen los nombres que los biólogos usan para los organismos que utilizan estas seis «estrategias de alimentación». De las seis formas posibles de producir ATP y obtener carbono, en las eucariotas solo se observan dos. Sin embargo, las bacterias y las arqueas utilizan todas. En cuanto al metabolismo, las eucariotas son sencillas comparadas con las bacterias y las arqueas. Si comprendes la esencia de la diversidad metabólica en las bacterias y las arqueas, deberías ser capaz de relacionar los seis ejemplos de especies que aparecen en la **Tabla 28.4** con la categoría correspondiente en la Tabla Resumen 28.3.

¿Qué hace que sea posible esta gran diversidad? Las bacterias y arqueas han sufrido docenas de cambios en los procesos básicos que has aprendido en los Capítulos 9 y 10. Utilizan compuestos con energía de alto potencial para producir ATP mediante la respiración celular (cadenas de transporte de electrones) o la fermentación, utilizan la luz para producir electrones de alta energía y reducen el carbono del CO_2 y otras fuentes para producir azúcares u otras moléculas de bloques básicos con enlaces carbono-carbono. La historia de las bac-

TABLA **28.4** **Ejemplos de diversidad metabólica en Bacteria y Archaea**

Bacteria/Archaea	**Cómo se produce ATP**	**Cómo se sintetizan las moléculas de los bloques básicos**
Cyanobacteria	Mediante la fotosíntesis	A partir del CO_2 mediante el ciclo de Calvin
Clostridium aceticum	Fermentación de glucosa	A partir del CO_2 mediante reacciones denominadas acetil-CoA
Bacterias nitrificadoras (por ejemplo, *Nitrosomonas* sp.)	Mediante la respiración celular, utilizando amoniaco (NH_3) como donante de electrones	A partir del CO_2 mediante el ciclo de Calvin
Heliobacteria	Mediante la fotosíntesis	Absorben moléculas de bloques básicos que contienen carbono del ambiente
Escherichia coli	Fermentación de compuestos orgánicos o respiración celular, empleando compuestos orgánicos como donantes de electrones	Absorben moléculas de bloques básicos que contienen carbono del ambiente
Beggiatoa	Mediante la respiración celular, utilizando sulfuro de hidrógeno (H_2S) como donante de electrones	Absorben moléculas de bloques básicos que contienen carbono del ambiente

terias y las arqueas se puede reducir a dos frases: La química básica requerida para la fotosíntesis, la respiración celular y la fermentación dio lugar a estos linajes. Después, la evolución de los cambios en cada uno de estos procesos posibilitó que las procariotas se diversificaran en millones de especies que ocupan hábitats diferentes. Profundicemos un poco más.

Producción de ATP mediante la fotosíntesis: variación en las fuentes de electrones y pigmentos En lugar de utilizar moléculas como una fuente de electrones de gran energía, los fotótrofos aplican una estrategia radicalmente diferente: la **fotosíntesis.** Los fotótrofos utilizan la energía de la luz para llevar los electrones a estados de alta energía. Cuando estos electrones descienden a estados de energía más bajos mediante las cadenas de transporte de electrones, la energía que se libera se utiliza para generar ATP.

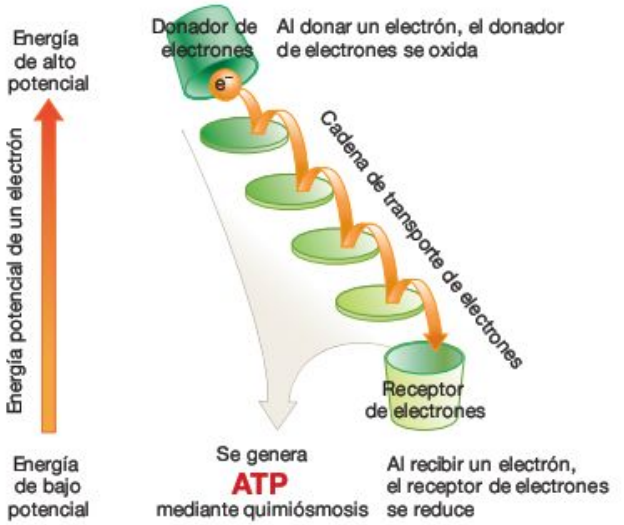
El Capítulo 10 presentaba una característica importante de la fotosíntesis: el proceso requiere una fuente de electrones. Recuerda que en las cianobacterias y las plantas los electrones necesarios provienen del agua. Cuando estos organismos «separan» las moléculas de agua para obtener electrones, generan oxígeno como subproducto. Se dice que las especies que utilizan el agua como fuente de electrones para la fotosíntesis realizan una fotosíntesis **oxigénica.** Por el contrario, muchas bacterias fototrópicas utilizan una molécula distinta del agua como fuente de electrones. En muchos casos, el donante de electrones es sulfuro de hidrógeno (H_2S); otras especies utilizan el ión conocido como ión ferroso (Fe^{2+}). En lugar de producir oxígeno como subproducto de la fotosíntesis, estas células producen azufre elemental (S) o el ión férrico (Fe^{3+}). Se dice que realizan una fotosíntesis **anoxigénica** y viven en hábitats donde el oxígeno escasea.

En el Capítulo 10 también se hablaba de los pigmentos fotosintéticos que se encuentran en las plantas y se exploraban las propiedades de absorción de luz de las clorofilas *a* y *b*. Las cianobacterias tienen estos dos pigmentos. Sin embargo, los investigadores han aislado otras siete clorofilas de los fotótrofos bacterianos. Cada grupo principal de bacterias fotosintéticas tiene una o más de estas clorofilas, y cada tipo de clorofila absorbe la luz en una longitud de onda diferente.

¿Por qué son tan diferentes las clorofilas bacterianas? La hipótesis principal consiste en que las especies fotosintéticas con diferentes espectros de absorción son capaces de vivir juntas sin competir por la luz. Si así fuera, la diversidad de los pigmentos fotosintéticos que se observa en las bacterias ha sido un mecanismo importante para generar la diversidad de especies entre fotótrofos.

Producción de ATP mediante la respiración celular: variaciones en donantes y receptores de electrones Millones de especies bacterianas, arqueales y eucarióticas (entre las que se incluyen animales y plantas) son organótrofos. Estos organismos obtienen la energía necesaria para crear ATP mediante la oxidación de compuestos orgánicos como los azúcares, el almidón o los ácidos grasos. Como se vio en el Capítulo 9, las enzimas celulares pueden separar electrones de las moléculas orgánicas que tienen energía de alto potencial y después transferir estos electrones altamente energéticos a los transportadores de electrones, NAHD y $FADH_2$. Estos compuestos proporcionan electrones a una cadena de transporte de electrones (ETC), donde los electrones descienden desde un estado de alta energía a uno de baja energía (**Figura 28.15a**). La energía que se libera permite a los componentes de la ETC generar un gradiente de protones a través de la membrana

(a) Los electrones pasan de un donador de electrones a través de una cadena de transporte de electrones al receptor final de electrones.



(b) La cadena de transporte de electrones se organiza en series de complejos multimoleculares en la membrana de plasma.

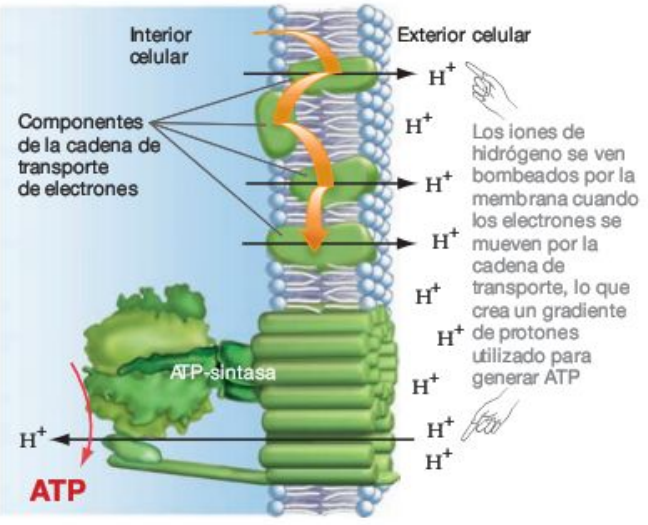


FIGURA 28.15 La respiración celular se basa en las cadenas de transporte de electrones.

EJERCICIO En la parte (a) añade la fórmula química de un determinado donante de electrones, un receptor de electrones y un subproducto reducido para una especie de bacteria o arquea. A continuación, escribe el donante de electrones, el receptor y el subproducto reducido que se observa en los seres humanos.

plasmática. El flujo de protones resultante a través de la ATP-sintetasa de enzimas da como resultado la producción de ATP mediante el proceso denominado quimiosmosis.

La esencia de este proceso, denominado **respiración celular,** consiste en que una molécula con un alto potencial energético actúa como donante de electrones original y se oxida, mientras que una molécula con un bajo potencial energético actúa como receptor final de electrones y se reduce. Gran parte de la diferencia en el potencial de energía entre el donante y el receptor de electrones se transforma en energía química en forma de ATP.

Al tratar la respiración celular en el Capítulo 9 nos centramos en el papel de los compuestos orgánicos con energía de alto potencial (como la glucosa) como donantes originales de electrones y del oxígeno como receptor final de electrones (véase la Figura 9.22). Muchas bacterias y arqueas, así como todas las eucariotas, dependen de estas moléculas. Cuando se completa la respiración celular, la glucosa se oxida totalmente en CO_2, que se emite como un subproducto. Cuando el oxígeno actúa como receptor final de electrones, también se produce agua como subproducto.

Sin embargo, muchas otras bacterias y arqueas utilizan un donante de electrones diferente de los azúcares y un receptor de electrones distinto del oxígeno durante la respiración celular, y producen subproductos distintos del CO_2 y el agua. Como muestra la **Tabla 28.5,** muchas bacterias y arqueas son litótrofas (utilizan iones inorgánicos o moléculas como donantes de electrones). Las sustancias utilizadas a modo de donantes de electrones van desde las moléculas de hidrógeno (H_2) y el sulfuro de hidrógeno (H_2S) al amoniaco (NH_3) y el metano (CH_4). En lugar de usar oxígeno, algunos organismos utilizan compuestos con energía de bajo potencial, tales como el sulfato (SO_4^{2-}), el nitrato (NO_3^-), el dióxido de carbono (CO_2) o los iones férricos (Fe^{3+}) a modo de receptores de electrones. En lugar de producir CO_2 y H_2O como subproductos, es posible que estos organismos puedan producir CH_4 o NO_3^-. Se trata solo de una ligera exageración para indicar que los investigadores han encontrado especies bacterianas y arqueales que pueden utilizar casi todos los compuestos con energía de potencial bastante alto como donante de electrones y casi todos los compuestos con un bajo potencial de energía como receptor de electrones.

Puesto que los donantes y los receptores de electrones que utilizan las bacterias y arqueas son tan diversos, una de las primeras preguntas que les surgen a los biólogos acerca de las especies es cómo llevan a cabo la respiración celular. La mejor forma de responder a esta pregunta es a través de la técnica de cultivo de enriquecimiento tratada en la Sección 28.2. Recuerda que en un cultivo de enriquecimiento los investigadores introducen receptores y donantes de electrones en el medio e intentan aislar células que pueden utilizar esos compuestos para apoyar el crecimiento.

La excepcional diversidad metabólica de las bacterias y arqueas resulta importante. En primer lugar, explica su diversidad ecológica. Las bacterias y arqueas se encuentran en casi todos los sitios debido a que explotan una variedad enorme de moléculas como donantes y receptores de electrones. En segundo lugar, esto explica por qué desempeñan un papel fundamental a la hora de limpiar algunos tipos de contaminación. Las especies que utilizan disolventes orgánicos o combustibles basados en el petróleo como donantes o receptores de electrones pueden ser agentes eficaces en los esfuerzos de biorremediación si los productos de desecho son menos tóxicos que los disolventes o los combustibles. Finalmente, la diversidad metabólica es lo que hace que las bacterias y arqueas intervengan activamente en el cambio global. El nitrógeno, el fósforo, el azufre, el carbón y otros nutrientes fundamentales ciclan de un organismo a otro debido a que las bacterias y arqueas los pueden utilizar en casi cualquier forma molecular. El nitrito (NO_2^-) que algunas bacterias generan como subproducto de la respiración no se crea en el ambiente, debido a que otras especies lo utilizan como receptor de electrones y lo convierten en nitrato molecular (NO_3^-). Esta molécula, a su vez, se convierte en nitrógeno molecular (N_2) por la acción de otras especies de bacterias y arqueas. Las

TABLA **28.5** **Algunos donantes y receptores de electrones utilizados por las bacterias y las arqueas**

		Subproductos		
Donante de electrones	**Receptor de electrones**	**Del donante de electrones**	**Del receptor de electrones**	**Categoría***
Azúcares	O_2	CO_2	H_2O	Organótrofos
H_2 o compuestos orgánicos	SO_4^{2-}	H_2O o CO	H_2S	Reductores de sulfatos
H_2	CO_2	H_2O	CH_4	Metanógenos
CH_4	O_2	CO_2	H_2O	Metanótrofos
S^{2-} or H_2S	O_2	SO_4^{2-}	H_2O	Bacterias del azufre
Compuestos orgánicos	Fe^{3+}	CO_2	Fe^{2+}	Reductores de hierro
NH_3	O_2	NO_2^-	H_2O	Nitrificadores
Compuestos orgánicos	NO_3^-	CO_2	N_2O, NO o N_2	Desnitrificadores (o reductores de nitratos)
NO_2^-	O_2	NO_3^-	H_2O	Nitrosificadores

*Nombre que utilizan los biólogos para identificar especies que utilizan una determinada estrategia metabólica.

PREGUNTA Explica por qué son apropiados los términos *organótrofos, reductores de sulfatos* y *metanógenos.* (La raíz *-gen* significa fuente u origen; *-trof* hace referencia a la alimentación).

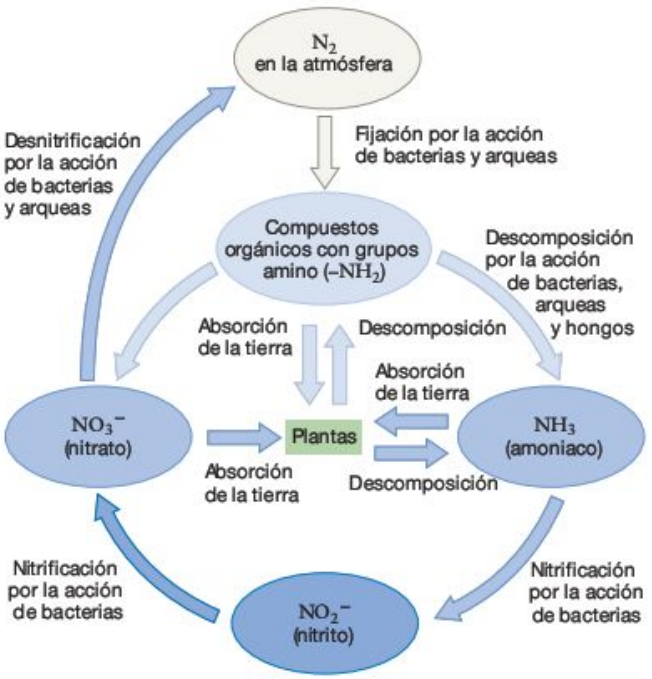


FIGURA 28.16 Los átomos de nitrógeno ciclan a través de los ambientes en diferentes formas moleculares.

EJERCICIO Supongamos que las bacterias y las arqueas ya no fueran capaces de fijar nitrógeno. Dibuja una X en la(s) parte(s) del ciclo que se vería más directamente afectada.

EJERCICIO Añade flechas y etiquetas para indicar que los animales ingieren grupos amino de las plantas y otros animales y liberan grupos amino o amoniaco mediante la excreción y la descomposición.

bacterias pueden convertir el N_2 de la atmósfera en NH_3 en las proteínas (mediante fijación bacteriana o arqueal y descomposición). Se producen tipos similares de interacciones con moléculas que contienen fósforo, azufre y carbono. De esta forma, las bacterias y arqueas desempeñan un papel fundamental en el ciclado de nutrientes (**Figura 28.16**).

Producción de ATP mediante fermentación: variación de los sustratos El Capítulo 9 presentaba la **fermentación** como una estrategia para crear ATP que no implica a las cadenas de transporte de electrones. En la fermentación no se utiliza un receptor de electrones exterior, y las reacciones redox necesarias para producir ATP se equilibran de forma interna. Dado que la fermentación es un modo mucho menos eficaz de crear ATP en comparación con la respiración celular, en muchas especies se produce como una estrategia metabólica alternativa cuando no hay receptores de electrones disponibles para hacer posible la respiración celular. En otras especies la fermentación no ocurre en absoluto, y en otras diferentes la fermentación es la única forma que las células tienen para crear ATP.

Aunque la presentación del Capítulo 9 se centraba en la forma en que la glucosa se fermenta en etanol o ácido láctico, algunas bacterias y arqueas son capaces de utilizar otros compuestos orgánicos como punto de partida de la fermentación. Las bacterias y las arqueas que producen ATP mediante la fermentación se siguen clasificando como organótrofos, pero son mucho más diversas en los sustratos utilizados. Por ejemplo, la bacteria *Clostridium aceticum* puede hacer fermentar etanol, acetato y ácidos grasos, así como glucosa. Otras especies de *Clostridium* fermentan hidratos de carbono complejos (entre los que se incluyen la celulosa o el almidón), proteínas, aminoácidos, o incluso purinas. Las especies que fermentan los aminoácidos producen subproductos con nombres tales como cadaverina o putrescina. Estas moléculas son responsables del mal olor de la carne en descomposición. Otras bacterias pueden fermentar la lactosa, un componente principal de la leche. Esta fermentación tiene dos productos finales: ácido propiónico y CO_2. El ácido propiónico es responsable del sabor del queso suizo; el CO_2 que se produce durante la fermentación y crea los agujeros del queso.

La diversidad de rutas enzimáticas que se observa en las fermentaciones bacterianas y arqueales extiende el repertorio metabólico de estos organismos y sostiene la afirmación de que, como grupo, las bacterias y las arqueas pueden utilizar casi todas las moléculas con energía de potencial relativamente alto como fuente de electrones de alta energía para producir ATP. Dada esta diversidad, no resulta sorprendente que las bacterias y las arqueas se encuentren en hábitats tan diferentes. Los distintos ambientes ofrecen diferentes moléculas ricas en energía. Las distintas especies de bacterias y arqueas han desarrollado la maquinaria bioquímica necesaria para aprovechar la mayoría de estas fuentes de alimentación.

Obtención de compuestos de bloques básicos: variaciones en las rutas de fijación de carbono Además de conseguir energía, los organismos deben obtener moléculas de bloques básicos que contengan enlaces carbono-carbono. Los Capítulos 9 y 10 recogen los dos mecanismos que utilizan los organismos para obtener carbono aprovechable (producir el propio u obtenerlo de otros organismos). Los autótrofos crean sus propios compuestos de bloques básicos, los heterótrofos no.

En muchos autótrofos, entre los que se incluyen las cianobacterias y las plantas, las enzimas del ciclo de Calvin transforman el CO_2 en moléculas orgánicas que se pueden utilizar para la síntesis de material celular. El átomo de carbono del CO_2 se reduce durante el proceso y se dice que «se fija». Por el contrario, los animales y los hongos obtienen el carbono de las plantas o animales vivos o mediante la absorción de compuestos orgánicos soltados como tejidos deteriorados.

Las bacterias y las arqueas emplean estas dos mismas estrategias. Sin embargo, a veces se producen giros interesantes entre los autótrofos bacterianos y arqueales. No todos ellos utilizan el ciclo de Calvin para crear moléculas de bloques básicos, y no todos comienzan con CO_2 como fuente de átomos de carbono. Por ejemplo:

- Varios grupos de bacterias fijan CO_2 mediante métodos diferentes al ciclo de Calvin. Hasta la fecha se han descubierto tres de estos métodos.
- Algunas de estas proteobacterias se denominan **metanótrofos** («que se alimenta de metano») porque emplean metano (CH_4) como su fuente de carbono. (También utilizan CH_4 como donante de electrones en la respiración celular.) Los metanótrofos procesan el metano en compuestos orgá-

nicos más complejos a través de una de las dos rutas enzimáticas, en función de las especies.

- Algunas bacterias pueden utilizar monóxido de carbono (CO) o metanol (CH_3OH) como material inicial.

Estas observaciones destacan un importante mensaje de este capítulo: comparadas con los eucariotas, las capacidades metabólicas de las bacterias y las arqueas son extraordinariamente sofisticadas y complejas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Como grupo, las bacterias y las arqueas pueden utilizar un amplio abanico de materias primas para la respiración celular y la fermentación, realizar fotosíntesis oxigénicas y no oxigénicas y fijar carbono de diferentes fuentes por diversos métodos.

Deberías ser capaz de...

1) Describir las seis formas de sintetizar ATP y obtener bloques básicos que contengan carbono.
2) Dar un ejemplo de lo siguiente:
   - Un donante de electrones distinto del azúcar y un receptor de electrones distinto del oxígeno utilizados por una bacteria o arquea.
   - Una fermentación que no comience con piruvato y genere un subproducto distinto del ácido láctico o el etanol.
   - Una ruta fotosintética que se asiente sobre una fuente de electrones que no sea el agua.
   - Un punto de partida para la fijación de carbono distinto del CO_2.

28.4 Linajes fundamentales de las bacterias y las arqueas

Desde que se publicara por primera vez el árbol filogenético que identificaba los dominios de la vida, decenas de estudios han confirmado los resultados. Hoy se sabe que todos los organismos vivos pertenecen a uno de los tres dominios y que las arqueas y los eucariotas están mucho más relacionados entre sí que con las bacterias.

Aunque las relaciones entre los principales linajes de los dominios Bacteria y Arquea siguen siendo inciertas en algunos casos (véase la Figura 28.12), muchos de los propios linajes están bien estudiados. Repasemos los atributos de las especies de los principales linajes seleccionados dentro de los dominios bacteria y arquea, haciendo énfasis en los temas tratados anteriormente en este capítulo: su diversidad morfológica y metabólica, su impacto en los seres humanos, y su importancia respecto a otras especies y al medioambiente.

Cada capítulo de esta unidad presentará una sección similar, «linajes fundamentales», con notas sobre el aspecto de las especies de los linajes seleccionados, sobre cómo sobreviven y sobre el lugar donde habitan. A menudo se te pedirá que analices un árbol filogenético y añadas etiquetas para indicar el origen de sinapomorfias, esto es, rasgos que identifican grupos como monofiléticos (véase el Capítulo 27).

El objetivo general de estas secciones llamadas «linajes fundamentales» consiste en proporcionar un resumen conciso de quién es quién en los grupos principales del árbol de la vida, y en resaltar las innovaciones o características que permitieron que los grupos particulares surgieran y se diversificaran.

Bacterias

El nombre bacteria proviene del griego *bacter*, que significa «barra» o «bastón». El nombre está inspirado en la primera bacteria vista con un microscopio, la cual tenía forma de barra. Sin embargo, como indica la siguiente descripción, las células bacterianas tienen una gran variedad de formas. Si hoy hubiera que buscarle un nombre al grupo, es posible que los biólogos utilizaran las voces latinas *diversus* o *abundantia*.

Los biólogos que estudian la diversidad bacteriana en la actualidad reconocen al menos 16 linajes o filos principales dentro del dominio. Algunos de estos linajes se reconocieron mediante características morfológicas distintivas, otros mediante análisis filogenéticos de datos de secuenciamiento de genes. Los linajes que se citan aquí son solo una muestra de la diversidad bacteriana (**Figura 28.17**).

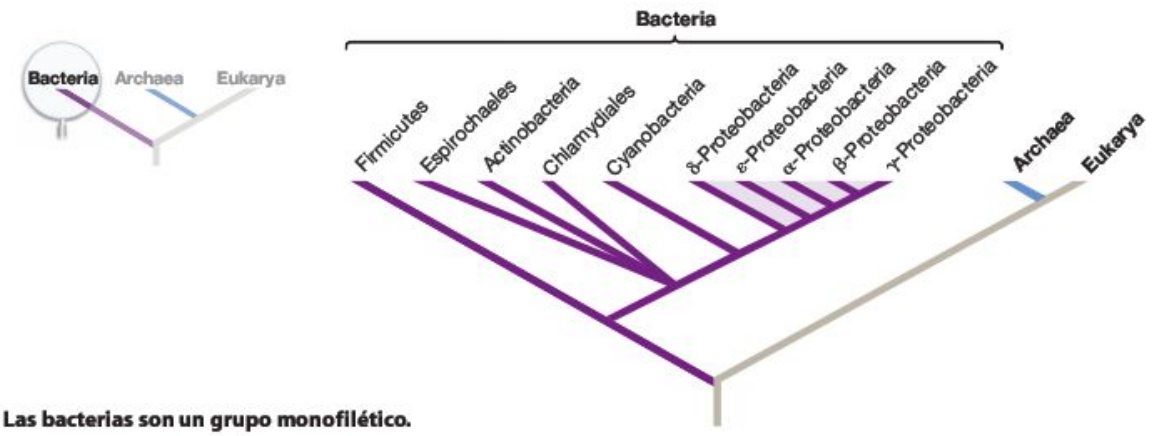


FIGURA 28.17 Las bacterias son un grupo monofilético.

Bacteria > Firmicutes

A las bacterias Firmicutes también se las ha llamado «Gram positivas de bajo contenido GC» debido a que sus paredes celulares reaccionan positivamente a la tinción de Gram (lo que significa que carecen de una membrana fuera de su pared celular) y a que tienen un porcentaje relativamente bajo de guanina y citosina (G y C) en su DNA. En algunas especies, G y C representan menos del 25 por ciento de las bases presentes. Existen más de 1.100 especies. Deberías ser capaz de marcar el origen de la pared celular Gram positiva y del genoma GC bajo en la Figura 28.17 (solo las Firmicutes tienen un genoma GC bajo. Las actinobacterias son el otro linaje Gram positivo).

Diversidad morfológica La mayoría tiene forma de barra o esférica. Algunas de las especies esféricas constituyen cadenas o formaciones de cuatro células. Algunas forman una etapa de descanso duradero denominada **espora.** Un subgrupo carece de paredes celulares por completo, otro sintetiza una pared celular hecha de celulosa.

Diversidad metabólica Algunas especies pueden fijar nitrógeno. Algunas realizan una fotosíntesis no oxigénica; otras crean todo su ATP por diversos métodos de fermentación, y otras realizan la respiración celular empleando hidrógeno (H_2) como donante de electrones.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Las especies de este grupo causan una gran variedad de enfermedades, entre las que se incluyen el carbunco, el botulismo, el tétanos, la neumonía migratoria, los furúnculos, la gangrena y la faringitis estreptocócica. El *Bacillus thuringiensis* produce una toxina considerada uno de los insecticidas más importantes utilizados en la actualidad en la agricultura. Las especies del género *Lactobacillus* se emplean para fermentar la leche de productos lácteos como el yogur o el queso (**Figura 28.18**). Las especies de este grupo son importantes componentes de la tierra, donde aceleran la descomposición de plantas y animales muertos, y hongos.

Lactobacillus bulgaricus (barras) y *Streptococcus thermophilus*

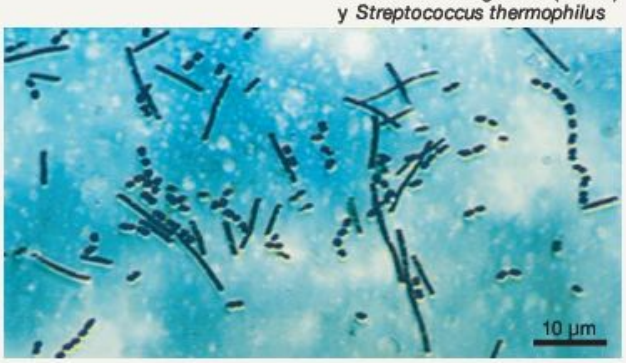


FIGURA 28.18 Firmicutes en el yogur.

Bacteria > Spirochaetes (Espiroquetas)

Las espiroquetas son uno de los filos bacterianos más pequeños en términos de números de especies: solo se han identificado hasta la fecha 13 géneros y un total de 62 especies. Los análisis más recientes sitúan a las espiroquetas cerca de la base del árbol filogenético bacteriano (**Figura 28.19**).

Diversidad morfológica Las espiroquetas se distinguen por su peculiar forma de sacacorchos y sus inusuales flagelos. En lugar de extenderse por el agua rodeando la célula, los flagelos de las espiroquetas se encuentran dentro de una envoltura exterior que rodea a la célula. Cuando los flagelos dan una sacudida, la célula da latigazos hacia atrás y hacia delante, y se desplaza hacia delante. Deberías ser capaz de señalar el origen del flagelo de las espiroquetas en la Figura 28.17.

Diversidad metabólica La mayor parte de las espiroquetas fabrican ATP mediante fermentación. El sustrato utilizado en la fermentación varía entre las especies y puede estar compuesto de azúcares, aminoácidos, almidón o la pectina que se encuentra en las paredes celulares de las plantas. Solo una espiroqueta que vive en el intestino grueso de las termitas puede fijar nitrógeno.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Una espiroqueta provoca la sífilis, enfermedad de transmisión sexual, y también la enfermedad de Lyme, que se transmite al hombre por la picadura de una garrapata de ciervo. Las espiroquetas son muy comunes en el agua fresca y en hábitats marinos. Muchas viven en condiciones anaeróbicas.

Treponema pallidum

FIGURA 28.19 Las espiroquetas son células con forma de sacacorchos localizadas dentro de una envoltura exterior.

Bacteria > Actinobacteria

Las actinobacterias se conocen a veces como «Gram positivas de alto contenido GC» debido a que (1) el material de su pared celular adquiere un color morado cuando se les aplica la tinción de Gram (lo que significa que tienen una pared celular rica en peptidoglucano y carecen de membrana exterior), y (2) su DNA contiene un porcentaje relativamente alto de guanina y citosina. En algunas especies, G y C representan más del 75 por ciento de las bases presentes. Se han identificado más de 1.100 especies hasta la fecha (**Figura 28.20**). Deberías ser capaz de señalar el origen del genoma GC alto de las actinobacterias en la Figura 28.17.

Diversidad morfológica La forma de la célula varía desde las barras a los filamentos. Muchas de las especies que habitan en la tierra se encuentran en forma de cadenas de células que forman amplios filamentos ramificados denominados **micelios.**

Diversidad metabólica Muchas son heterótrofas que utilizan una gran variedad de compuestos orgánicos como donantes de electrones y oxígeno como receptor de electrones. Existe un puñado de especies parásitas. Al igual que otros parásitos, obtienen la mayor parte de los nutrientes del organismo huésped.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Se han aislado más de 500 antibióticos distintos de especies del género *Streptomyces*. 60 de éstos (entre los que se incluyen la estreptomicina, la neomicina, la tetraciclina y la eritromicina) se prescriben en la actualidad para tratar enfermedades en los seres humanos o en el ganado doméstico. Algunos miembros de este grupo provocan la tuberculosis y la lepra. Una de las especies resulta fundamental para la elaboración del queso suizo. Las especies del género *Streptomyces* y *Arthrobacter* se encuentran en gran número en la tierra y resultan fundamentales en la descomposición de las plantas muertas y los restos animales. Algunas especies de este género viven en asociación con las raíces de las plantas y fijan nitrógeno. Otras pueden descomponer toxinas como los herbicidas, la nicotina o la cafeína.

Streptomyces griseus

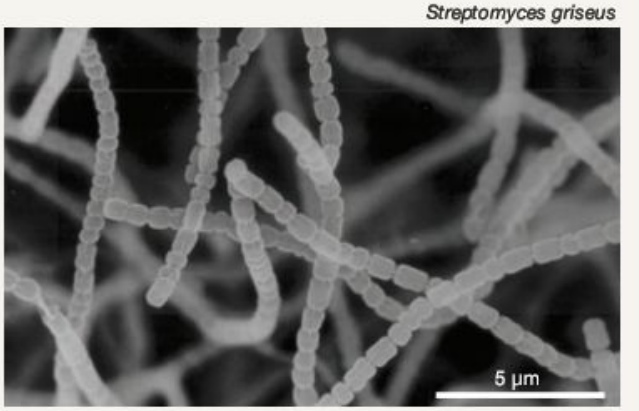


FIGURA 28.20 Un tipo de *Streptomyces* que produce el antibiótico estreptomicina.

Bacteria > Cyanobacteria

Las cianobacterias eran conocidas antiguamente como «las algas verdiazules» (aunque las algas son eucariotas). Solo se han identificado unas 80 especies de cianobacterias hasta la fecha, aunque se encuentran entre los organismos más abundantes de la Tierra. En términos de masa total, las cianobacterias dominan las aguas superficiales de muchos ambientes marinos y de agua fresca.

Diversidad morfológica Las cianobacterias se pueden encontrar como células independientes, en forma de cadenas que constituyen filamentos (**Figura 28.21**), o en añadidos sueltos de células individuales denominadas colonias. La forma de las colonias varía desde hojas planas a grupos de células con forma de bola.

Diversidad metabólica Todas realizan la fotosíntesis oxigénica. Muchas también pueden fijar nitrógeno. Debido a que las cianobacterias pueden sintetizar casi todas las moléculas que necesitan, pueden cultivarse en cultivos que contengan solo CO_2, N_2, H_2O, y unos pocos nutrientes minerales. Deberías ser capaz de señalar el origen de la fotosíntesis oxigénica en la Figura 28.17.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Si las cianobacterias se encuentran en altas cantidades, sus desechos pueden hacer que el agua potable huela mal. Algunas especies liberan moléculas denominadas microcistinas, que son tóxicas para las plantas y los animales. Las cianobacterias fueron responsables del origen de la atmósfera de oxígeno en la Tierra. Hoy siguen produciendo gran parte del oxígeno y el nitrógeno, y muchos de los compuestos orgánicos que alimentan a otros organismos del agua fresca y los ambientes marinos. Un par de especies viven asociadas a los hongos, formando líquenes.

Epecie *Nostoc*

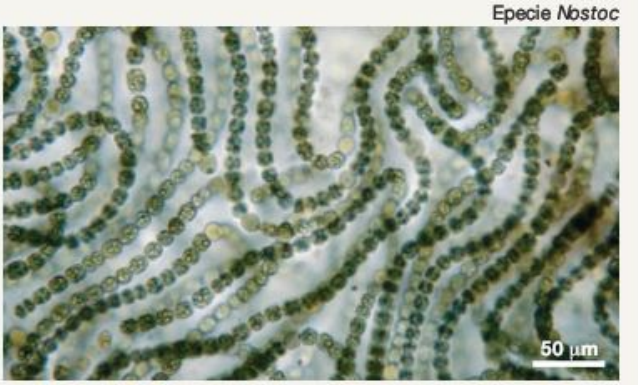


FIGURA 28.21 Las cianobacterias contienen clorofila y son verdes.

Bacteria > Chlamydiales

Atendiendo al número de especies vivas en la actualidad, es posible que las Chlamydiales constituyan el más pequeño de los principales linajes bacterianos. Aunque las *chlamydiae* son filogenéticamente muy distintas, solo se conocen cuatro especies de un género *(Chlamydia)*.

Diversidad morfológica Las *chlamydiae* son esféricas. Son pequeñas, incluso para los estándares bacterianos.

Diversidad metabólica Todas las especies conocidas viven como parásitas *dentro* de células huésped y se denominan **endosimbiontes** («dentro-juntas-vida»). Las *chlamydiae* contienen unas pocas enzimas propias y obtienen casi todos los nutrientes de sus huéspedes. En la **Figura 28.22** las *chlamydiae* son las células tintadas de rosa que viven dentro de las células animales tintadas de azul. Deberías ser capaz de señalar el origen del estilo de vida endosimbiótica de este linaje en la Figura 28.17. (El estilo de vida endosimbiótico ha surgido también en otros linajes bacterianos diferentes a las Chlamydiales.)

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Las infecciones de *Chlamydia trachomatis* son la causa más común de ceguera en los seres humanos. Cuando se transmite el mismo organismo de persona a persona mediante las relaciones sexuales, puede provocar graves infecciones del tracto urogenital. Una de las especies provoca epidemias semejantes a la neumonía en los pájaros.

Chlamydia trachomatis

FIGURA 28.22 Las *chlamydiae* viven solo dentro de las células animales.

Bacteria > Proteobacteria

Las cerca de 1.200 especies de proteobacterias constituyen cinco subgrupos principales, designados con las letras griegas α (alfa), β (beta), γ (gamma), δ (delta) y ε (épsilon). El linaje le debe su nombre al dios griego Proteo, que podía asumir muchas formas, dado que son muy diversas en morfología y metabolismo.

Diversidad morfológica Las células proteobacterianas pueden ser barras, esferas o espirales. Algunas forman tallos (**Figura 28.23a**), otras son móviles. En grupo, es posible que las células se muevan de manera conjunta para formar colonias que después se transforman en el agregado celular especializado que se muestra en la **Figura 28.23b.** Esta estructura se conoce como **cuerpo fructífero.** Las células que están rodeadas por una envoltura duradera se producen en la punta de los cuerpos fructíferos. Estas esporas se quedan quietas hasta que mejoran las condiciones y después reanudan el crecimiento.

Diversidad metabólica Son capaces de vivir en casi todas las formas de vida que se les conocen a las bacterias (con la excepción de que ninguna realiza la fotosíntesis oxigénica). Distintas especies pueden llevar a cabo la respiración celular utilizando compuestos orgánicos, nitrito, metano, gas hidrógeno, azufre o amoniaco como donantes de electrones, y oxígeno, sulfato o azufre como receptores de electrones. Algunas llevan a cabo la fotosíntesis no oxigénica (**Cuadro 28.2**).

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Las proteobacterias patógenas son causantes de la enfermedad del legionario, el cólera, la intoxicación de los alimentos, la disentería, la gonorrea, la fiebre maculosa de las Montañas Rocosas, el tifus, las úlceras y la diarrea. Las infecciones por *Wolbachia* son comunes en los insectos y a menudo se transmiten de madres a hijos mediante los huevos. Los biólogos utilizan las células de agrobacterias para transferir nuevos genes a las plantas de cultivo. Algunas especies amantes de los ácidos de las proteobacterias se utilizan en la producción de vinagres. Las especies del género *Rhizobium* (α-proteobacteria) viven asociadas a las raíces de las plantas y fijan nitrógeno. Los bdellovibrios son un grupo de predadores perteneciente a las δ-protobacterias (perforan las células bacterianas y las digieren). Las proteobacterias resultan fundamentales en el ciclado de átomos de nitrógeno a través de los ecosistemas terrestres y acuáticos.

(a) Bacteria en forma de tallo **(b)** Cuerpos fructíferos

Caulobacter crescentus *Chondromyces crocatus*

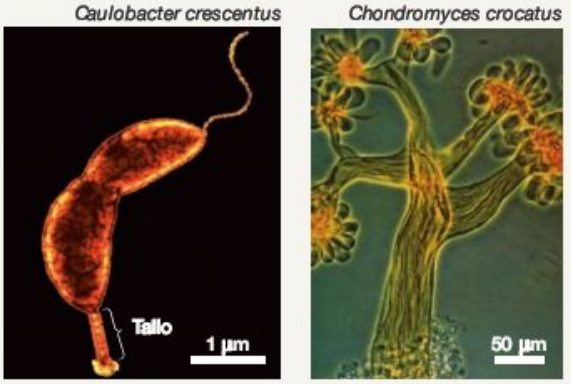


FIGURA 28.23 Algunas proteobacterias crecen en tallos o forman cuerpos fructíferos.

CUADRO 28.2 Transferencia lateral de genes y diversidad metabólica en bacterias

Si lees las anotaciones sobre diversidad metabólica de la sección 28.4 con detenimiento, te darás cuenta de que las especies capaces de realizar distintos tipos de fotosíntesis están repartidas por numerosos linajes bacterianos. Lo mismo es aplicable para las especies que pueden fijar nitrógeno.

El patrón «repartidas por linajes» resulta interesante debido a que es razonable predecir el hecho de que estructuras y procesos extremadamente complejos como el fotosistema I, el fotosistema II y la fijación de nitrógeno evolucionaron solo una vez. Si lo hicieron, sería lógico predecir que los fotosintetizadores y los fijadores de nitrógeno formarían grupos monofiléticos, cada uno de los cuales estaría compuesto por especies ancestrales y todos sus descendientes. Por el contrario, de un grupo que se compone de un ancestro común y algunos pero no todos sus descendientes, se dice que es **parafilético** («al lado de grupo»). Si las especies que llevan a cabo la fotosíntesis fueran monofiléticas, entonces estarían dispuestas según el patrón que se muestra en la **Figura 28.24a.** Por el contrario, la información de la **Figura 28.24b** muestra que las especies fotosintéticas son parafiléticas. Asimismo, los fijadores de nitrógeno son parafiléticos.

¿Cómo pudieron evolucionar los fotosistemas y la fijación de nitrógeno solo una vez y aún ser parafiléticos en su actual distribución filogenética? La respuesta está en el proceso denominado **transferencia lateral de genes** (transferencia física de genes de especies de un linaje a especies de otro linaje). En el Capítulo 20 se describieron varios de los mecanismos responsables de la transferencia lateral de genes. Según la hipótesis de la transferencia lateral de genes sobre la distribución de la fotosíntesis y la fijación de nitrógeno entre los linajes, resulta correcto afirmar que el fotosistema I, el fotosistema II y las enzimas fijadoras de nitrógeno evolucionaron solo una vez. Sin embargo, en los últimos 3.400 millones de años, organismos de una gran variedad de linajes bacterianos han recogido los genes responsables de estos procesos y los han incorporado a sus genomas. Se cree que la transferencia lateral de genes es un mecanismo importante para generar diversidad metabólica en las bacterias.

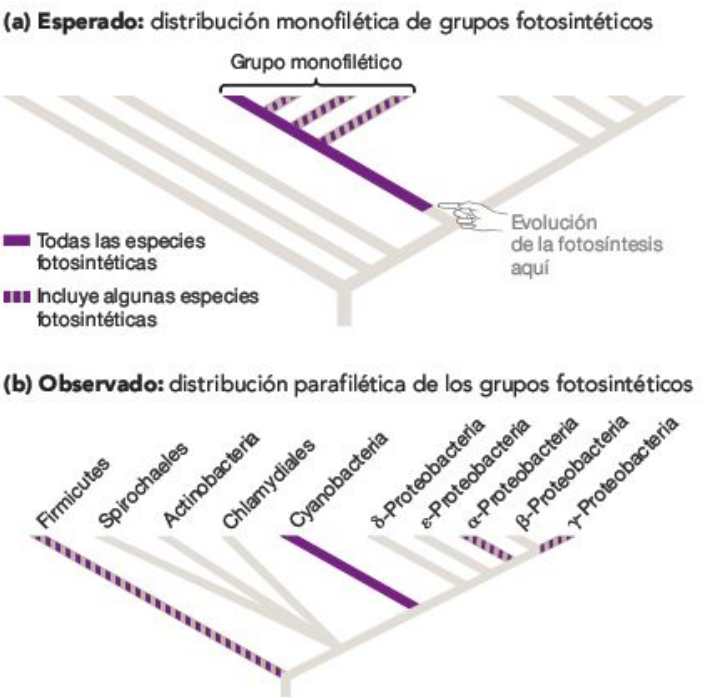


FIGURA 28.24 Las bacterias fotosintéticas son parafiléticas. (a) Si las bacterias fotosintéticas fueran monofiléticas, su distribución en el árbol filogenético de las bacterias sería algo semejante a esto. **(b)** Las especies que pueden llevar a cabo la fotosíntesis están repartidas por todo el árbol filogenético. Dos de los linajes bacterianos que no se muestran (la bacteria verde del azufre y las bacterias verdes no del azufre) también realizan una forma de fotosíntesis.

Arqueas

El nombre *arquea* viene del griego *archae*, «antiguo». El nombre se inspiró en la hipótesis de que se trataba de un grupo especialmente antiguo, lo que resultó ser incorrecto. También se mostró incorrecta la hipótesis de que las arqueas estuvieran limitadas a los manantiales de agua caliente, salinas y otros hábitats extremos. Si hoy en día hubiera que nombrar a este grupo, es posible que los biólogos utilizaran la voz latina *ubiquit*, «omnipresente». Las arqueas viven en casi todos los hábitats conocidos. Sin embargo, por lo que los biólogos conocen en la actualidad, no existen arqueas parásitas.

Las filogenias basadas en los datos de la secuencia del DNA han mostrado consistentemente que el dominio está compuesto de al menos dos filos principales, Crenarchaeota y Euryarchaeota (**Figura 28.25**). Aunque está claro que estos dos grupos están altamente diferenciados a un nivel secuencial del DNA, los biólogos siguen buscando rasgos morfológicos compartidos y derivados que ayuden a definir cada linaje como un grupo monofilético. Además, el dominio arquea se descubrió hace tan poco que los principales grupos se siguen descubriendo y describiendo. Como se ha mencionado anteriormente en este capítulo, los datos preliminares indican que pueden existir otros dos filos.

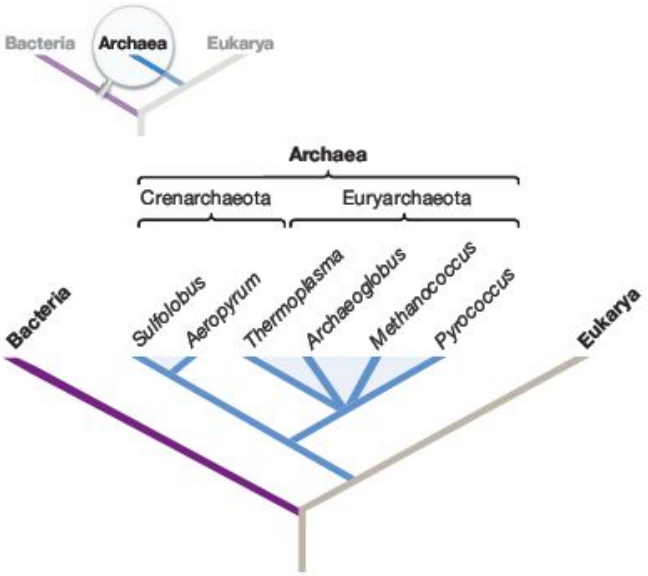


FIGURA 28.25 Las arqueas son monofiléticas.

Archaea > Crenarchaeota

Las crenarqueotas reciben ese nombre porque se consideran similares a las arqueas más antiguas. La raíz *cren-* significa fuente. Aunque a fecha de hoy solo se han nombrado 37 especies, es casi seguro que quedan por descubrir miles de ellas.

Diversidad morfológica Las células de las crenarqueotas pueden tener forma de filamentos, barras, discos o esferas. Una de las especies que vive en hábitats extremadamente calientes presenta una dura pared celular compuesta únicamente de glucoproteínas.

Diversidad metabólica En función de la especie, la respiración celular puede involucrar compuestos orgánicos, azufre, gas hidrógeno, amoniaco, o iones Fe^{2+} como donantes de electrones, y oxígeno, nitrato, sulfato, azufre, dióxido de carbono o iones Fe^{3+} como receptores de electrones. Algunas especies crean ATP solo mediante los distintos métodos de fermentación.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Las crenarqueotas aún no se utilizan en la fabricación de productos comerciales. En determinados ambientes extremadamente cálidos, de alta presión, fríos o ácidos, las crenarqueotas pueden ser la única forma de vida posible (**Figura 28.26**). Las especies amantes del ácido florecen en hábitats con pH 1-5; algunas especies se encuentran en sedimentos oceánicos que oscilan entre los 2.500 y los 4.000 m por debajo de la superficie.

FIGURA 28.26 Algunas crenarqueotas viven en manantiales de agua caliente ricos en azufre.

Archaea > Euryarchaeota

Las euriarqueotas tienen un nombre adecuado, puesto que la raíz *eury-* significa «amplio». Los miembros de este filo viven en todos los hábitats imaginables. Algunas especies se han adaptado a hábitats altamente salinos con pH 11,5 (casi tan básico como el amoniaco doméstico, **Figura 28.27**). Otras especies se han adaptado a condiciones acídicas con un pH inferior a 0. Las especies del género *Methanopyrus* viven cerca de manantiales de agua caliente denominados fumarolas negras, que se encuentran a 2.000 metros por debajo del nivel del mar. Se han identificado cerca de 170 especies hasta la fecha, y cada año se descubren otras nuevas.

Diversidad morfológica Las células de las euriarqueotas pueden ser esféricas, con forma de filamento, con forma de barra, de disco o espiral. Las células en forma de barra pueden ser cortas o largas o dispuestas en cadenas. Las células esféricas se pueden encontrar en agregados con forma de bola. Algunas especies tienen varios flagelos. Otras especies carecen de pared celular, y otras tienen una pared celular compuesta enteramente de glucoproteínas.

Diversidad metabólica En este grupo se incluyen una gran variedad de especies productoras de metano. Estos metanógenos pueden utilizar hasta 11 compuestos orgánicos diferentes a modo de receptores de electrones durante la respiración celular. Todos ellos producen CH_4 como subproducto de la respiración celular. En otras especies de euriarqueota, la respiración celular se basa en el gas hidrógeno o los iones Fe^{2+} como donantes de electrones, y el nitrato o el sulfato como receptores de electrones. Las especies que viven en ambientes altamente salinos pueden utilizar las moléculas de la retina (que es responsable de la recepción de luz en los ojos) para capturar energía luminosa y desarrollar la fotosíntesis.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Las especies del género *Ferroplasma* (literalmente, «hierro caliente») viven en montañas de desechos rocosos cerca de minas abandonadas. A modo de subproducto del metabolismo, producen ácidos que se filtran por arroyos y los contaminan. Los metanógenos viven en la tierra de las ciénagas y en el intestino de los mamíferos (incluido el tuyo). Son responsables de que cada año se arrojen 2.000 millones de toneladas de metano a la atmósfera.

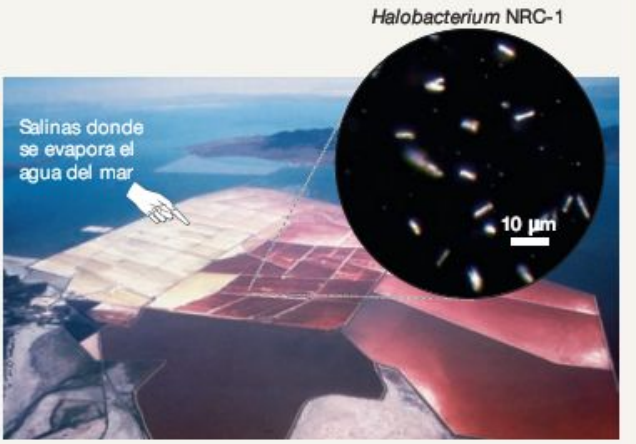


FIGURA 28.27 Algunas euriarqueotas viven en hábitats altamente salinos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Algunas bacterias provocan enfermedades infecciosas importantes, y en conjunto, las bacterias y las arqueas desempeñan un papel muy relevante en los ecosistemas mundiales. Algunas especies son eficaces para limpiar la contaminación; las bacterias fotosintéticas fueron responsables de la evolución del oxígeno de la atmósfera, y las bacterias y las arqueas ciclan los nutrientes de entornos terrestres y acuáticos.

Es posible que las bacterias y las arqueas sean pequeñas, pero tienen un gran impacto en los ecosistemas globales y la salud de los seres humanos. Las cianobacterias producen gran parte del oxígeno de los océanos y la atmósfera, y las bacterias y las arqueas que fijan nitrógeno mantienen en funcionamiento el ciclo global del nitrógeno. Asimismo, las bacterias causan algunas de las enfermedades más peligrosas para el ser humano, entre las que se incluyen peste, sífilis, botulismo, cólera y tuberculosis. La enfermedad se produce cuando las bacterias matan a las células huésped o producen toxinas que corrompen las funciones celulares normales.

Los cultivos de enriquecimiento se utilizan para cultivar grandes números de células bacterianas y arqueales que florecen en condiciones específicas, tales como en presencia de determinados donantes y receptores de electrones. Para estudiar las bacterias y las arqueas que no se pueden cultivar, los biólogos a menudo utilizan el secuenciamiento directo. En esta estrategia de investigación, las secuencias de DNA se extraen directamente de los organismos del entorno (sin cultivar antes los organismos en el laboratorio). Mediante el análisis de la ubicación de estas secuencias en el árbol de la vida, los biólogos pueden determinar si las ramas representan organismos que son nuevos para la ciencia. De ser así, la información sobre el lugar donde se recogió la muestra original puede aumentar el conocimiento acerca de los tipos de hábitats utilizados por las bacterias y las arqueas.

Deberías ser capaz de explicar cuál es la composición de la atmósfera y cómo sería el ciclo del nitrógeno si las bacterias y las arqueas no existieran.

Muchas especies bacterianas y arqueales no están muy distribuidas y tienen una dieta limitada, pero como grupo, viven en casi todos los hábitats conocidos y utilizan tipos de compuestos bastante diferentes en la respiración celular y la fermentación.

Aunque por sus características generales morfológicas son pequeñas y relativamente sencillas, la química que pueden desarrollar resulta extremadamente sofisticada.

La diversidad metabólica y la complejidad son los rasgos principales de las bacterias y las arqueas, así como los rasgos de los eucariotas son la diversidad morfológica y la complejidad. Al igual que los eucariotas, muchas bacterias y arqueas pueden extraer la energía de compuestos con energía de alto potencial que contienen carbono, tales como el azúcar. Estas moléculas se procesan siguiendo métodos de fermentación o mediante la transferencia de electrones altamente energéticos a cadenas de transporte de electrones con oxígeno como receptor final de electrones. Sin embargo, entre las bacterias y las arqueas, muchos otros compuestos orgánicos e inorgánicos con energía de alto potencial actúan como donantes de electrones, y una gran variedad de moléculas orgánicas e inorgánicas con energía de bajo potencial actúan como receptores de electrones. Decenas de compuestos orgánicos diferentes se fermentan, incluidas las proteínas, las purinas, los alcoholes y diversos hidratos de carbono.

Asimismo, la fotosíntesis está muy extendida entre las bacterias. En las cianobacterias, el agua se emplea a modo de fuente de electrones durante la fotosíntesis, y se genera oxígeno como subproducto. Sin embargo, en otras especies, el electrón excitado mediante la captura de fotones proviene de una sustancia reducida como el ión ferroso (Fe^{2+}) o el sulfuro de hidrógeno (H_2S) en lugar de agua (H_2O); el subproducto oxidado es el ión férrico (Fe^{3+}) o el azufre elemental (S) en lugar del oxígeno (O_2). Asimismo, estos organismos contienen clorofilas que no se encuentran en las plantas ni en las cianobacterias.

Para obtener moléculas de bloques básicos que contengan enlaces de carbono, algunas especies utilizan las enzimas del ciclo de Calvin para reducir el CO_2. Sin embargo, los biólogos han descubierto otras tres rutas bioquímicas en las bacterias y las arqueas que transforman el dióxido de carbono, el metano u otras fuentes de carbono inorgánico en compuestos orgánicos como los azúcares o los hidratos de carbono.

Deberías ser capaz de describir un hábitat en la Tierra donde las bacterias y las arqueas *no* existieran, y explicar por qué.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Tree of Life

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿En qué se diferencian las moléculas que funcionan como donantes de electrones y las que funcionan como receptores de electrones?
   a. Los donantes de electrones son casi siempre moléculas orgánicas y los receptores de electrones son siempre inorgánicas.
   b. Los donantes de electrones son casi siempre moléculas inorgánicas y los receptores son siempre moléculas orgánicas.
   c. Los donantes de electrones tienen una energía de potencial relativamente alto, y los receptores tienen una energía de potencial relativamente bajo.
   d. Los donantes de electrones tienen una energía de potencial relativamente bajo, y los receptores tienen una energía de potencial relativamente alto.

2. ¿Qué utilizan como fuente de electrones las bacterias fotosintéticas en lugar de agua?
   a. Oxígeno (O_2).
   b. Sulfuro de hidrógeno (H_2S).
   c. Compuestos orgánicos (por ejemplo, CH^3COO^-).
   d. Nitrato (NO_3^-).

3. ¿Cuál es el elemento distintivo de las clorofilas que se encuentran en las distintas bacterias fotosintéticas?
   a. Sus membranas.
   b. Su papel en la obtención de energía.
   c. Su papel en la fijación de carbono.
   d. Sus espectros de absorción.

4. ¿Cómo se llaman los organismos que utilizan compuestos inorgánicos como donantes de electrones en la respiración celular?
   a. Fotótrofos
   b. Organótrofos
   c. Heterótrofos
   d. Litótrofos

5. ¿Qué permitió hacer por primera vez a los investigadores el secuenciamiento directo?
   a. Identificar diferencias morfológicas importantes entre las especies.
   b. Estudiar organismos que no se pueden cultivar en un laboratorio.
   c. Se basa en recoger muestras de organismos del entorno y secuenciar el DNA a partir de un gen determinado.
   d. Se basa en recoger muestras de organismos del entorno y secuenciar todos los genomas presentes.

6. ¿Cuál de los siguientes supuestos está descrito en los postulados de Koch?
   a. Mostrar que un organismo es autótrofo.
   b. Mostrar que la pared celular de una bacteria carece de una membrana exterior y está compuesta básicamente de peptidoglucano.
   c. Mostrar que un organismo es el causante de una enfermedad determinada.
   d. Mostrar que un organismo puede utilizar un donante de electrones y un receptor de electrones determinados.

Respuestas: 1. c; 2. b; 3. d; 4. d; 5. b; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Los biólogos utilizan a menudo el término *fuente de energía* como un sinónimo de «donante de electrones». ¿Por qué?
2. En el texto se afirma que la gran diversidad ecológica de bacterias y arqueas es posible debido a su sorprendente diversidad metabólica. ¿Estás de acuerdo? Razona tu respuesta.
3. Supongamos que hubiera cebadores PCR universales disponibles para genes involucrados en cadenas de transporte de electrones o para algunos de los diferentes tipos de clorofilas que se encuentran en las bacterias. ¿Por qué sería interesante utilizar estos genes en un estudio de secuenciamiento directo?
4. En el texto se afirma que la evolución de una atmósfera de oxígeno allanó el camino para una respiración celular cada vez más eficiente y unas mayores tasas de crecimiento en los organismos. Explícalo.
5. Vuelve a la Tabla 28.5 y comprueba que los subproductos de la respiración de algunos organismos se utilizan como donantes o receptores de electrones por parte de otros organismos. En la tabla, dibuja unas líneas entre las moléculas de uso dual que aparecen en las columnas «Donante de electrones», «Receptor de electrones» y «Subproductos».
6. Explica la siguiente afirmación: «Los procariotas son un grupo parafilético».

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Los investigadores que observaron que los cultivos bacterianos del subsuelo profundo producen magnetita llevaron a cabo un experimento de seguimiento. Estos biólogos trataron algunos de los cultivos con una sustancia que intoxica las enzimas involucradas en cadenas de transporte de electrones. En los cultivos donde esta sustancia estaba presente, no se produjo más magnetita. ¿Consideras que este resultado apoya o mina la hipótesis de que las bacterias de los cultivos realizan respiración anaeróbica con Fe^{3+} como receptor de electrones?
2. El *Streptococcus mutans* obtiene energía mediante la oxidación de la sucrosa. Esta bacteria se encuentra de forma abundante en la boca de los niños de Europa occidental y de Norteamérica, y es una de las causas principales de las caries. El organismo está prácticamente ausente en los niños de África oriental, donde las caries son raras. Plantea una hipótesis para explicar esta observación. Describe el diseño de un estudio que probara tus hipótesis.
3. Supongamos que te han contratado en una empresa interesada en utilizar bacterias para limpiar disolventes orgánicos de los vertidos tóxicos. Tu nuevo jefe se muestra especialmente interesado en descubrir células que sean capaces de descomponer una molécula denominada benceno en compuestos menos tóxicos. ¿A dónde te dirigirías para encontrar bacterias que puedan metabolizar el benceno como una fuente de energía o de carbono? ¿Cómo diseñarías un cultivo enriquecido capaz de aislar especies que metabolicen benceno?
4. ¿Piensas que las bacterias causantes de enfermedades, las que aparecen en la Tabla 28.2, obtienen la energía de la luz, las moléculas orgánicas o de las moléculas inorgánicas? Cuando realizan la respiración celular, ¿qué sustancia crees que utilizan como receptor de electrones? Razona tus respuestas.

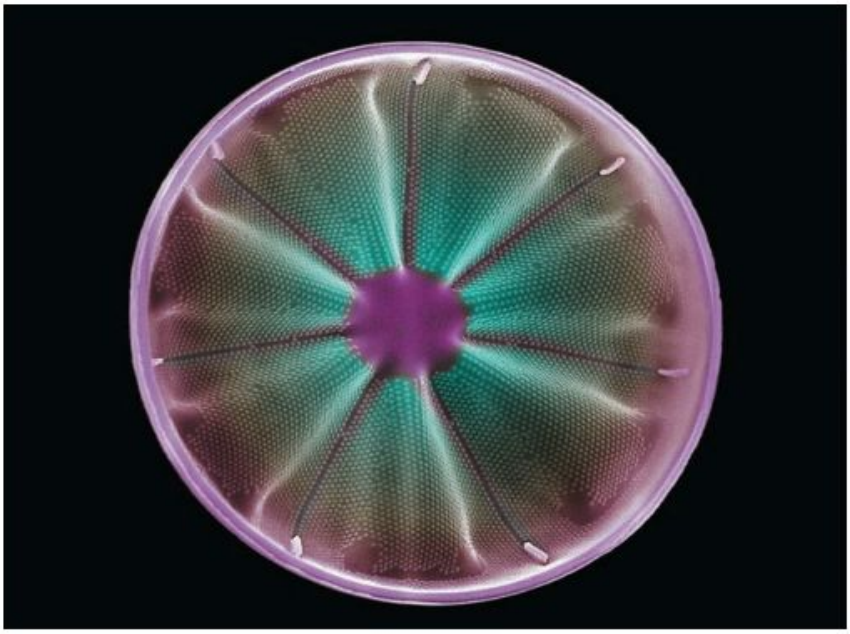
En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Protistas

29

CONCEPTOS CLAVE

- Los protistas son una agrupación parafilética que incluye a todos los eucariotas excepto plantas verdes, hongos y animales. Los biólogos los estudian para conocer cómo evolucionaron los eucariotas, ya que son importantes en ecosistemas acuáticos y para el calentamiento global, y porque algunas especies provocan enfermedades debilitantes en plantas, seres humanos y otros organismos.
- Los protistas presentan morfologías diversas. Varían en los tipos de orgánulos que contienen. Pueden ser unicelulares o pluricelulares y tener una pared celular u otra envoltura externa, o ninguna envoltura.
- La forma en que consiguen los alimentos varía. Muchas especies son fotosintéticas, mientras que otras obtienen compuestos de carbono con la ingesta de alimentos o la parasitación de otros organismos.
- La reproducción de los protistas puede adoptar diversas formas. Su aparato reproductor evolucionó y muchas especies pueden reproducirse sexual y asexualmente.



Las diatomeas son protistas unicelulares que viven dentro de una cubierta cristalina. Es posible que se trate de los eucariotas más abundantes en los ambientes acuáticos.

Este capítulo presenta el tercer dominio del árbol de la vida: la **Eukarya.** Los eucariotas comprenden desde organismos unicelulares del tamaño de las bacterias, a las secuoyas y las ballenas azules. Los organismos del árbol de la vida más grandes y complejos morfológicamente (algas, plantas, hongos y animales) son eucariotas.

Aunque las especies de Eukarya tengan una diversidad sorprendente, comparten características básicas que las distinguen de bacterias y arqueas. Los eucariotas se definen por la presencia de un núcleo celular. En el Capítulo 7 se exponían otros rasgos distintivos entre los eucariotas y los procariotas. Es posible que recuerdes que la mayoría de las células eucarióticas son mucho más grandes que las bacterianas y las arqueales. Asimismo, tienen muchas más organelas y un sistema de proteínas estructurales mucho más complejo denominado citoesqueleto. La pluricelularidad resulta extraña en las bacterias y desconocida en las arqueas, pero ha evolucionado varias veces en los eucariotas (véase Capítulo 8). A diferencia de las bacterias y arqueas, que se reproducen mediante fisión, los eucariotas experimentan la división celular mediante la mitosis, así como también pueden sufrir la meiosis. Al igual que las arqueas, la mayoría de los eucariotas tienen cromosomas que presentan un DNA complejo con proteínas denominadas histonas (véase Capítulo 18).

Uno de los objetivos fundamentales de este capítulo consiste en explorar la evolución de estas innovaciones morfológicas, como el núcleo celular y las organelas. Otro objetivo es analizar las innovaciones morfológicas que permitieron a los eucariotas aplicar nuevas formas de desarrollar las funciones básicas de la vida como alimentarse, moverse y reproducirse.

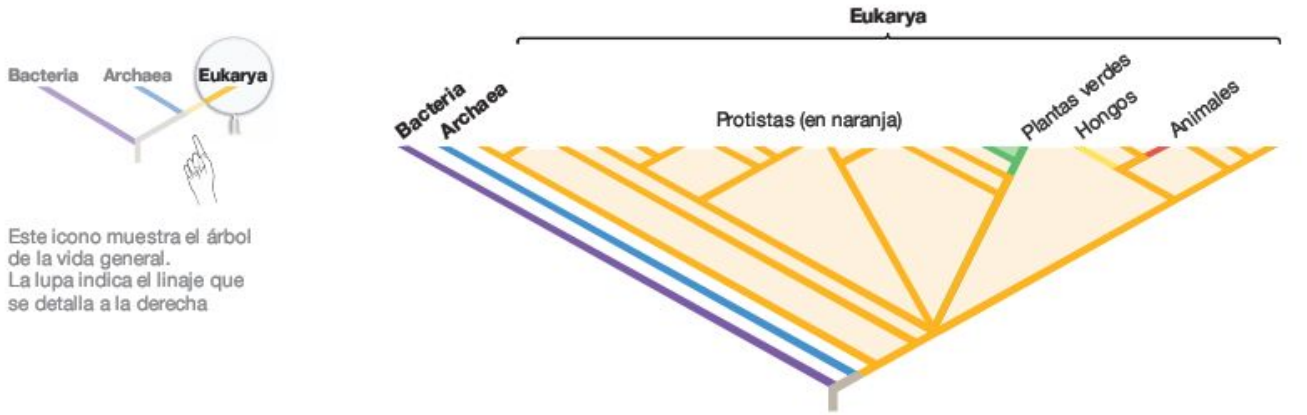


FIGURA 29.1 Los protistas son parafiléticos. El grupo denominado protista comprende algunos, pero no todos los descendientes de un ancestro común.

EJERCICIO Indica el ancestro común de todos los eucariotas en el árbol.

Al presentar la Eukarya este capítulo se centra en una caja de sorpresas llena de linajes conocidos como los protistas. El término **protista** se refiere a todos los eucariotas que no son plantas verdes, hongos o animales. Los linajes de protistas aparecen de color amarillo-naranja en la **Figura 29.1.** A medida que estudies este árbol, ten en cuenta que los protistas no constituyen un grupo monofilético, sino un **grupo parafilético,** es decir, que representan algunos, pero no todos los descendientes de un ancestro común (véase **Cuadro 29.1**). Para utilizar el vocabulario del Capítulo 27, diremos que ninguna sinapomorfia define a los protistas. No existen características que se encuentren en los protistas y no estén en otros organismos.

Por definición, los protistas constituyen un lote diverso. La historia del conjunto de los eucariotas gira en torno a la evolución de nuevas estructuras celulares complejas y métodos de reproducción; la historia de los protistas se basa en la diversificación de estas nuevas características con el tiempo. La estructura de organelas y citoesqueletos de los protistas varía ampliamente. Dónde y cuándo se produce la meiosis difiere mucho de una especie a otra. Muchos protistas son una célula microscópica, y otros son organismos multicelulares de hasta 60 metros de largo. Sus estilos de vida son igualmente diversos. Algunos son parásitos, mientras otros son predadores o fotosintéticos. Pueden permanecer inmóviles durante toda su vida o estar casi siempre en movimiento. Sus células pueden cambiar de forma continua o estar encerradas en envolturas rígidas y cristalinas. La característica común entre los protistas es que suelen vivir en ambientes en los que están rodeados de agua (**Figura 29.2**). La mayoría de las plantas, hongos y animales son terrestres, pero los protistas se encuentran en tierras húmedas, hábitats acuáticos o los cuerpos de otros organismos.

CUADRO 29.1 ¿Cómo se deberían llamar las ramas principales del árbol de la vida?

La **taxonomía** es la rama de la biología encargada de la descripción y denominación de nuevas especies, así como de la clasificación de los grupos de especies. Carlos Lineo fundó este campo y publicó su primer trabajo en 1735. Lineo inventó el sistema de binomios latinos, aún hoy en uso, por el cual a cada organismo se le da un único nombre que se compone de su género y especie. Asimismo inventó una jerarquía de categorías taxonómicas más generales que incluía reinos, clases, órdenes y familias (véase Capítulo 1). Las especies se colocaban en familias, órdenes, clases y reinos diferentes en función de su similitud morfológica.

Sin embargo, Lineo trabajó mucho antes de que Darwin descubriera el principio de la evolución por selección natural. Por consiguiente, Lineo consideraba los grupos que describía como entidades que se habían creado de forma separada e independiente. Cuando los biólogos se dieron cuenta de que todos los organismos están relacionados por su ascendencia común, tuvieron que reinterpretar las categorías que Lineo había establecido. En lugar de representar «cubos» diferenciados que contienen especies con características similares, los biólogos reconocieron que cualquier agrupación que tuviera nombre se debería describir con ramitas, ramas y raíces en un árbol de la vida.

Según las reglas adoptadas en la actualidad, la mayoría de los biólogos solo asignan nombres a los grupos monofiléticos (es decir, a ramas del árbol de la vida que comprenden todos los descendientes de un ancestro común). Debido a que esto contraviene esta norma, el nombre protista se abandonará probablemente dentro de poco.

Según un proverbio chino: «el primer paso en la sabiduría consiste en llamar a las cosas por su nombre adecuado». En taxonomía se está realizando un gran esfuerzo para lograrlo. La tarea inicial consiste en producir estimaciones precisas del lugar que ocupa cada rama en el árbol de la vida. Después, los grupos monofiléticos se pueden denominar con la confianza de que cada uno representa una rama, o una raíz diferente del árbol.

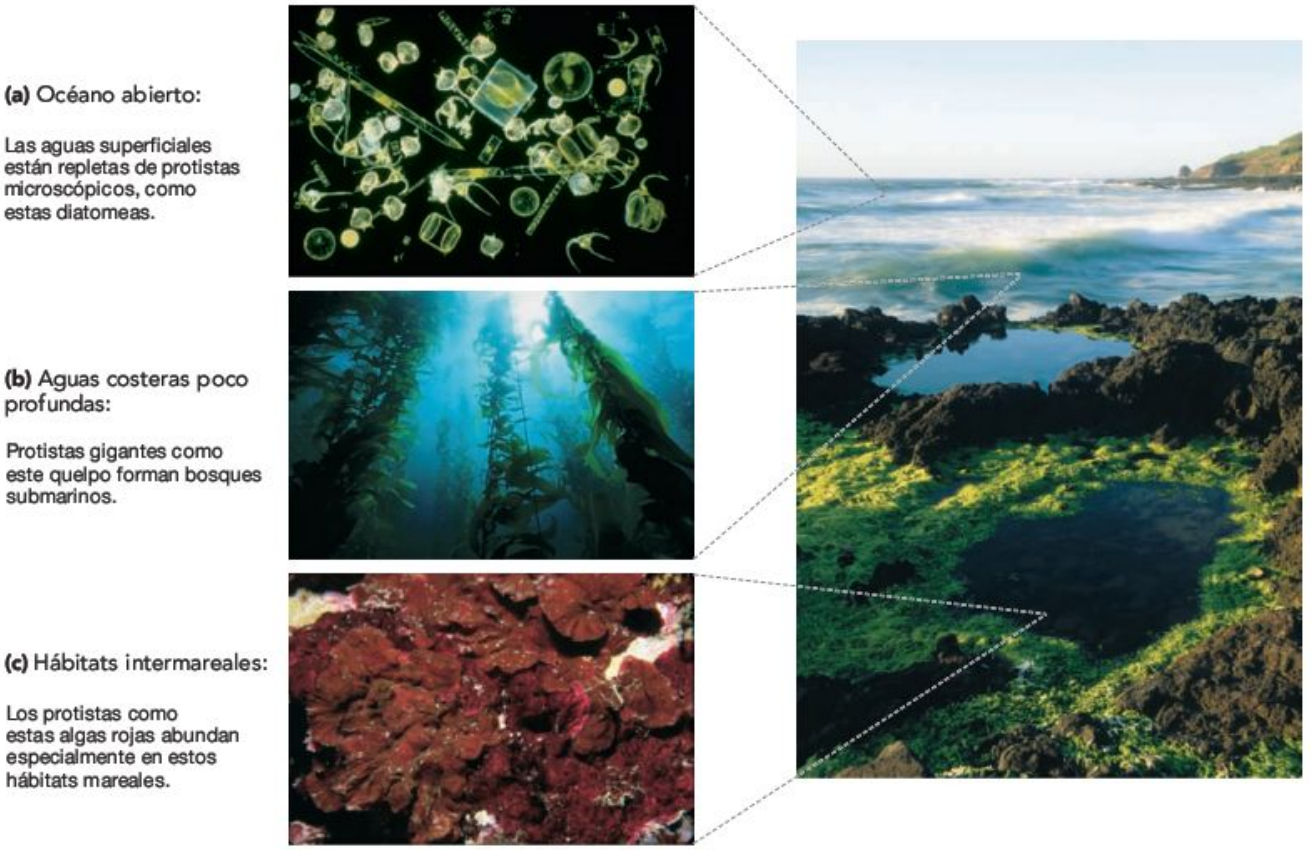


FIGURA 29.2 Los protistas abundan especialmente en los ambientes acuáticos.

Para comenzar, preguntémonos por qué los biólogos gastan tanto tiempo y energía en estudiar los protistas y qué técnicas resultan más útiles. La Sección 29.3 profundiza en el corazón de la historia de los protistas mediante el análisis de las innovaciones y la subsiguiente diversificación que se produjo en su morfología y formas de alimentación, desplazamiento y reproducción. El capítulo concluye con un resumen de las características de los linajes principales (un quién es quién) de los protistas que seguramente te encontrarás más adelante en tu carrera.

29.1 ¿Por qué los biólogos estudian los protistas?

Los biólogos estudian los protistas porque en sí mismos resultan interesantes, y porque son muy importantes para la medicina y la ecología. Su conocimiento es fundamental para entender la evolución de plantas, hongos y animales. El resto del capítulo se centrará en por qué los protistas son interesantes y su evolución. También tendremos en cuenta sus impactos medioambientales y en la salud de los seres humanos.

Impacto en la salud y el bienestar de los seres humanos

La catástrofe agrícola más espectacular de la historia fue la hambruna irlandesa de la patata, y tuvo su origen en un protista. En 1845 la mayor parte de los 3 millones de acres que se habían plantado para el cultivo de patata se infectaron con *Phytophthora infestans*, un parásito de un linaje de protistas denominado Oomicetes. Los tubérculos infectados con *P. infestans* se pudrían en los campos o en los almacenes.

Como consecuencia del fracaso consecutivo en dos años del cultivo de patata en Irlanda, se estima que 1 millón de personas de una población inferior a 9 millones murió de inanición o de enfermedades relacionadas, y otros varios millones de personas emigraron. Muchas personas de ascendencia irlandesa que viven en EE.UU., Nueva Zelanda y Australia están emparentadas con emigrantes que dejaron Irlanda huyendo de la hambruna. Sin embargo, la devastación supuso la hambruna, la situación no se acercó ni si quiera a los niveles de miseria provocados por el protista *Plasmodium*.

Malaria Los médicos y las instituciones sanitarias señalan tres principales enfermedades infecciosas que actualmente aquejan a una gran parte de la población mundial: la tuberculosis, el sida y la malaria. El origen de la tuberculosis es una bacteria de la que se habló en el Capítulo 24; el sida está provocado por un virus y se habla de él en el Capítulo 35. En este capítulo analizaremos la malaria, una enfermedad provocada por diversas especies del linaje eucariótico Apicomplexa.

La **malaria** está considerada como el problema de salud pública más crónico del mundo. Solo en la India, más de 30 millones de personas sufren cada año las fiebres debilitantes

provocadas por la malaria. En todo el mundo, al menos 300 millones de personas enferman cada año de malaria, y mueren más de 1 millón. La tasa de mortalidad es equivalente al accidente diario de ocho aviones Boeing 747 llenos de pasajeros. La mayoría de las víctimas son niños en edad preescolar.

Hay cuatro especies de *Plasmodium* capaces de parasitar a los seres humanos y provocar la malaria. Las infecciones comienzan cuando las células de *Plasmodium* entran en el flujo sanguíneo de una persona mediante la picadura de un mosquito. Como muestra la **Figura 29.3,** el *Plasmodium* infecta primero a las células hepáticas, y después algunas células cambian a un tipo diferente de célula que infecta a los glóbulos rojos. Las células de *Plasmodium* se multiplican dentro de las células huésped y las matan cuando las abandonan para infectar otras células del hígado u otros glóbulos rojos. Si las células liberadas por los glóbulos rojos infectados se transmiten a un mosquito mediante una picadura, se diferencian para forman gametos. Dentro del mosquito, los gametos se fusionan para constituir una célula diploide denominada ooquiste, la cual experimenta meiosis. Las células haploides que derivan de la meiosis pueden infectar a un hombre cuando el mosquito le vuelve a picar.

Ya que cada especie de *Plasmodium* pasa parte de su ciclo vital dentro de los mosquitos, la mayoría de las campañas contra la malaria se han centrado en el control de dichos insectos. Sin embargo, esta estrategia es cada vez menos eficaz, dado que la selección natural ha favorecido a las cepas de mosquitos resistentes a los insecticidas con que se han rociado sus hábitats de reproducción. Además, el propio *Plasmodium* se ha vuelto resistente a la mayoría de los fármacos utilizados para controlar su crecimiento en las personas infectadas. Asimismo, los esfuerzos para desarrollar una vacuna contra el *Plasmodium* han resultado infructuosos hasta la fecha, debido, en parte, a la rápida evolución del parásito (en el Capítulo 35 se explica por qué no ha sido posible desarrollar vacunas eficaces contra los virus que evolucionan con rapidez y los organismos como el *Plasmodium*, los virus de la gripe y el HIV). Aunque el *Plasmodium* es con mucho el protista que más se ha estudiado, los investigadores aún no han sido capaces de idear medidas eficaces y sostenibles para controlarlo.

Por desgracia, la malaria no es la única enfermedad del hombre provocada por protistas. La **Tabla 29.1** enumera los protistas responsables del sufrimiento humano y las pérdidas económicas. Los protistas parásitos afectan a cientos de millones de personas cada año y suponen una gran inquietud para los médicos de todo el mundo. Asimismo, los protistas dañinos preocupan a los biólogos que gestionan las piscifactorías de las que dependen muchas personas para alimentarse y ganarse la vida.

Floraciones algales tóxicas Se dice que cuando una especie unicelular experimenta un rápido crecimiento de su población y alcanza una alta densidad en un medio acuático, esta especie «florece». Sin embargo, algunas de las numerosas especies de protistas que florecen pueden resultar perjudiciales. Las floraciones algales tóxicas se deben a menudo a protistas fotosintéticos denominados dinoflagellata, algunos de los cuales resultan dañinos a altas densidades de población porque sintetizan toxinas para protegerse de los pequeños depredadores denominados copépodos. Los dinoflagellata que producen toxinas presentan altas concentraciones de pigmentos accesorios rojos denominados xantofilas, sus floraciones a menudo se conocen como mareas rojas (**Figura 29.4**).

Las floraciones algales pueden resultar tóxicas para los hombres porque que el marisco filtra protistas fotosintéticos del agua como alimento. Durante la floración se pueden dar altas concentraciones de toxinas en la carne de estos mariscos. Normalmente los propios mariscos no resultan perjudicados, pero si una persona los come mariscos, puede sufrir varios tipos de intoxicación. Por ejemplo, la intoxicación paralizante por ma-

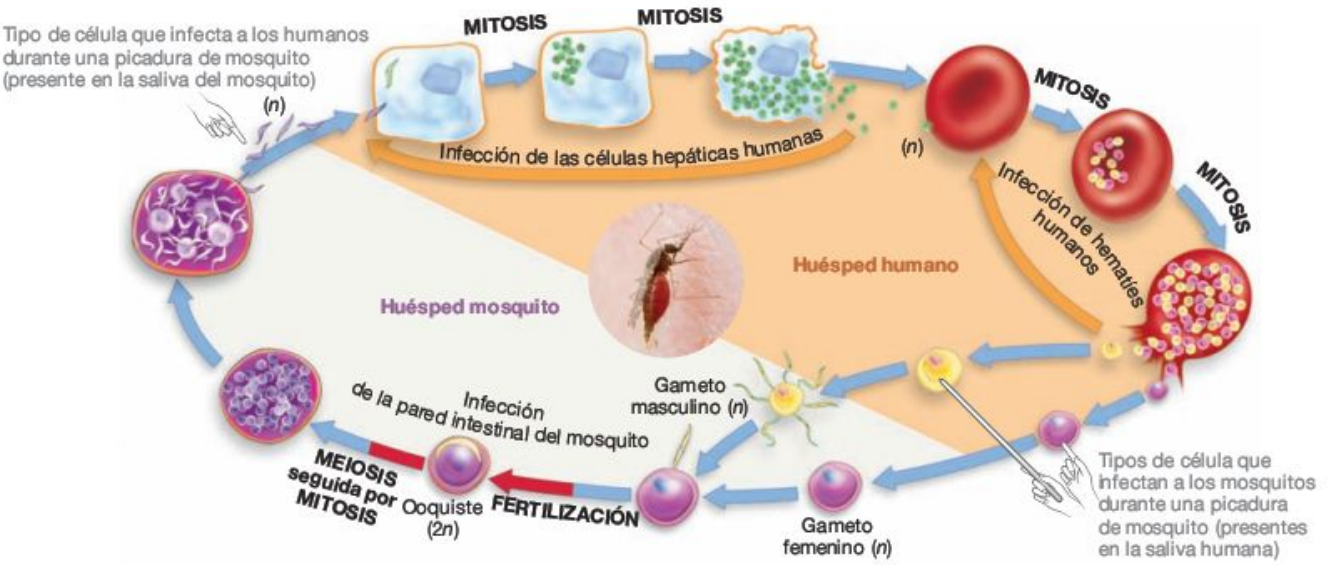


FIGURA 29.3 El *Plasmodium* vive en los mosquitos y los seres humanos, donde provoca la malaria. A lo largo del ciclo de su vida, el *Plasmodium falciparum* evoluciona en una serie de distintos tipos de células. Cada tipo está especializado en la infección de una célula huésped diferente en mosquitos o humanos. En los mosquitos, el protista vive en el intestino y las glándulas salivares. En los humanos, infecta y mata células hepáticas y hematíes, lo que provoca la anemia y fiebres altas.

TABLA **29.1** **Problemas en la salud humana provocados por protistas**

Especies	Enfermedad
Cuatro especies de *Plasmodium*, principalmente *P. falciparum* y *P. vivax*	La malaria tiene el potencial de afectar al 40 por ciento del total de la población mundial.
Toxoplasma	La toxoplasmosis puede provocar daños oculares y cerebrales en los niños y en los pacientes de sida.
Muchas especies de dinoflagelados	Las toxinas liberadas durante las «mareas rojas» se acumulan en almejas y mejillones e intoxican a las personas que las ingieren.
Giardia	La diarrea provocada por la giardiasis (fiebre del castor) puede durar varias semanas.
Tricomonas	La tricomoniasis es una infección del tracto reproductivo y una de las enfermedades de transmisión sexual más comunes. Cerca de 2 millones de mujeres jóvenes se infectan cada año en EE.UU. y algunas de ellas se vuelven estériles.
Leishmania	La leishmaniasis puede provocar irritación en la piel o afectar a los órganos internos (especialmente al bazo y al hígado).
Trypanosoma gambiense y *T. rhodesiense*	La tripanosomiasis («enfermedad del sueño») es una enfermedad potencialmente mortal que se transmite mediante las picaduras de la mosca tse-tsé. Se produce en África.
Trypanosoma cruzi	La enfermedad de Chagas afecta a entre 16 y 18 millones de personas y provoca 50.000 muertes cada año, especialmente en el centro y sur de América.
Entamoeba histolytica	La disentería amebiana causa infecciones graves.
Phytophthora infestans	Un brote de este protista acabó con los cultivos de patata en Irlanda entre 1845 y 1847, provocando hambruna.

risco se produce cuando se come marisco que se ha alimentado de grandes dosis de protistas que sintetizan saxitoxinas. Las saxitoxinas bloquean los canales de iones que deben abrirse para que las señales eléctricas viajen por las neuronas (véase Capítulo 45). En los seres humanos, las altas dosis de saxitoxinas exhiben síntomas desagradables como picores en la boca o incluso síntomas graves como debilidad muscular y parálisis.

No existen antídotos para el veneno segregado por los protistas durante las floraciones tóxicas. Por tanto, los biólogos previenen las intoxicaciones mediante un seguimiento cuidadoso de las poblaciones de protistas en las regiones en las que se cultiva marisco. Si afloran especies de protistas tóxicos en esas regiones, se para inmediatamente el cultivo hasta que el nivel de las toxinas se reduzca.

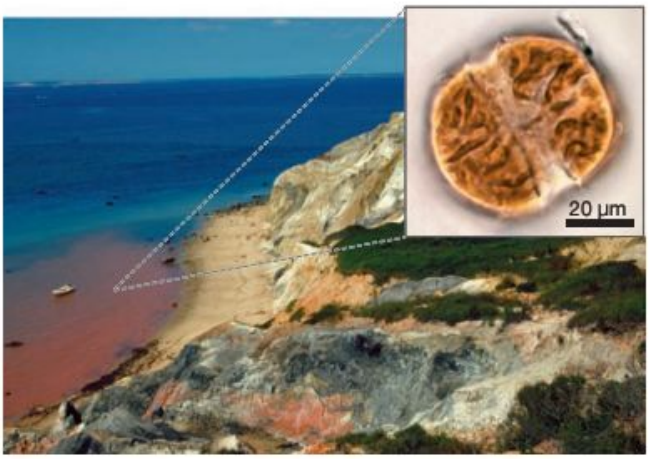


FIGURA 29.4 Las floraciones algales tóxicas se denominan algunas veces mareas rojas. Los dinoflagellata con coloración roja han «florecido» a lo largo de esta playa.

Importancia ecológica de los protistas

Los protistas representan solo el 10 por ciento del número total de las especies eucarióticas. Aunque la diversidad de especies sea relativamente baja, son muy abundantes. El número de individuos protistas en algunos hábitats es asombroso. Un mililitro de agua de estanque puede contener más de 500 protistas unicelulares que se desplazan con la ayuda de flagelos. Bajo determinadas condiciones, los dinoflagellata pueden alcanzar concentraciones de 60 millones de células por litro de agua marina.

La gran abundancia de protistas es importante para muchos acontecimientos ecológicos. Por ejemplo, los organismos fotosintéticos toman dióxido de carbono de la atmósfera y lo reducen o «fijan» para formar azúcares u otros compuestos orgánicos con alto potencial de energía (véase Capítulo 10). La fotosíntesis transforma parte de la energía solar en energía química que utilizan los organismos para criar y producir descendencia. Las especies que producen energía química de esta forma se denominan **productores primarios.** Por ejemplo, las diatomeas son protistas fotosintéticos que se encuentran entre los principales productores primarios oceánicos, ya que son muy abundantes. A su vez, la producción de moléculas orgánicas en los océanos representa casi la mitad del dióxido de carbono total que se fija en la Tierra. ¿Por qué es importante?

Los protistas desempeñan un papel fundamental en las cadenas alimentarias acuáticas Los pequeños organismos que viven cerca de la superficie acuática y que flotan o se desplazan solo pequeñas distancias se denominan **plancton.** Los azúcares y otros compuestos orgánicos producidos por el **fitoplancton** (las especies fotosintéticas del plancton) constituyen la base de las cadenas alimentarias del agua dulce y los ambientes marinos. Una **cadena alimentaria** describe las

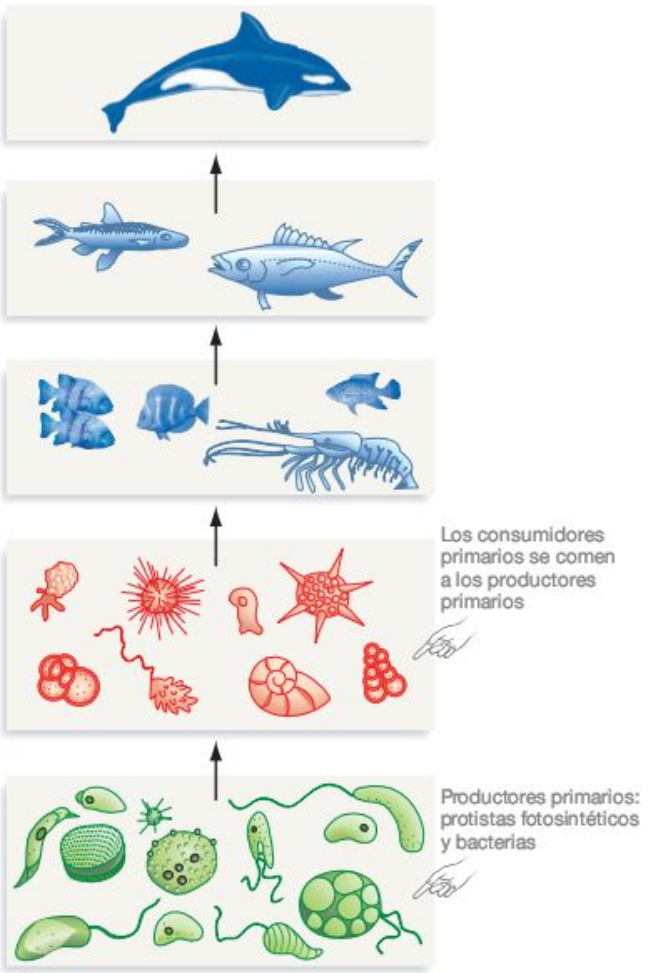


FIGURA 29.5 Los protistas son los productores primarios fundamentales en los hábitats marinos y de agua dulce. En los hábitats acuáticos los protistas fotosintéticos constituyen la base de la cadena alimentaria junto con las bacterias fotosintéticas.

EJERCICIO Indica los niveles a los que se alimentan los humanos.

relaciones nutricionales entre los organismos, y por tanto, la forma en que fluye la energía química dentro de los ecosistemas.

La **Figura 29.5** muestra una cadena alimentaria de un entorno marino. En el fondo de la cadena se encuentran los protistas fotosintéticos, las bacterias fotosintéticas y otros productores primarios. Los consumidores primarios, de los que muchos son protistas, se comen a los productores primarios. Los consumidores secundarios se comen a los consumidores primarios y a su vez sirven de alimento a los consumidores terciarios; y así sucesivamente. Los peces y mariscos de los niveles medios de la cadena alimentaria son importantes fuentes de proteínas no solo para las ballenas, calamares y peces muy grandes (como el atún) de los niveles superiores, sino también para las personas.

Muchas de las especies de la base de las cadenas alimentarias de los entornos marinos son protistas. No resulta exagerado afirmar que sin protistas la mayoría de las cadenas alimentarias de hábitats de agua dulce y salada se colapsarían.

¿Podrían los protistas ayudar a reducir el calentamiento global? Como se explicará con más detalle en el Capítulo 54, los niveles de dióxido de carbono atmosférico aumentan rápidamente debido a las actividades humanas como la quema de combustibles fósiles y de bosques. Ya que el dióxido de carbono atrapa el calor que se irradia de la Tierra de vuelta hacia el espacio, los altos niveles de CO_2 contribuyen al calentamiento global (un asunto que muchos observadores consideran hoy en día el problema medioambiental más acuciante).

Para comprender el calentamiento global, es esencial el análisis del modo en que los átomos de carbono se mueven entre organismos y moléculas, tanto en hábitats terrestres como acuáticos. El movimiento de los átomos de carbono desde las moléculas de dióxido de carbono de la atmósfera a los organismos de la tierra o el océano, y después de vuelta a la atmósfera se denomina el **ciclo global del carbono.** Para reducir el calentamiento global, los investigadores están intentando idear formas de disminuir las concentraciones de este gas en la atmósfera y aumentar la cantidad de carbono almacenado en ambientes terrestres y marítimos.

Recuerda del Capítulo 10 que en los ambientes terrestres los árboles toman CO_2 de la atmósfera y utilizan algunos de los átomos de carbono para crear madera. La madera es una zona de almacenamiento para el carbono porque los átomos de carbono tienden a permanecer en la madera durante décadas o siglos (hasta que los árboles se queman o se pudren). Por consiguiente, el crecimiento de los árboles reduce la cantidad de carbono de la atmósfera y aumenta la cantidad de carbono almacenado en los bosques. Los esfuerzos por plantar árboles en zonas deforestadas desempeñan un papel importante en la reducción de las concentraciones de CO_2 atmosférico y ralentizan el calentamiento global.

En los océanos del mundo, los intentos de fertilizar los protistas fotosintéticos y las bacterias podrían tener un efecto similar. Para comprender por qué, conozcamos primero el diagrama del ciclo de carbono que aparece en la **Figura 29.6.** El ciclo comienza cuando el CO_2 de la atmósfera se disuelve en el agua y el fitoplancton lo absorbe. Los consumidores primarios se comen el fitoplancton y mueren, entonces los saprofitos o carroñeros se los comen, o mueren y se hunden en el océano, donde pueden entrar en uno de los depósitos duraderos: las rocas sedimentarias o el petróleo:

1. Varios linajes de protistas tienen conchas hechas de carbonato de calcio ($CaCO_3$), que si se hunden desde la superficie oceánica forman depósitos que se compactan por la acción del peso del agua y por los sedimentos que se acumulan sobre ellos. Finalmente, se convierten en rocas. La piedra caliza usada para construir las pirámides de Egipto se compone de conchas de protistas. La piedra caliza y otras rocas carbónicas del suelo oceánico pueden enterrar átomos de carbono durante decenas de millones de años.
2. Aunque el proceso de formación de petróleo no se conoce muy bien, comienza con la acumulación de bacterias, arqueas y protistas muertas en el fondo oceánico. El CO_2 que pasa de la atmósfera al cuerpo de un protista fotosintético y después al petróleo se aparta de la atmósfera durante millones de años, a menos que los humanos extraigan el petróleo del suelo y lo quemen.

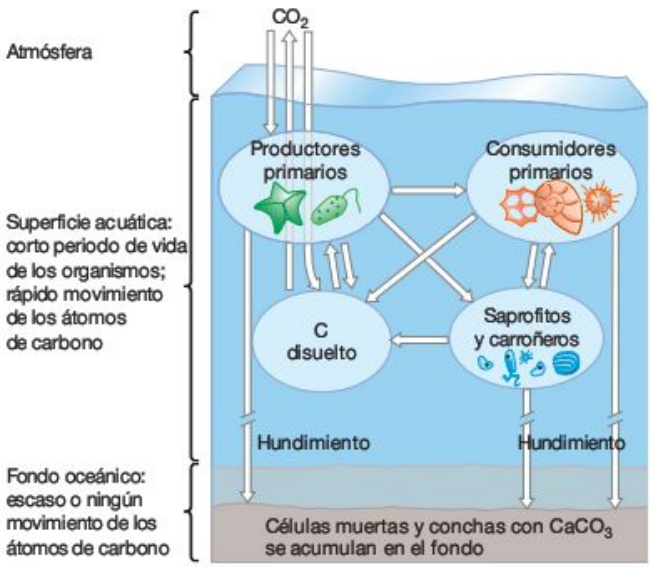


FIGURA 29.6 Los protistas desempeñan un papel fundamental en el ciclo de carbono marino. Las flechas indican el movimiento de los átomos de carbono. En la superficie los átomos de carbono tienden a trasladarse rápidamente entre los organismos. No obstante, si los átomos de carbono se hunden en el fondo del océano en forma de conchas o células muertas, pueden quedarse encerradas durante largos periodos en yacimientos de carbono. (Las flechas «Hundimiento» están rotas para indicar que el fondo puede estar kllómetros por debajo de la superficie).

PREGUNTA ¿Por qué hay flechas que parten de los productores y consumidores primarios al C disuelto?

Cuando los átomos de carbono se retiran del CO_2 y se adhieren a la piedra caliza o al petróleo, han entrado en un yacimiento de carbono especialmente duradero.

¿En qué medida afecta esto al calentamiento global? Los últimos experimentos han mostrado trágicos sucesos cuando los hábitats oceánicos se fertilizan con hierro. El hierro es un componente fundamental de las cadenas de transporte de electrones responsable de la fotosíntesis y la respiración, pero en el océano abierto se encuentra en cantidades muy pequeñas. Después de que se añada hierro al agua de los océanos, no es raro ver que poblaciones de protistas y otros productores primarios se multiplican por 10. Algunos investigadores mantienen la hipótesis de que cuando estas floraciones ocurren puede aumentar la cantidad de carbono que va a parar a los yacimientos en forma de conchas y células muertas. Si eso ocurre, fertilizar el océano para favorecer las floraciones puede ser una forma eficaz de reducir las concentraciones de CO_2 de la atmósfera.

Sin embargo, la eficacia de la fertilización con hierro ha generado un acalorado debate. Como indican algunos investigadores, fertilizar los océanos con hierro podría causar grandes acumulaciones de materia orgánica muerta y la formación de zonas muertas anaeróbicas como las descritas en el Capítulo 28. Por consiguiente, muchos biólogos no están convencidos de que añadir hierro e inducir floraciones masivas de protistas, bacterias y arqueas sea una buena idea. No obstante, si las futuras investigaciones demuestran que la fertilización con hierro es segura y eficaz, podría añadirse a la lista de posibles métodos para reducir los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los biólogos estudian los protistas porque provocan enfermedades y floraciones algales tóxicas y porque son productores primarios fundamentales en ambientes acuáticos.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué la Organización Mundial de la Salud y el Banco Mundial promueven la utilización de mosquiteras para dormir tratadas con insecticidas como una solución para reducir la malaria.
2) Hacer un diagrama del ciclo de carbono que prevea las consecuencias de la adición de cantidades masivas de hierro al plancton marino durante muchos años.

29.2 ¿Cómo estudian los biólogos los protistas?

Aunque los biólogos han realizado grandes avances en el conocimiento de los protistas patógenos y el papel que desempeñan en el ciclo de carbono global, ha resultado muy complicado llegar a comprender con ciertas garantías la forma en que el grupo se ha diversificado con el tiempo. El problema radica en que los protistas son tan diversos que es complicado encontrar patrones generales en su evolución y diversificación.

Recientemente, los investigadores han hecho grandes progresos en el conocimiento de la diversidad de los protistas mediante la combinación de datos sobre la morfología de los grupos principales con análisis filogenéticos de datos de la secuencia del DNA. Es probable que por primera vez tengamos una imagen clara de la forma en que el dominio Eukarya se ha diversificado. Analicemos la realización de este trabajo, comenzando por los clásicos resultados de las características morfológicas que distinguen a los principales grupos eucarióticos.

Microscopía: estudio de la estructura celular

Mediante la utilización del microscopio óptico, los biólogos fueron capaces de identificar y nombrar muchas de las especies de protistas que conocemos hoy. Cuando los microscopios electrónicos de transmisión salieron a la luz, se produjo un hito en el conocimiento de la diversidad protista: estudios detallados de la estructura celular revelaron que los protistas podían agruparse por su forma general característica, por sus organelos con características distintivas, o por los dos criterios. Por ejemplo, tanto la microscopía óptica como la electrónica de transmisión confirmaron que la especie que provocó la hambruna irlandesa de la patata tiene células reproductoras con un tipo poco común de **flagelo**. Los flagelos son organelos que salen de la célula y dan latigazos hacia atrás y hacia delante para producir movimientos natatorios (Capítulo 7). En las células reproductoras de *Phytophthora infestans* uno de los dos flagelos tiene salientes pequeños, huecos y con forma de pelo. Los biólogos repararon en que los quelpos y otras algas marrones también presentan células con este tipo de flagelo.

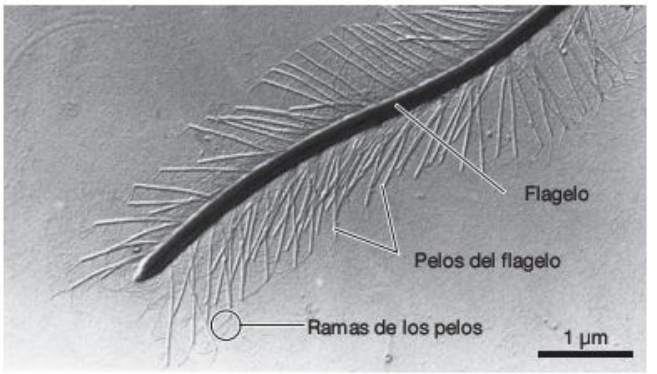


FIGURA 29.7 Las especies del linaje denominado Stramenopila presentan un flagelo distintivo. Los «pelos» inusuales y huecos que decoran los flagelos de Stramenopila suelen tener tres ramas en la punta.

Para que estos resultados tuvieran sentido, los investigadores interpretaron estas características morfológicas distintivas como **sinapomorfias,** características compartidas y derivadas que distinguen a los grupos monofiléticos principales (véase Capítulo 27). Las especies que tienen un flagelo con salientes huecos en forma de pelo reciben el nombre de Stramenopila («pelos paja»); los pelos normalmente tienen tres ramas en la punta (**Figura 29.7**). Al reconocer este grupo, los investigadores lanzaron la hipótesis de que debido a que un ancestro había desarrollado un flagelo distintivo, todos o la mayoría de sus descendientes tendrían también esta característica. El delimitador *la mayoría* es importante, ya que no es de extrañar que ciertos subgrupos pierdan algunas características en su evolución, así como los hombres están perdiendo gradualmente pelo y el hueso del cóccix.

Finalmente se identificaron ocho grupos principales de eucariotas sobre la base de características morfológicas diagnósticas. Estos grupos y las sinapomorfias que los identifican figuran en la **Tabla Resumen 29.2.** Fíjate que en casi todos los casos las sinapomorfias que aparecen en la tabla representan cambios en estructuras que protegen o apoyan a la célula o que influyen en la capacidad del organismo para moverse o alimentarse. Asimismo, ten en cuenta que las plantas, hongos y animales analizados en los Capítulos 30 a 34 representan subgrupos de dos de los ocho linajes eucarióticos principales.

Aunque los grupos individuales de protistas estaban bien caracterizados sobre la base de la morfología, las relaciones entre los ocho linajes eucarióticos eran casi desconocidas. El siguiente avance en el conocimiento de la diversidad eucariótica se produjo cuando se hizo posible la obtención y análisis de los datos de la secuencia de DNA. A comienzos de la década de 1990, los investigadores comenzaron a utilizar características moleculares para reconstruir la historia de la evolución de la Eukarya.

Evaluación de filogenias moleculares

Cuando los investigadores comenzaron a utilizar datos moleculares para inferir la filogenia de los eucariotas, la mayoría de los estudios estaban basados en el gen que codifica la molécula del RNA en pequeñas subunidades de ribosomas. Recuerda del Capítulo 1 que los análisis de este gen revelaron la naturaleza de los tres dominios de la vida. Cuando los investigadores secuenciaron este gen de un abanico de eucariotas y utilizaron los datos para inferir una filogenia del dominio Eukarya, el análisis sugería que los ocho grupos identificados sobre la base de características morfológicas distintivas eran grupos monofiléticos. Esto fue un importante apoyo para la hipótesis de que las características morfológicas distintivas eran caracteres compartidos y derivados que existían en un ancestro común de cada linaje.

Para comprender las relaciones entre los ocho linajes y sus subgrupos, los biólogos analizaron datos de secuencia de otros genes y combinaron los resultados con las características morfológicas. Aunque aún se continúa investigando la filogenia de Eukarya, el árbol filogenético de la **Figura 29.8** es la mejor estimación actual de la historia evolutiva del grupo.

TABLA RESUMEN **29.2 Principales linajes de eucariotas**

Linaje	Características morfológicas distintivas (sinapomorfias)
Excavata	Las células tienen una pronunciada «ranura de alimentación» donde ingieren las presas o los restos orgánicos. No hay mitocondrias presentes, aunque sí se aprecian genes derivados de las mitocondrias en el núcleo.
Discicristata	Las células tienen mitocondrias con crestas diferenciadas con forma de disco.
Alveolata	Las células tienen estructuras en forma de saco denominadas alveolos que forman una capa continua justo debajo de la membrana de plasma. Se cree que los alveolos sirven de soporte.
Stramenopila	Si hay flagelos, las células suelen tener 2, uno de los cuales está cubierto de protuberancias con forma de pelo.
Rhizaria	Las células carecen de paredes celulares, aunque algunas producen una cubierta semejante a una concha. Cuando las partes de la célula se extienden hacia fuera para mover la célula, tienen una forma fina.
Plantae	Las células tienen cloroplastos con una membrana doble.
Opisthokonta	Las células reproductoras tienen un solo flagelo en la base. Las crestas dentro de las mitocondrias son planas, no tienen forma de tubo como en otros eucariotas. (Este linaje incluye protistas, hongos y animales. Los hongos y animales se tratan en detalle en los Capítulos 31 a 34).
Amoebozoa	Las células carecen de paredes celulares. Cuando las partes de la célula se extienden hacia fuera para provocar el movimiento de la célula, forman lóbulos grandes.

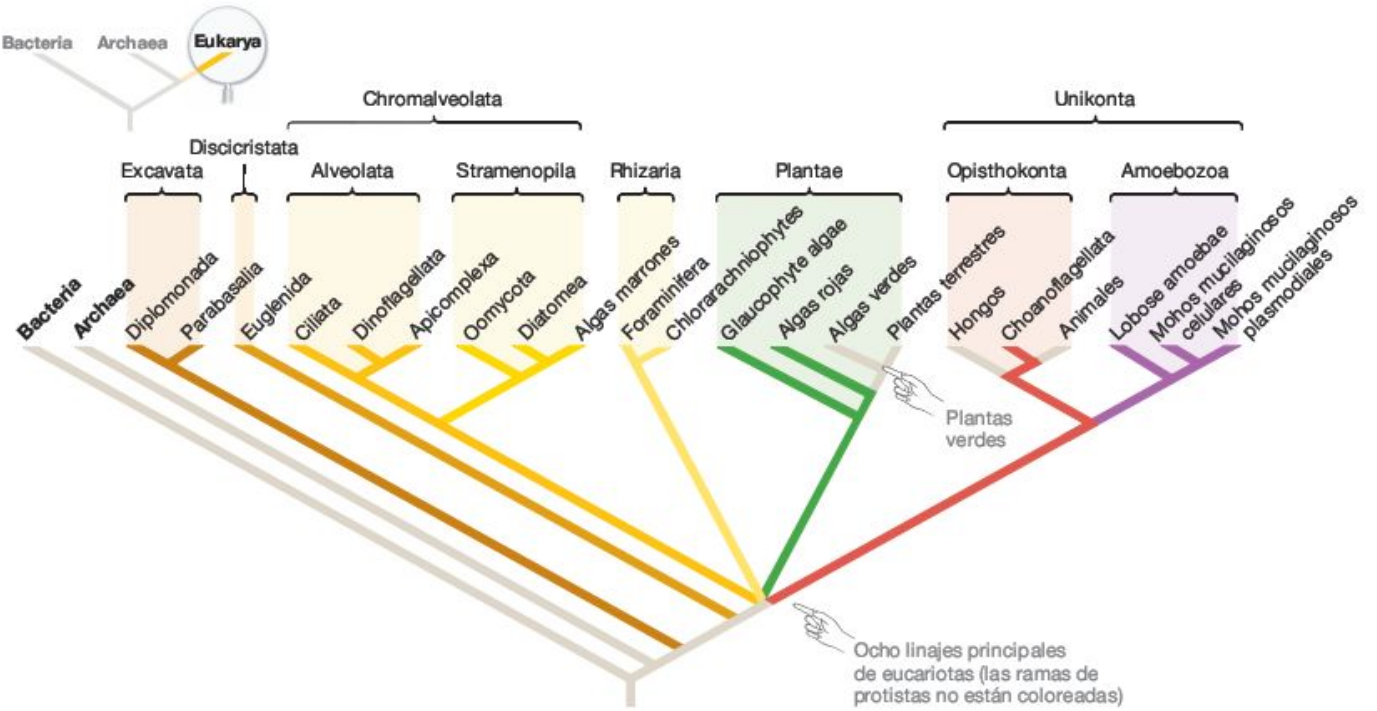


FIGURA 29.8 Los análisis filogenéticos han identificado ocho linajes principales de eucariotas. Este árbol muestra subgrupos seleccionados de los ocho linajes principales que se discuten en este capítulo. Se han identificado otros muchos linajes de protistas.

EJERCICIO Coloca una barra y una etiqueta a lo largo de la rama en la que evolucionaron los flagelos inusuales de Stramenopila. Coloca otra barra y otra etiqueta para indicar dónde evolucionaron las mitocondrias distintivas de la Discicristata.

Uno de los resultados emergentes consiste en que Amoebozoa y Opisthokonta (que comprenden hongos y animales) parecen constituir un grupo monofilético al que se le ha dado recientemente el nombre de Unikonta. De igual manera, Alveolata y Stramenopila parecen constituir un grupo monofilético al que los biólogos denominan Chromalveolata. Sin embargo, entender dónde se encuentra la raíz o la base del árbol ha resultado más problemático. Los últimos datos sugieren que un grupo de organismos unicelulares denominados Excavata, que tienen una «ranura de alimentación» distintiva, constituyen el linaje más basal de Eukarya. Los grupos con cloroplastos, tipos especializados de flagelos, o mitocondrias inusuales evolucionaron más tarde. A medida que se descubre más información, nuestro conocimiento de la filogenia eucariótica va mejorando.

Descubrimiento de nuevos linajes mediante el secuenciamiento directo

El esfuerzo por refinar la filogenia de Eukarya continúa, y los protistas siguen utilizándose como importantes organismos modelo en la biología (véase **Cuadro 29.2**). Pero de todos los frentes de investigación sobre la diversidad eucariótica, es probable que el más apasionante sea el basado en la técnica denominada secuenciamiento directo.

Como se explicó en el Capítulo 28, el **secuenciamiento directo** consiste en recolectar organismos de un hábitat y analizar la secuencia de DNA de genes específicos, sin cultivar poblaciones más grandes de individuos en cultivos de laboratorio. El método se basa en el uso de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés; véase Capítulo 19) para amplificar ciertos genes de los organismos que se han recogido. Los datos de la secuencia de DNA resultante se utilizan para colocar los organismos en un árbol filogenético.

Recuerda que el secuenciamiento directo condujo al descubrimiento de linajes principales de Archaea desconocidos hasta el momento. Para sorpresa de los biólogos de todo el mundo, lo mismo ocurrió cuando los investigadores utilizaron el secuenciamiento directo para estudiar a los eucariotas.

Los primeros estudios de secuenciamiento directo centrados en los eucariotas se publicaron por primera vez en 2001 y estuvieron motivados por la hipótesis de que el secuenciamiento directo podría detectar la presencia de especies no conocidas hasta la fecha. Para probar esta hipótesis, los investigadores recogieron células a distintas profundidades y ubicaciones en los océanos, utilizaron imprimaciones de PCR para amplificar genes que codifican el componente RNA de la subunidad pequeña del ribosoma, secuenciaron los genes y compararon los datos con las secuencias de eucariotas estudiados previamente. Un estudio recogió muestras de organismos a profundidades entre 250 y 3.000 m por debajo de la superficie acuática de la Antártida; otro se centró en células a profundidades de 75 m en el Océano Pacífico, cerca del Ecua-

CUADRO 29.2 Un organismo modelo: *Dictyostelium discoideum*

Distintas especies de protistas han servido como organismo modelo en biología, como el moho mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum*. El *Dictyostelium* no es siempre mucilaginoso y no es un moho (en el sentido de un tipo de hongo). Se trata de una ameba. **Ameba** es un término general que utilizan los biólogos para caracterizar un protista unicelular que carece de una pared celular y es muy flexible en su forma. El *Dictyostelium* ha fascinado durante mucho tiempo a los biólogos porque se trata de un organismo social. Las células independientes se juntan en ocasiones para constituir una estructura multicelular.

La **Figura 29.9** muestra el **ciclo de la vida** del *Dictyostelium discoideum* (la secuencia de acontecimientos que se producen en la vida de un individuo). Ten presente que bajo la mayoría de las condiciones, las células del *D. discoideum* son haploides (*n*) y se desplazan entre la vegetación en descomposición de los suelos de los bosques y otros hábitats. Se alimentan de las bacterias deglutiéndolas enteras. Las células se reproducen de forma asexual por mitosis. Sin embargo, si la comida comienza a escasear, las células comienzan a juntarse. En muchos casos, decenas de miles de células se adhieren para formar una **babosa** de 2 mm de largo. Tras migrar a una ubicación soleada, la masa se detiene y las células individuales se diferencian según su posición en esta. Algunas forman un tallo; otras una masa de esporas en la punta del tallo. Una espora es una célula que se convierte en un organismo adulto, pero que no está formada a partir de una fusión de gametos como un zigoto. Toda la estructura se denomina **cuerpo fructífero.** Las células que forman esporas segregan una capa gruesa y representan una fase de reposo duradera. El cuerpo fructífero finalmente se seca, y el viento dispersa las esporas a nuevas ubicaciones, donde puede que haya más alimentos.

En ocasiones también puede tener reproducción sexual. Cuando se forma una agrupación, es posible que dos células se fusionen para formar un zigoto diploide (2n) denominado *célula gigante*. La célula gigante crece mediante la alimentación en la ameba haploide de la agrupación. Después segrega una gruesa capa protectora. El zigoto experimenta la meiosis para formar descendencia haploide, la cual experimenta mitosis. Finalmente las células haploides se desprenden de la capa protectora y comienzan a moverse en búsqueda de alimentos.

El *Dictyostelium discoideum* ha sido un organismo modelo importante para investigar acerca de los eucariotas:

- Inicialmente, las células de un bloque son idénticas en su morfología, pero después se diferencian en esporas y células de tallo. El estudio de este proceso ayudó a los biólogos a comprender mejor la forma en que las células de embriones de plantas y animales se diferencian en tipos de células distintas.
- El proceso de formación de una babosa ha facilitado el estudio de los movimientos de las células animales y su agrupación a medida que forman tipos específicos de tejidos. Además, el descubrimiento de que la agrupación de células *D. discoideum* sigue la pista de adenosín monofosfato cíclico (cAMP) ayudó a los investigadores a comprender mejor los mecanismos responsables de la **quimiotaxis** (movimiento en respuesta a una sustancia química) en otros organismos.
- Cuando las células *D. discoideum* se agrupan, se pegan unas a otras. El descubrimiento de proteínas de la membrana responsables de la adhesión célula a célula ayudó a los biólogos a comprender algunos principios generales de la vida multicelular tratados en el Capítulo 8.
- Las células que se agrupan no son idénticas genéticamente. Cerca de un 20 por ciento de las células ayudan a otros individuos a producir descendencia mediante la formación del tallo, pero mueren sin producir descendencia por sí mismas. Los investigadores utilizan el *D. discoideum* para averiguar preguntas acerca de por qué algunos individuos parecen sacrificarse para ayudar a otros.

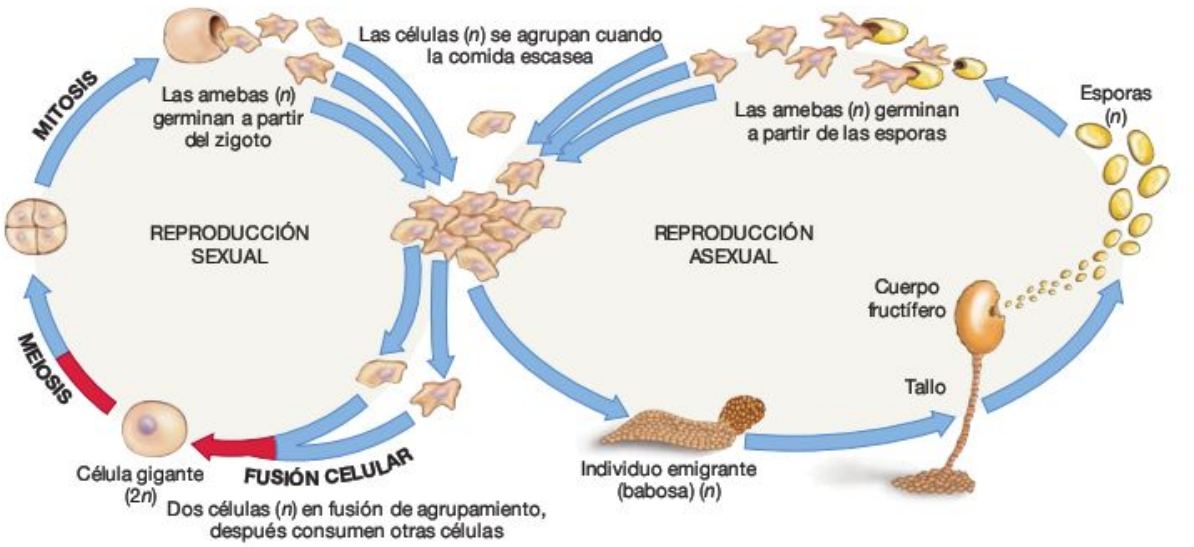


FIGURA 29.9 El ciclo de la vida del *Dictyostelium discoideum*.

PREGUNTA En los mohos mucilaginosos, ¿por qué no se considera la producción de esporas una forma de reproducción sexual?

PREGUNTA La mayoría de los biólogos consideran la babosa de mohos mucilaginosos una forma simple de multicelularidad. ¿Por qué?

dor. Los dos estudios encontraron una amplia variedad de secuencias características de RNA ribosómico (nuevas especies bajo el concepto de especies filogenéticas que se introdujo en el Capítulo 26).

Los investigadores que siguieron estudiando estos resultados mediante el examen de las muestras con el microscopio se sorprendieron cuando descubrieron que muchos de los eucariotas que acababan de descubrir eran pequeños (entre 0,2 mm y 0,5 mm de diámetro). Otros estudios de secuenciamiento directo han confirmado la existencia de protistas con diámetros inferiores a 2 mm. Estas células eucarióticas coinciden en tamaño con las bacterias, que suelen tener un diámetro de entre 0,5 mm y 2 mm. La conclusión neta es que las células eucarióticas son mucho más variables en cuanto al tamaño de lo que se pensaba. Todo un mundo nuevo de pequeños protistas acaba de descubrirse.

El análisis inicial sugiere que al menos algunas de las nuevas especies pueden representar nuevos linajes importantes de Dinoflagellata, Stramenopila, o Alveolata. A medida que se realizan nuevos estudios de secuenciamiento directo, resulta casi seguro que nuestro conocimiento de la diversidad eucariótica irá cambiando, quizá radicalmente, y mejorará.

29.3 ¿Qué ocurre en la diversificación de los protistas?

El tamaño de los protistas oscila entre las células del tamaño de una bacteria y los quelpos. Viven en hábitats que van desde los océanos abiertos a los suelos húmedos y oscuros de los bosques. Su diversidad morfológica y ecológica resulta casi desconcertante. Ya que se trata de un grupo parafilético, no comparten las características derivadas que los distinguen de todos los otros linajes del árbol de la vida.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los biólogos utilizan datos de microscopía y secuenciamiento de DNA para estimar los árboles filogenéticos y estudiar la diversidad de los protistas.
- Según los análisis más recientes, el dominio Eukarya comprende ocho linajes principales. Los miembros de cada linaje tienen aspectos distintivos de la estructura celular.
- El secuenciamiento directo ha permitido a los investigadores reconocer grandes cantidades de eucariotas no identificados previamente, algunos de los cuales son muy pequeños.

Deberías ser capaz de...

1) Describir las sinapomorfias que distinguen a dos de los ocho linajes principales de los eucariotas, y sugieren la forma en que estas características pueden influiren el soporte celular o la capacidad para moverse y alimentarse.
2) Definir los pasos de un estudio de secuenciamiento directo que te permitan caracterizar a los protistas presentes en las aguas de un arrecife de coral.

Por suerte, existe un aspecto que ayuda a agrupar a los protistas. Una vez que surgió una innovación importante en los protistas, desencadenó la evolución de las especies que viven en un amplio abanico de hábitats y de muy diversas formas. En primer lugar, tengamos en cuenta las nuevas características morfológicas que surgieron en los protistas y analicemos después nuevos métodos de alimentación, movimiento y reproducción que evolucionaron en estos linajes. Desde el principio hasta el fin, deberías centrarte en comprender cómo cada nuevo rasgo ayudó a hacer posible la fantástica diversidad de protistas.

¿Qué innovaciones morfológicas evolucionaron en los protistas?

¿Qué aspecto tenían los primeros eucariotas? Dado que la mayoría de los antiguos grupos eucarióticos son unicelulares, y que casi todas las bacterias y arqueas son también unicelulares, los biólogos infieren que el primer eucariota era un organismo unicelular. Además, todos los eucariotas que viven hoy tienen un núcleo y un sistema de endomembrana, mitocondria o genes que se encuentran normalmente en las mitocondrias, y un citoesqueleto. Basándose en estas observaciones, los biólogos concluyen que su ancestro común también presentaba estas estructuras. Dado que la mayoría de los linajes eucarióticos antiguos carecen de paredes celulares, los biólogos sugieren que el ancestro común de todos los eucariotas que viven hoy también carecía de esta característica.

En resumen, probablemente los primeros eucariotas eran organismos unicelulares con un núcleo y un sistema de endomembrana, mitocondria y citoesqueleto, pero sin pared celular. Asimismo, resulta probable que estas células nadaran utilizando un tipo primitivo de flagelo. Los flagelos eucarióticos son estructuras completamente diferentes de los flagelos bacterianos y evolucionaron de forma independiente. Los flagelos que se encuentran en los protistas y otros eucariotas están hechos de microtúbulos, y la dineína es la proteína motora principal. Se produce un movimiento ondulado cuando las moléculas de dineína recorren los microtúbulos. Por el contrario, los flagelos de las bacterias y arqueas están compuestos principalmente de una proteína denominada flagelina (véase Capítulo 7). En lugar de hacer ondulaciones, estos flagelos giran para producir movimiento.

Si entiendes las sinapomorfias que identifican los eucariotas como un grupo monofilético, deberías ser capaz de situar el origen del núcleo celular y el flagelo eucariótico en la Figura 29.8. Una vez lo hayas hecho, tengamos en cuenta la forma en que varias de estas nuevas características morfológicas surgieron e influyeron en la consiguiente diversificación de los protistas, comenzando con la característica que define a la Eukarya: el núcleo celular.

El núcleo celular Aunque los investigadores siguen recogiendo pruebas sobre el origen del núcleo celular, la hipótesis principal consiste en que se derivó de invaginaciones de la membrana de plasma. Como muestran los dibujos de la **Figura 29.10,** se cree que estas invaginaciones dieron lugar al núcleo celular y al retículo endoplasmático (ER). Dos líneas de pruebas apoyan esta hipótesis: las invaginaciones de la membrana de plasma existen en algunas de las bacterias vivas

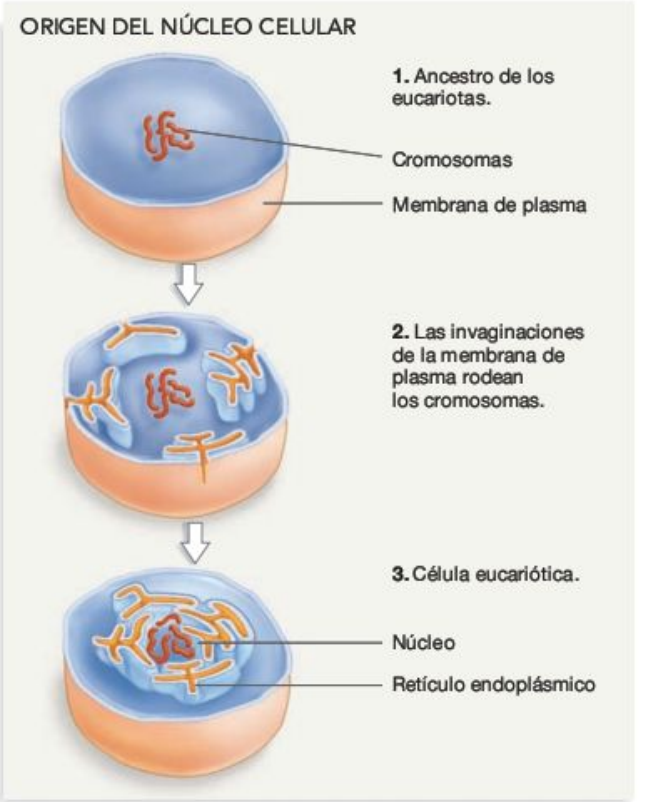


FIGURA 29.10 Una hipótesis para el origen del núcleo celular. Las invaginaciones de la membrana de plasma, análogas a las que se muestran aquí, se han observado en las bacterias vivas en la actualidad.

en la actualidad, y el núcleo celular y el ER de los actuales eucariotas son continuos (véase Capítulo 7). Si entiendes la hipótesis de las invaginaciones, deberías ser capaz de explicar por qué estas observaciones lo corroboran.

De acuerdo con el pensamiento actual, la evolución del núcleo celular fue ventajosa porque separaba la trascripción de la traducción. Las transcripciones de RNA se procesan dentro del núcleo, pero se traducen fuera de este. En las bacterias y arqueas la trascripción y la traducción se producen juntas. Una vez que un núcleo celular estuvo en su sitio, pudieron aparecer empalmes alternativos y otras formas de procesamiento de RNA (lo que otorgó a los primitivos eucariotas una forma de controlar la expresión de los genes; véase Capítulo 18). Aquí, el resultado importante consiste en que una innovación morfológica proporcionó a los primeros eucariotas una nueva forma de gestionar y procesar la información genética.

Una vez que el núcleo había evolucionado, se produjo la diversificación de este. En algunos casos se asocian unos tipos únicos de núcleos con el nacimiento de importantes linajes de los protistas. Por ejemplo, los Ciliata tienen un micronúcleo diploide que solo interviene en la reproducción, y un macronúcleo poliploide donde se produce la trascripción. Los diplomonados tienen dos núcleos que parecen idénticos, aunque no se conoce la interacción entre ambos. En los foraminíferos, las algas rojas y los mohos mucilaginosos plasmodiales, determinadas células pueden contener muchos núcleos. Los dinoflagellata tienen cromosomas que carecen de histones y se adhieren al núcleo celular. En cada uno de estos grupos, la estructura diferente del núcleo (y probablemente las diferencias en el procesamiento de la información genética) representa las sinapomorfias presentes en un ancestro común.

La mitocondria Las mitocondrias son organelos que generan ATP, mediante la utilización de piruvato como emisor de electrones; y oxígeno como receptor final de electrones (véase Capítulo 9). En 1981, Lynn Margulis indagó en una hipótesis radical (propuesta por primera vez en el siglo XIX) para explicar el origen de las mitocondrias.

La **teoría de la endosimbiosis** sugiere que las mitocondrias se originaron cuando una célula bacteriana se estableció dentro de un eucariota hace cerca de 2.000 millones de años. Su nombre deriva de las raíces griegas *endo*, *sym* y *bio* (literalmente «dentro-juntos-vida»). La **simbiosis** ocurre cuando individuos de dos especies distintas viven en contacto físico; la

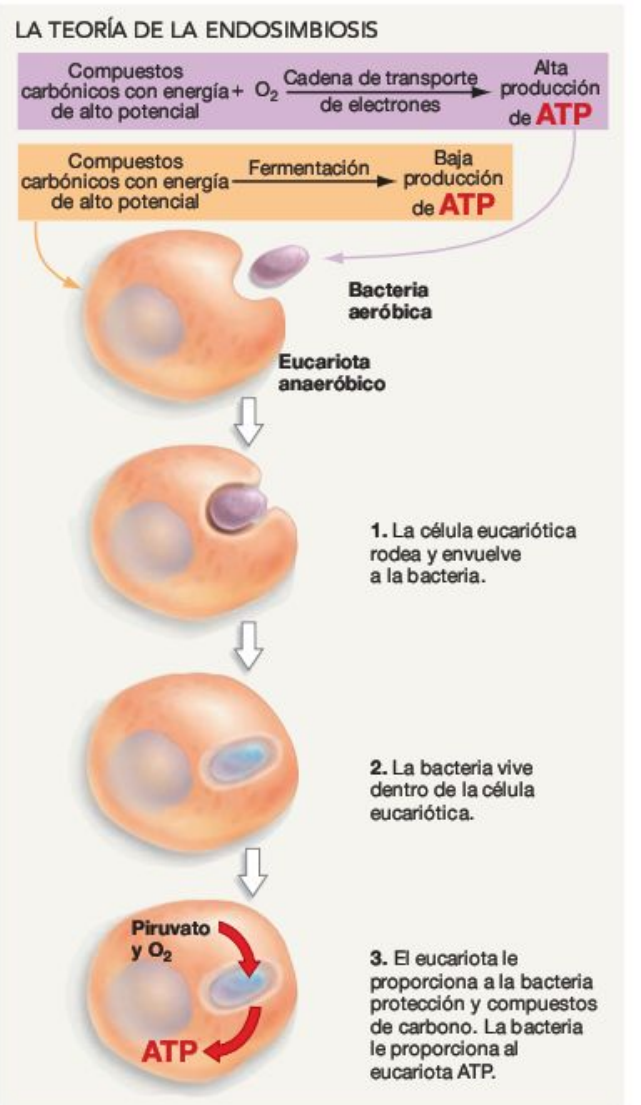


FIGURA 29.11 Pasos iniciales propuestos en la evolución de la mitocondria.

PREGUNTA Según esta hipótesis, ¿cuántas membranas deberían rodear a una mitocondria? Explica tu razonamiento.

endosimbiosis se produce cuando un organismo de una especie vive dentro de un organismo de otra especie.

En su forma actual, la teoría de la endosimbiosis sugiere que las mitocondrias evolucionaron pasando por una serie de fases. Como muestra la **Figura 29.11,** el proceso comenzó cuando las células eucarióticas comenzaron a utilizar sus elementos citoesqueléticos para envolver presas más pequeñas. La teoría propone que, en lugar de ser digeridas y deglutidas, las bacterias comenzaron a vivir dentro de su huésped eucariótico. En concreto, la teoría mantiene que la célula deglutida sobrevivió absorbiendo moléculas de carbono con energía de alto potencial de su huésped y oxidándolas, utilizando el oxígeno a modo de receptor final de electrones.

Por el contrario, se sugiere que la célula huésped es un depredador capaz solo de realizar la fermentación anaeróbica (lo que significa que no podría usar oxígeno como receptor de electrones en la respiración celular). Se presuponía que la relación entre el huésped y la célula deglutida era estable debido a la ventaja mutua existente para los dos: el huésped le proporcionaba a la bacteria protección y compuestos de carbono de su otra presa, mientras que la bacteria producía mucho más ATP del que la célula huésped podría sintetizar por sí misma. Las células que pueden utilizar oxígeno durante la respiración celular son capaces de producir mucho más ATP que las células que no pueden (véase Capítulo 28).

Cuando Margulis comenzó a impulsar esta teoría, recibió numerosas críticas (principalmente porque parece un tanto ridícula). Sin embargo, los biólogos fueron examinándola después con más rigor. Por ejemplo, hoy existen relaciones endosimbióticas entre protistas y bacterias. *Solo* entre las α-protobacterias existen tres grupos principales dentro de las células eucarióticas. Asimismo, varias observaciones sobre la estructura de las mitocondrias concuerdan con la teoría de la endosimbiosis:

- Las mitocondrias tienen más o menos el tamaño de una bacteria media y se duplican por fisión, como las células bacterianas. La duplicación de las mitocondrias se produce independientemente de la división por parte de la célula huésped. Cuando las células eucarióticas se dividen, cada célula hija recibe alguna de las muchas mitocondrias presentes.
- Las mitocondrias tienen sus propios ribosomas y fabrican sus propias proteínas. Los ribosomas de las mitocondrias guardan un gran parecido con los ribosomas bacterianos en cuanto a su tamaño y composición, y resultan intoxicados por los antibióticos como la estreptomicina, que impide los ribosomas bacterianos, pero no los eucarióticos.
- Las mitocondrias tienen membranas dobles, lo que concuerda con el mecanismo envolvente cuyo origen se muestra en la Figura 29.11.
- Las mitocondrias tienen sus propios genomas, organizados como moléculas circulares (parecidos a los cromosomas bacterianos). Los genes de las mitocondrias codifican las enzimas necesarias para la duplicación y la trascripción del genoma de la mitocondria.

Aunque estos datos resultan impresionantes, solo encajan con la teoría de la endosimbiosis. Dicho de otro modo, no excluyen otras explicaciones. Este es un principio general de la ciencia: una prueba se considera de peso cuando no se puede explicar mediante hipótesis alternativas razonables. En este caso, la clave consistiría en encontrar datos que probaran las predicciones realizadas por la idea de Margulis frente a las predicciones de una teoría alternativa: la de que las mitocondrias evolucionaron dentro de las células eucarióticas de forma diferente a las bacterias.

Se produjo un hito cuando los investigadores se dieron cuenta de que según la teoría «dentro de los eucariotas», los genes encontrados en las mitocondrias tendrían que haberse derivado a partir de algunos de los genes nucleares de los eucariotas ancestrales. Por el contrario, la teoría de Margulis proponía que los genes encontrados en las mitocondrias tenían un origen bacteriano.

Diversos estudios sobre las relaciones filogenéticas de los genes de las mitocondrias probaron estas predicciones (**Figura 29.12**). Por ejemplo, los investigadores compararon las

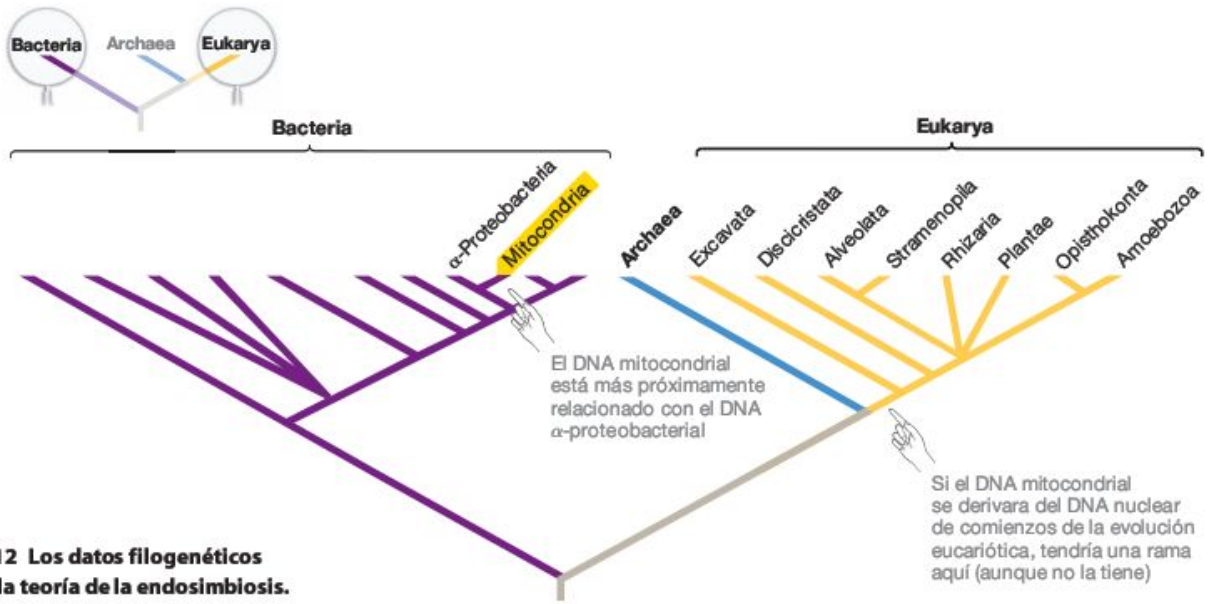


FIGURA 29.12 Los datos filogenéticos corroboran la teoría de la endosimbiosis.

secuencias de genes aislados del DNA nuclear de los eucariotas, el DNA mitocondrial de los eucariotas y el DNA de distintas especies de bacterias. Tal como predijo la teoría de la endosimbiosis, las secuencias de genes mitocondriales resultaron estar relacionadas de manera mucho más estrecha con las secuencias de las α-proteobacterias que con las secuencias del DNA nuclear de los eucariotas. El resultado se consideró como una prueba sobrecogedora de que el genoma mitocondrial proviene de una α-proteobacteria en lugar de provenir de un eucariota. La teoría de la endosimbiosis resultó ser la única explicación razonable para los datos. Los resultados supusieron una sensacional vindicación de una teoría que una vez había sido muy controvertida. Las mitocondrias evolucionaron mediante la endosimbiosis. Si entiendes la teoría de la endosimbiosis y las pruebas que la demuestran, deberías ser capaz de describir la forma en que los cloroplastos (el organelo en el que se produce la fotosíntesis en los eucariotas) pudieron surgir mediante la endosimbiosis. Asimismo, deberías ser capaz de enumerar los tipos de pruebas que sustentarían un origen endosimbiótico del cloroplasto.

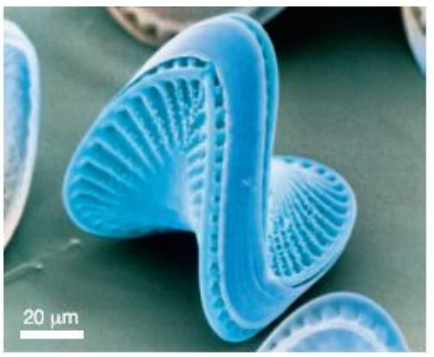
Una vez que la mitocondria se encontraba en el ancestro de los actuales protistas, se produjo la diversificación. En los Diplomonados y Parabasálidos el organelo se perdió totalmente, o ahora es un vestigio. En los Discicristata y Opisthokonta, las crestas con forma de saco en el interior de la mitocondria (donde se encuentran la cadena de transporte de electrones y la ATP sintasa, tienen distintas formas (véase Tabla 29.2). Es de suponer que la variación en la presencia o estructura de las mitocondrias refleja la variación de los medios de producción de ATP de los protistas. En estos casos, la estructura de la mitocondria o su ausencia se califican como una sinapomorfia que identifica un grupo monofilético. La mitocondria era una innovación morfológica que se diversificó posteriormente.

Estructuras de soporte y protección Las células bacterianas y arqueales contienen filamentos de proteínas que les proporcionan un citoesqueleto rudimentario. Por el contrario, los microfilamentos, los filamentos intermedios y los microtúbulos que se encuentran en los eucariotas constituyen un esqueleto interno dinámico y completo (véase Capítulo 7). Actualmente se está investigando para conocer la forma en que evolucionaron estos elementos citoesqueléticos. Por lo que se conoce hasta ahora, la estructura básica del citoesqueleto no varía mucho entre los protistas. Lo que sí varía de forma significativa es la presencia y la naturaleza de otras estructuras que sirven de soporte y protección para la célula. Muchos protistas tienen paredes celulares fuera de su membrana de plasma; otras tienen estructuras externas duras denominadas **conchas;** otras tienen estructuras rígidas dentro de la membrana de plasma. En muchos casos, estas estructuras originales representan sinapomorfias que identifican los grupos monofiléticos entre los protistas. Por ejemplo:

- Las Diatomeas están rodeadas por una concha cristalina de óxido silíceo (**Figura 29.13a).** La concha se compone de dos piezas que encajan formando un conjunto de caja y tapa, como las cajas de Petri que probablemente hayas visto en el laboratorio.
- Los Dinoflagellata tienen una pared celular hecha de placas de celulosa (**Figura 29.13b**).
- Dentro de los Foraminíferos, algunos linajes segregan una complicada y enclaustrada concha de carbonato de calcio ($CaCO_3$; **Figura 29.13c**).
- Los miembros de otros linajes de Foraminíferos y algunas amebas se cubren con pequeños guijarros.
- Los Parabasalida tienen una tubería de soporte interno distintiva, que se compone de microtúbulos reticulados que ocupan la longitud de la célula.
- Los Euglénidos tienen un conjunto de tiras de proteínas situadas inmediatamente bajo de la membrana de plasma. Las tiras se apoyan en microtúbulos que endurecen la célula.
- Los Alveolata tienen estructuras de tipo saco denominadas alveolos, situadas justo debajo de la membrana de plasma, la cual ayuda a endurecer la célula.

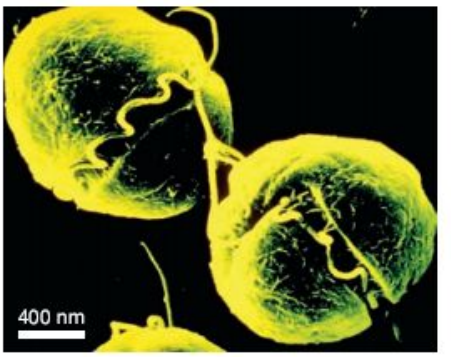
En muchos casos, la diversificación de los protistas se ha asociado a la evolución de estructuras innovadoras para el soporte y la protección.

(a) Diatomea.



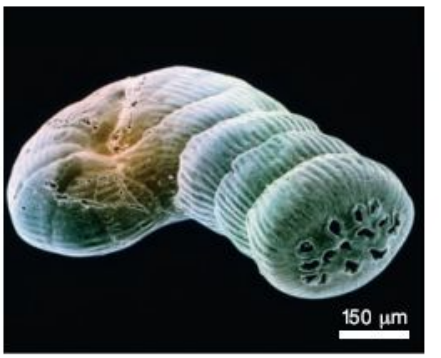
Concha de óxido de silicio

(b) Dinoflagellata.



Placas de celulosa

(c) Foraminifera.



Concha de carbonato de calcio, con cámaras

FIGURA 29.13 Las cubiertas exteriores duras de los protistas tienen composiciones diferentes.

Multicelularidad La historia de muchos linajes de protistas comienza con la evolución de estructuras originales asociadas a la gestión de información genética, la producción de ATP, y el soporte o la protección de la célula. Sin embargo, en otros linajes de protistas, la innovación morfológica principal era la **multicelularidad.** Los individuos multicelulares contienen más de una célula. Al menos algunas de las células están adheridas entre sí, y otras están especializadas en funciones diferentes. En las especies multicelulares más simples, determinadas células están especializadas en la producción u obtención de alimentos mientras que otras están especializadas en la reproducción. La clave en lo referente a la multicelularidad radica en que no todas las células expresan los mismos genes.

Unas pocas especies de bacterias son capaces de agrupar y formar cuerpos fructíferos similares a los que se observan en el protista *Dictyostelium discoideum* (véase Cuadro 29.2). Dado que las células de los cuerpos fructíferos de estas bacterias se distinguen en células de tallo especializadas y células que forman esporas, se consideran multicelulares. No obstante, la gran mayoría de las especies multicelulares pertenecen a Eukarya. Según los datos presentados en la Figura 8.8, los biólogos están convencidos de que la multicelularidad evolucionó varias veces a medida que los protistas se diversificaron. Esta característica también evolucionó de forma independiente en las plantas verdes, los hongos y los animales. La multicelularidad es una sinapomorfia compartida por todas las algas marrones y todos los mohos mucilaginosos celulares y plasmodiales. Asimismo apareció en algunos linajes de algas rojas.

Para resumir, un abanico de características morfológicas originales desempeñó un papel fundamental a medida que los protistas se diversificaron: el núcleo y el sistema de endomembrana, la mitocondria, las estructuras de soporte y protección, y la multicelularidad. Los protistas inventaron una gran variedad de formas nuevas de construir y gestionar un individuo. Una vez que existió un nuevo tipo de célula eucariótica o individuo multicelular, la consiguiente diversificación a menudo se desencadenaba por métodos originales para encontrar alimentos, desplazarse o reproducirse. Echemos un vistazo a cada uno de estos procesos de la vida.

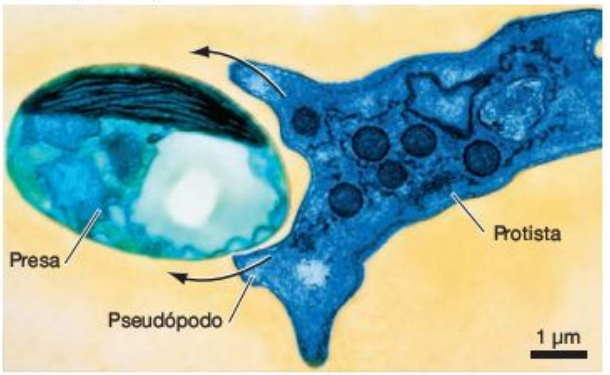
¿Cómo encuentran alimentos los protistas?

Según el Capítulo 28, las bacterias y arqueas pueden emplear un amplio abanico de moléculas como emisores y receptores de electrones durante la respiración celular. Obtienen estas moléculas mediante su absorción directa del entorno. Otras bacterias no absorben sus alimentos, sino que generan su propia comida mediante la fotosíntesis.

Muchos grupos de protistas son similares a las bacterias en la forma de encontrar comida: realizan la fotosíntesis o absorben sus alimentos directamente del entorno. Sin embargo, una de las historias más importantes de la diversificación de los protistas fue la evolución de un método original para encontrar alimentos. Muchos protistas ingieren su comida (comen bacterias, arqueas o incluso otros protistas). Cuando se produce la alimentación por ingestión, un individuo toma paquetes de alimentos mucho mayores que las moléculas individuales. Por tanto, los protistas se alimentan mediante (1) la ingesta de paquetes de alimentos, (2) la absorción de moléculas orgánicas directamente del entorno, o (3) la fotosíntesis. Algunos ingieren alimentos y realizan la fotosíntesis (lo que significa que utilizan una combinación de estrategias alimenticias).

Alimentación por ingestión Los estilos de vida ingestivos se basan en el consumo de organismos vivos o muertos, o en la rapiña de trozos sueltos de desechos orgánicos. Los protistas como el moho mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum* son lo suficientemente grandes como para deglutir bacterias y arqueas; muchos protistas son tan grandes como para rodear e ingerir otros protistas o animales microscópicos. El proceso de deglución es posible en protistas que carecen de pared celular. Una membrana flexible y un citoesqueleto dinámico proporcionan a estas especies la capacidad de rodear y «tragar» las presas mediante protuberancias largas con forma de dedo denominadas **pseudópodos** («falsos pies»). El proceso de deglución se ilustra en la **Figura 29.14a;** la evolución del tamaño de las células grandes en eucariotas se analiza en el **Cuadro 29.3.**

(a) Los pseudópodos envuelven la comida.



(b) Las corrientes ciliares arrastran la comida hacia la garganta.

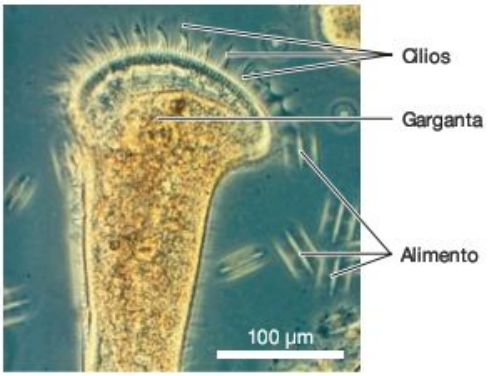


FIGURA 29.14 Alimentación por ingestión. Los métodos de captura de presas varían entre los protistas que se alimentan por ingestión. **(a)** Algunos depredadores envuelven a la presa con los pseudópodos; **(b)** otros depredadores la arrastran hacia sus gargantas con corrientes de agua generadas mediante el movimiento de sus cilios.

La pérdida de la pared celular y la obtención de la capacidad de mover la membrana de plasma alrededor de sus presas o partículas de alimento resultó ser una importante innovación durante la evolución de los protistas. Recuerda del Capítulo 28 que las bacterias y arqueas abundan en tierras húmedas y hábitats acuáticos, donde también viven los protistas. En lugar de competir con las bacterias y arqueas por la luz del día o las moléculas de alimento, los protistas podrían comérselas.

Aunque muchos organismos que se alimentan por ingestión cazan sus presas y las degluten, otros no lo hacen. En lugar de buscar la comida, estas especies se adhieren a una superficie. Los protistas que se alimentan de esta forma tienen cilios que rodean la boca y dan golpes de una forma coordinada. El movimiento genera corrientes de agua que atraen las partículas de comida hacia la célula. (**Figura 29.14b**).

Alimentación por absorción Cuando se obtienen los nutrientes directamente del entorno, a través de la membrana de plasma, se produce la alimentación por absorción, común entre los protistas. No obstante, resulta importante reconocer

CUADRO 29.3 ¿Por qué los eucariotas pueden tener unas células tan grandes?

Aunque las células eucarióticas varían ampliamente en tamaño, el dominio Eukarya se distingue por la evolución de las células más grandes que se conocen. Una célula eucariótica de tamaño medio tiene un diámetro 10 veces mayor que una célula bacteriana de tamaño medio. ¿Cómo pudieron hacerse tan grandes las células eucarióticas? La respuesta a esta pregunta no es obvia, dado que el gran tamaño celular conlleva un importante reto físico: a medida que las células se hacen más grandes, su volumen aumenta mucho más rápidamente de lo que lo hace su área de superficie. Esto se debe a que el volumen de una célula aumenta como el cubo de un diámetro de una esfera (volumen x diámetro^3) mientras su área de superficie aumenta como el cuadrado del diámetro de una esfera (área de superficie x diámetro^2). A medida que las células se hacen más grandes, la proporción del área de superficie disponible se hace cada vez más pequeña en relación con el volumen presente (véase Sección 42.3). Esto supone un problema porque los alimentos, los gases, y las moléculas de desperdicio se deben difundir por la superficie de la célula, mientras que el volumen se rellena con maquinaria biosintética que necesita materia prima y genera desperdicios. A medida que aumenta el tamaño de la célula, el metabolismo del interior de la célula puede sobrepasar el transporte y los procesos de intercambio en la superficie, donde entran las materias primas y salen los productos de desecho.

Las células eucarióticas hacen frente a este conflicto porque se dividen en compartimentos rodeados por membranas, cada uno de los cuales tiene un área de superficie relativamente alta y un volumen relativamente bajo. A modo de ejemplo de la forma en que funciona la compartimentación de las células eucarióticas, hablemos del ciliado denominado paramecio (**Figura 29.15**). Este organismo se alimenta de bacterias que arrastra hacia una hendidura conocida como la garganta y después hacia la boca de la célula. Tras ingerir una bacteria, un paramecio la rodea con una membrana interna, formando un compartimento denominado **vacuola de alimentos.** Las vacuolas se fusionan con las estructuras rodeadas por membranas denominadas lisosomas, las cuales tienen las enzimas digestivas, y circulan alrededor de la célula. Una vez que la comida se ha digerido y los nutrientes se han difundido por fuera de la vacuola, la vacuola se fusiona con la membrana de plasma en un organelo especial (el poro anal) y expele las moléculas de deshecho. Las vacuolas proporcionan una gran área de membrana interna que permite el reparto eficaz de los nutrientes por el volumen de la célula y la rápida expulsión de los productos de deshecho.

Aunque no todas las células eucarióticas contienen vacuolas y poros anales, todas ellas tienen otros muchos compartimentos internos. Cada una de las estructuras internas presentadas en el Capítulo 7 (entre las que se incluyen el núcleo, los lisosomas, los perixomas, las mitocondrias, los cloroplastos, la vacuola central, el aparato de Golgi y el retículo endoplásmico liso y rugoso) tiene una función diferente. Muchas están cubiertas por membranas y están concebidas para la síntesis, transporte y distribución de moléculas. Estos organelos fueron innovaciones morfológicas que hicieron posible la evolución del gran tamaño. El gran tamaño celular resultó importante ya que hizo posible la alimentación por ingestión. Sin la alimentación por ingestión, no se habrían producido la endosimbiosis ni la evolución de las mitocondrias y los cloroplastos.

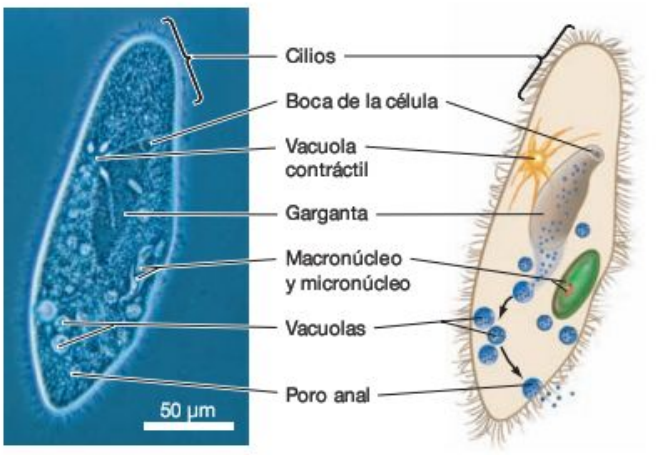


FIGURA 29.15 Los protistas tienen estructuras intracelulares especializadas. El paramecio se alimenta arrastrando bacterias hacia una estructura subcelular conocida como la garganta.

EJERCICIO Haz una lista al lado del dibujo del paramecio de los organelos y estructuras

que los protistas no son tan diversos como las bacterias y arqueas en lo que respecta a los emisores y receptores de electrones que absorben para utilizar en la respiración celular. La mayoría de los protistas utilizan la glucosa y otros azúcares como emisores de electrones, y el oxígeno como receptor de electrones. A diferencia de las bacterias y arqueas, que pueden fermentar muchos tipos de moléculas, la mayoría de los protistas solo pueden fermentar azúcares.

Algunos protistas que viven gracias a la alimentación por absorción son saprofitos. Un **saprofito** es un organismo que se alimenta de materia orgánica muerta, o **detritos.** Sin embargo, muchos de los protistas que se nutren directamente del entorno viven dentro de otros organismos. Si dañan a su huésped, la especie se denomina **parásito**. La mayoría de los protistas responsables de las enfermedades de la Tabla 29.1 son parásitos.

Fotosíntesis Es posible que recuerdes de los Capítulos 10 y 28 que los fotosistemas I y II evolucionaron en bacterias, y que ambos se producen en cianobacterias. La maquinaria básica necesaria para la fotosíntesis no evolucionó en los eucariotas. Por el contrario, la «robaron» mediante la endosimbiosis.

La teoría de la endosimbiosis argumenta que el organelo donde se produce la fotosíntesis en los eucariotas se originó cuando un protista deglutió una cianobacteria. Una vez dentro del protista, la bacteria fotosintética proporcionó a su huésped eucariótico oxígeno y glucosa a cambio de protección y acceso a la luz. Si la teoría de la endosimbiosis es correcta, los cloroplastos de hoy descienden de las cianobacterias.

Todos los eucariotas fotosintéticos tienen un cloroplasto y una mitocondria, la prueba del origen endosimbiótico del cloroplasto es incluso más persuasiva que el de la mitocondria. Los cloroplastos tienen la misma lista de características de tipo bacteriano que hemos presentado con anterioridad para las mitocondrias. Existen numerosos ejemplos de cianobacterias endosimbióticas que en la actualidad viven dentro de los protistas o los animales, y las secuencias de DNA dentro de los cloroplastos son extremadamente similares a los genes cianobacterianos. Además:

- El organelo fotosintético de un grupo de protistas denominados glaucófitos tiene una capa exterior que contiene el mismo constituyente (peptidoglicano) que se encuentra en las paredes celulares de las cianobacterias.
- Al igual que los cloroplastos, la cianobacteria *Prochloron* contiene clorofilas *a* y *b*, y tiene un sistema de membranas internas donde se encuentran los pigmentos fotosintéticos y las enzimas.

Si entiendes la prueba del origen endosimbiótico del cloroplasto, deberías ser capaz de explicar por qué estas dos últimas observaciones corroboran esta teoría. Asimismo deberías ser capaz de añadir una rama que indique la ubicación de los genes de cloroplastos en el árbol filogenético de la Figura 29.12.

La adquisición del cloroplasto, al igual que la adquisición de la mitocondria, se denomina endosimbiosis primaria. Dado que todas las especies de Plantae tienen cloroplastos con dos membranas y una composición molecular similar, los biólogos deducen que la endosimbiosis primaria se produjo en su ancestro común. Dicho de otra forma: el cloroplasto es la sinapomorfia que identifica a las algas glaucófitas, las algas rojas, y las plantas verdes (algas verdes y plantas terrestres) como parte del mismo grupo monofilético.

Sin embargo, las cosas se complican porque los cloroplastos también están presentes en tres de los otros linajes principales de protistas: Discicristata, Chromalveolata y Rhizaria. No obstante, en estas especies el cloroplasto está rodeado por más de dos membranas: normalmente cuatro. Para explicar esta observación, los investigadores sostienen la hipótesis de que los ancestros de estos grupos adquirieron los cloroplastos mediante la ingesta de protistas fotosintéticos que ya tenían doroplastos. Este proceso, denominado endosimbiosis secundaria, se produce cuando un organismo deglutió una célula eucariótica fotosintética y mantiene sus cloroplastos como simbiontes intracelulares (**Figura 29.16**).

La **Figura 29.17** muestra el lugar donde se produjo la endosimbiosis primaria y secundaria en el árbol filogenético de los eucariotas. Una vez que los protistas tenían el cloroplasto, se «pasaba» a nuevos linajes mediante la endosimbiosis secundaria. Muchos linajes de protistas adquirieron la capacidad de realizar la fotosíntesis de forma independiente. En cada caso, la adquisición de un cloroplasto desencadenó una radiación de especies fotosintéticas. Si entiendes la endosimbiosis, de-

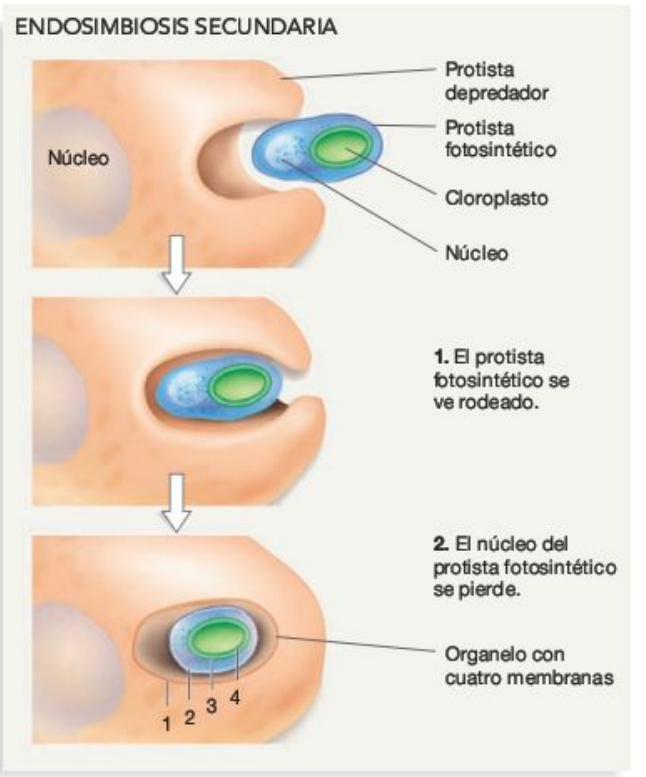


FIGURA 29.16 La endosimbiosis secundaria produce organelos con cuatro membranas. Los cloroplastos que se encuentran en algunos protistas tienen cuatro membranas y se cree que derivan de la endosimbiosis secundaria. En las especies que tienen cloroplastos con tres membranas, los biólogos tienen la hipótesis de que a la endosimbiosis secundaria le siguió la pérdida de una membrana.

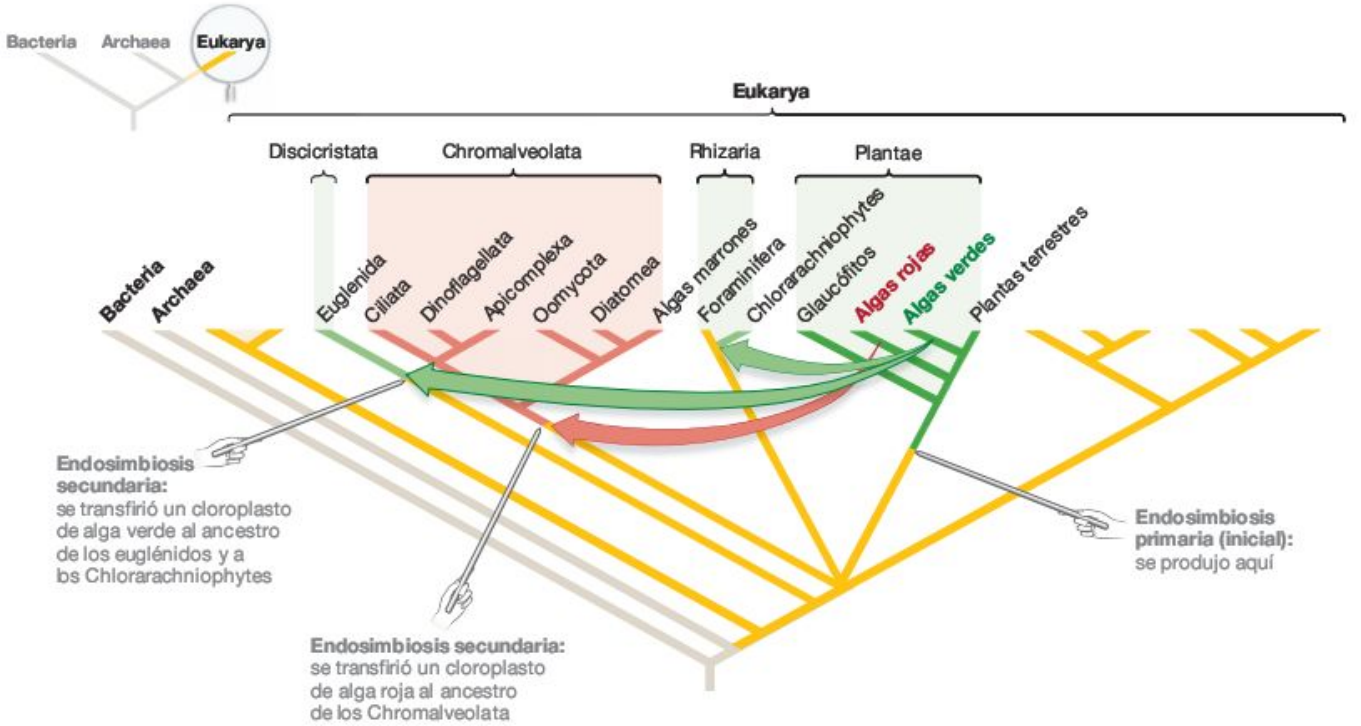


FIGURA 29.17 La fotosíntesis surgió en los protistas por medio de la endosimbiosis primaria, y después se extendió a otros linajes mediante la endosimbiosis secundaria. Las similitudes bioquímicas vinculan los cloroplasténidos y Chlorarachniophytes con las algas verdes. Ten presente que entre los Chromalveolata solo los Dinoflagellata, diatomeas y algas marrones tienen especies fotosintéticas. En los Ciliata, Apicomplexa y Oomycota, el cloroplasto se ha perdido o ha modificado sus funciones.

EJERCICIO Señala y etiqueta la endosimbiosis primaria que dio lugar a la mitocondria, basándote en la observación de que todos los eucariotas vivos en la actualidad tienen una mitocondria o vestigios de una.

PREGUNTA ¿Por qué no se han conseguido mitocondrias mediante la endosimbiosis secundaria?

berías ser capaz de explicar por qué los acontecimientos de la endosimbiosis primaria y secundaria presentados en este capítulo representan las transferencias laterales de genes más masivas de la historia de la vida, en cuanto al número de genes que se mueven de una vez. (Para repasar la transferencia de genes lateral, véase Capítulo 20).

Para comprender en profundidad el papel que desempeñó la fotosíntesis en la diversificación de los protistas, es esencial tener presente que la mayoría de los linajes fotosintéticos que aparecen en la Figura 29.17 contienen una colección única de pigmentos fotosintéticos. Un pigmento fotosintético determinado absorbe diferentes longitudes de onda de luz. Por tanto, la presencia de diferentes pigmentos significa que distintas especies absorben diferentes longitudes de onda del espectro electromagnético (**Tabla 29.3**). Para que estas observaciones tengan sentido, los biólogos mantienen la hipótesis de que la evolución de combinaciones únicas de pigmentos proporcionó a los eucariotas fotosintéticos la capacidad de cultivar longitudes de onda de luz únicas y evitar la competición. El Capítulo 28 destacaba que parece haber ocurrido un fenómeno similar entre las bacterias fotosintéticas. Al igual que el núcleo celular, la mitocondria, la multicelularidad, la alimentación por ingestión y otras características que surgieron en los protistas, la adquisición del cloroplasto fue una innovación que desencadenó la consiguiente diversificación.

Es difícil exagerar la importancia de la fotosíntesis en la diversificación de protistas, o la importancia de los protistas fotosintéticos para otras especies. Por ejemplo, muchos protistas fotosintéticos viven en simbiosis con animales u otros protistas, ya sea dentro o fuera de las células huésped. Aunque hay cientos de ejemplos, quizá el más importante ataña a los animales denominados corales. Casi todos los corales que crean barreras acogen protistas fotosintéticos monocelulares en la piel o el tejido intestinal. Las concentraciones de células endosimbióticas pueden resultar impresionantes: hasta un millón de células protistas por centímetro cuadrado de superficie de coral (**Figura 29.18**). La mera abundancia de estos y otros protistas fotosintéticos resulta significativa. Es probable que las plantas sean los productores dominantes de azúcares y otros compuestos orgánicos de alta energía en la tierra, pero los protistas fotosintéticos y las bacterias son los productores dominantes de compuestos de carbono en océanos y lagos.

Diversidad de estilos de vida Antes de abandonar el tema de la obtención de alimento en los protistas, resulta importante reconocer que los tres estilos de vida (por ingestión,

TABLA **29.3 Pigmentos en protistas fotosintéticos**

Linaje	Pigmentos fotosintéticos	Pigmentos accesorios
Glaucófitos	Clorofila *a*	Ficocianina, aloficocianina, β-caroteno
Algas rojas	Clorofila *a*	Principalmente ficoeritrina
Algas marrones, diatomeas, Dinoflagellata	Clorofila *a* y *c*	Fucoxantina
Algas verdes	Clorofila *a* y *b*	Fucoxantina
Chlorarachniophytes	Clorofila *a* y *b*	Xantofilas
Euglénidos	Clorofila *a* y *b*	Xantofilas, β-caroteno

PREGUNTA ¿Concuerdan los pigmentos que figuran en esta tabla con las hipótesis de la endosimbiosis primaria y secundaria descritas en la Figura 29.17? Razona tu respuesta.

por absorción y fotosintético) se producen en diversos linajes de eucariotas. Las tres formas de obtener alimentos pueden darse en un mismo clado.

Para entender esto mejor, hablemos del grupo monofilético de los Alveolata. Existen tres subgrupos principales de este linaje denominados Dinoflagellata, Apicomplexa y Ciliata. Dentro de cada subgrupo, las especies varían en la forma en que se alimentan. Cerca de la mitad de los Dinoflagellata son fotosintéticos, mientras otros muchos son parasitarios. Los Apicomplexa son parásitos. Entre los Ciliata se incluyen muchas especies que ingieren presas, pero algunos viven en los intestinos del ganado o en las branquias de los peces, y absorben nutrientes de sus huéspedes. Otras especies de Ciliata se alimentan manteniendo algas u otros tipos de simbiontes fotosintéticos dentro de sus células.

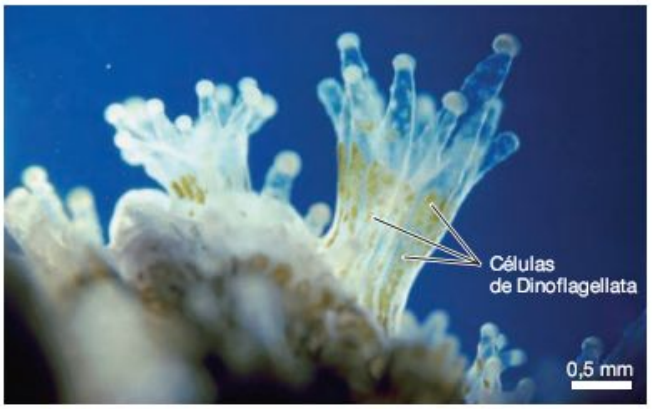


FIGURA 29.18 Muchos protistas fotosintéticos viven en simbiosis. El coral que aparece en la ilustración contiene miles de Dinoflagellata simbióticos.

Dentro de cada uno de los ocho linajes principales de eucariotas, los diferentes métodos de alimentación ayudaron a desencadenar la diversificación.

¿Cómo se mueven los protistas?

Muchos protistas se mueven de forma activa para encontrar comida. Los depredadores como el *Dictyostelium discoideum* se arrastran por un sustrato en busca de una presa. La mayoría de las especies unicelulares y fotosintéticas son capaces de nadar hasta ubicaciones soleadas. ¿Cómo son posibles estos movimientos?

El **movimiento ameboide** es un movimiento de deslizamiento que se observa en algunos protistas. En el modo clásico que se ilustra en la **Figura 29.19a,** los pseudópodos se mueven hacia delante por un sustrato y el resto del citoplasma, los orgánelos y la membrana de plasma les siguen. El movimiento requiere ATP y comprende interacciones entre las proteínas denominadas actina y miosina dentro del citoplasma. El mecanismo está relacionado con el movimiento muscular de los animales, que se detalla en el Capítulo 47. No obstante, a nivel de toda la célula, la secuencia exacta de acontecimientos durante el movimiento ameboide sigue siendo un tanto incierta.

El otro modo principal de locomoción en los protistas comprende los flagelos o los cilios (**Figura 29.19b** y **c**). Ambos tienen estructuras idénticas. Recuerda del Capítulo 7 que los dos se componen de nueve conjuntos de microtúbulos emparejados dispuestos alrededor de dos microtúbulos centrales. Sin embargo, los flagelos son largos y se encuentran a menudo solos o en parejas; los cilios son cortos y a menudo hay grandes cantidades de ellos en las células. Los flagelos y los cilios también se pueden distinguir por los tipos de estructura asociados a los cuerpos basales de donde se originan.

Incluso los protistas estrechamente relacionados pueden utilizar formas de locomoción radicalmente diferentes. Por ejemplo, consideremos de nuevo el linaje de los protistas denominados Alveolata y los subgrupos conocidos como Ciliata, Dinoflagellata y Apicomplexa.

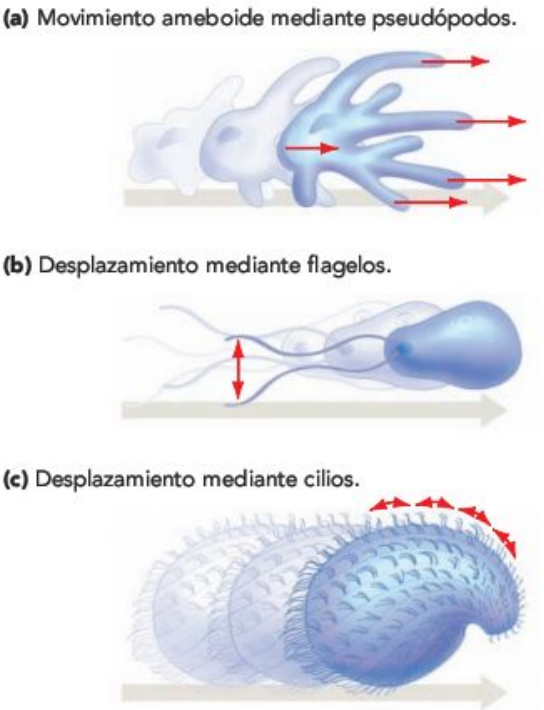


FIGURA 29.19 Las formas de locomoción en los protistas varían. (a) En el movimiento ameboide, una multitud de largos pseudópodos salen de la célula y a continuación el resto: citoplasma, organelos y la membrana externa. **(b)** Los flagelos son largos y pocos en número, e impulsan los movimientos de desplazamiento. **(c)** Los cilios son cortos y numerosos. En muchos casos se utilizan para el desplazamiento.

Los Ciliata nadan golpeando sus cilios. Los Dinoflagellata lo hacen dando latigazos con sus flagelos. Las células maduras de Apicomplexa se mueven por movimiento ameboide, pero sus gametos nadan por medio de flagelos. Dentro de los otros linajes principales de protistas es normal que varíe la forma en que se mueven las células y se encuentren especies que no exhiben movimientos activos, aunque sí se dejan arrastrar en las corrientes de agua. El movimiento es solo otro ejemplo de la compleja diversificación que se produjo dentro de cada uno de los ocho linajes principales de eucariotas.

¿Cómo se reproducen los protistas?

La reproducción sexual evolucionó en los protistas. Como se señaló en el Capítulo 12, la mejor forma de entender la reproducción sexual es en contraposición con la reproducción asexual. La reproducción asexual se basa en la mitosis de los organismos eucarióticos y en la fisión de las bacterias y arqueas, y da como resultado descendientes genéticamente idénticos a los padres. La mayoría de los protistas tienen normalmente una reproducción asexual. Por el contrario, cuando se da la reproducción sexual, los descendientes son genéticamente diferentes de sus padres y entre sí. La reproducción sexual se basa en la meiosis y la fusión de gametos, y se produce de forma intermitente en muchos protistas (a menudo en una época determinada del año, o cuando hay mucha población o los alimentos son escasos) y se basa en la meiosis. La evolución de la reproducción sexual cuenta como una de las innovaciones evolutivas más importantes que se observan en los eucariotas.

Reproducción sexual versus asexual Cuando la reproducción tiene lugar por medio de la meiosis, los descendientes son variables genéticamente (lo que significa que sus genotipos son diferentes de los de otros descendientes y de los de sus padres). La hipótesis principal para explicar por qué evolucionó la meiosis afirma que los descendientes genéticamente variables pueden ser capaces de prosperar si el entorno cambia. Por ejemplo, los descendientes con genotipos diferentes a los de sus padres pueden ser capaces de resistir mejor los ataques de parásitos que tuvieron éxito al atacar a sus padres (véase Capítulo 12). Este es un punto clave porque muchos tipos de parásitos, entre los que se incluyen bacterias y virus, tienen generaciones cortas y evolucionan muy rápido. Ya que los genotipos y fenotipos de parásitos cambian constantemente, la selección natural favorece por completo a los individuos huésped con nuevos genotipos. La idea es que los genotipos de los nuevos descendientes generados por meiosis puedan contener combinaciones de alelos que permitan a los huéspedes resistir ataques de nuevas cepas de parásitos. En resumen, muchos biólogos consideran la reproducción sexual como una adaptación para combatir las enfermedades.

Variación en los ciclos de la vida Un ciclo de vida describe la secuencia de eventos que se producen cuando los individuos crecen, maduran y se reproducen. La evolución de la meiosis introdujo un nuevo acontecimiento en el ciclo de vida de las especies de protistas; lo que es más, creó una distinción entre fases haploides y diploides en la vida de un individuo. Recuerda del Capítulo 12 que los individuos diploides tienen dos cromosomas de cada tipo dentro de cada célula. Cuando la meiosis se produce en las células diploides, da como resultado la producción de células haploides.

El ciclo de la vida de la mayoría de las bacterias y arqueas resulta extremadamente simple: una célula se divide, se alimenta, crece y se divide de nuevo. Las bacterias y arqueas no tienen reproducción sexual, y son siempre haploides. Por el contrario, entre los protistas casi todos los aspectos de un ciclo de vida son variables (la meiosis, la reproducción asexual, o la fase haploide o diploide del ciclo de vida pueden ser las fases más largas y más prominentes).

La **Figura 29.20** ilustra parte de la gran variación que ocurre en los ciclos de vida de los protistas unicelulares. La Figura 29.20a muestra el ciclo de vida principalmente haploide que se observa en muchos protistas unicelulares. El ejemplo específico que tenemos aquí es el del Dinoflagellata *Gymnodinium fuscum*. Para analizar un ciclo de vida, comencemos por la **fertilización** (la fusión de dos gametos para formar un zigoto diploide). Entonces, hagamos un seguimiento de lo que le ocurre al zigoto. En este caso, el zigoto diploide experimenta meiosis. A continuación, los productos haploides de la meiosis crecen y se convierten en células maduras que finalmente experimentan la reproduc-

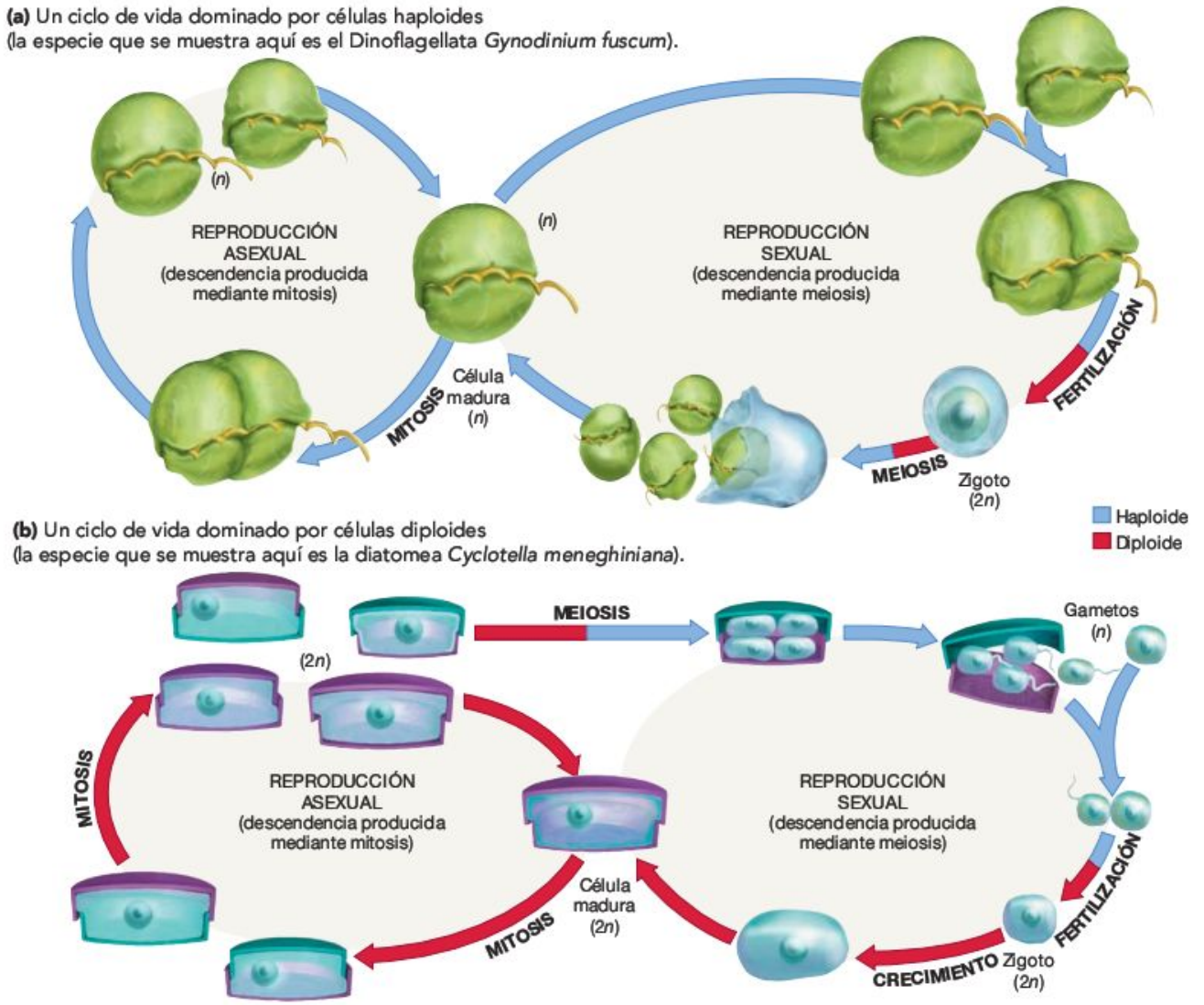


FIGURA 29.20 Los ciclos de vida varían ampliamente entre los protistas. Muchos protistas se pueden reproducir mediante reproducción sexual y asexual. En las especies unicelulares la célula puede ser **(a)** haploide durante la mayoría de su vida o **(b)** diploide durante la mayoría de su vida.

ción asexual o producen gametos por medio de mitosis. Contrastemos este ciclo con el ciclo de vida principalmente diploide de la Figura 29.20b. El organismo específico que se muestra aquí es la diatomea *Cyclotella meneghiniana*. Para analizar este ciclo de vida, comencemos de nuevo por la fertilización. En este caso, el zigoto diploide se desarrolla y convierte en una célula adulta diploide sexualmente adulta. La meiosis se produce en la célula adulta y da como resultado la formación de gametos haploides que después se fusionan para formar un zigoto diploide. Los contrastes importantes consisten en que esos gametos son las únicas células haploides del ciclo de vida.

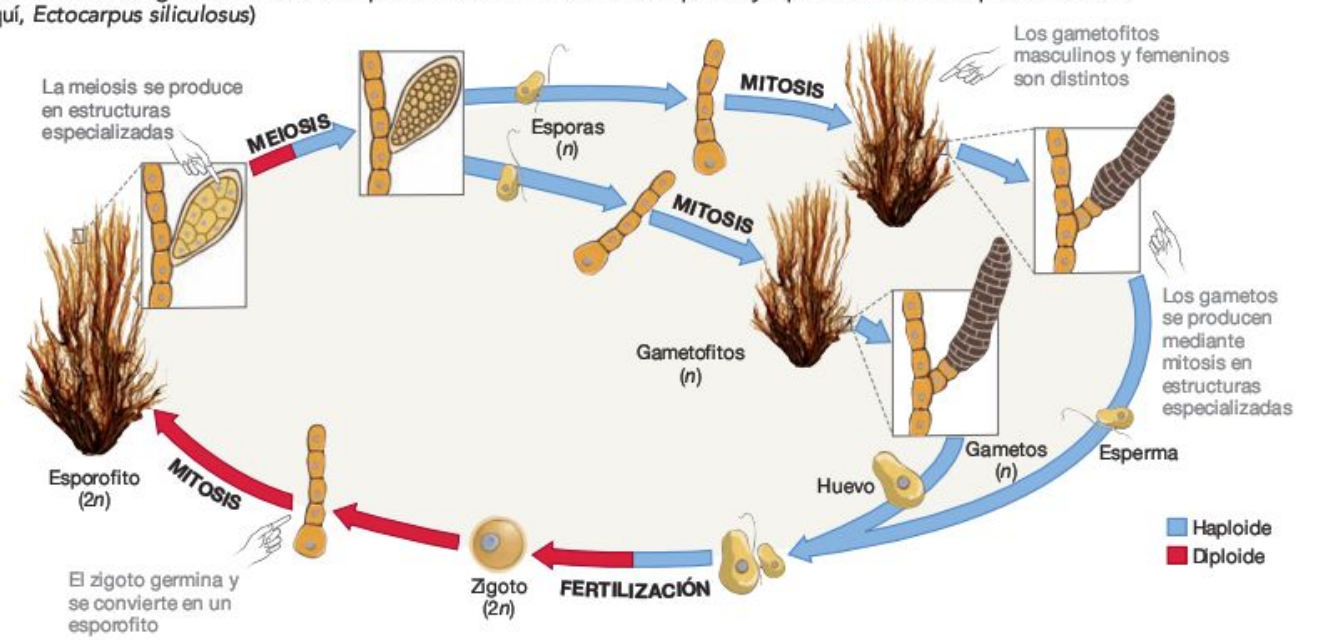
A diferencia de los ciclos de vida relativamente sencillos de la Figura 29.20, muchos protistas multicelulares tienen una fase del ciclo de vida que se basa en una forma haploide multicelular. Esta alternancia de formas haploides y diploides multicelulares se conoce como **alternancia de generaciones.** La forma haploide multicelular se denomina **gametofito,** porque las células especializadas de este individuo producen gametos por medio de mitosis. La forma diploide multicelular se denomina **esporofito,** dado que tiene células especializadas que experimentan meiosis para producir células haploides denominadas esporas. Una **espora** es una célula que se convierte en un organismo adulto, pero que no es un producto de fusión de gametos. Cuando se produce la alternancia de generación, una espora se divide por mitosis para formar un gametofito multicelular y haploide. Entonces, los gametos haploides producidos por el gametofito se fusionan para formar un zigoto diploide, el cual se convierte en el esporofito multicelular diploide. Entre los protistas, la alternancia de generaciones evolucionó de forma independiente en algas marrones, rojas y otros grupos.

Es posible que los gametofitos y esporofitos sean idénticos en apariencia, como en las algas marrones denominadas *Ectocarpus siliculosus* (**Figura 29.21a**). Sin embargo, en muchos casos el gametofito y el esporofito tienen aspectos diferentes, como en el alga marrón denominada *Laminaria solidungula* (**Figura 29.21b**).

Para entender mejor la alternancia de generaciones, compara y contrasta los acontecimientos descritos en la Figura 29.20a y la Figura 29.21a, comenzando por la fertilización. En especial, ten presente que los zigotos que experimentan alternancia de generaciones no experimentan meiosis de forma inmediata. Por el contrario, germinan en individuos diploides que actúan como esporofitos. Después, las células del esporofito experimentan meiosis para formar esporas haploides, las cuales germinan y se convierten en gametofitos haploides.

Si entiendes la forma en que varían los ciclos de vida entre los protistas multicelulares, deberías ser capaz de definir

(a) Alternancia de generaciones en las que las formas multicelulares haploide y diploide tienen un aspecto idéntico (aquí, *Ectocarpus siliculosus*)



(b) Alternancia de generaciones en la que los haploides y diploides multicelulares tienen diferente aspecto (aquí, *Laminaria solidungula*)

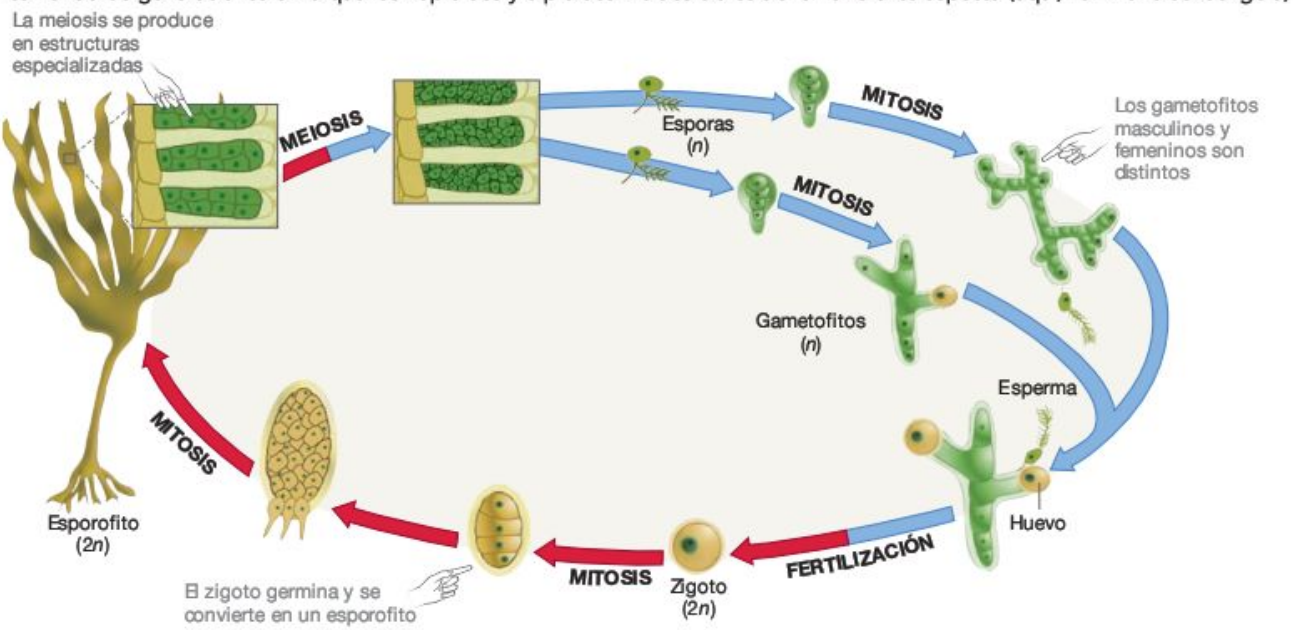


FIGURA 29.21 La alternancia de generaciones se produce en una variedad de linajes de protistas multicelulares.

los términos *alternancia de generaciones*, *gametofito*, *esporofito* y *espora*. Asimismo, deberías ser capaz de hacer un diagrama de un ciclo de vida donde se muestre la alternancia de generaciones, sin mirar la Figura 29.21.

¿Por qué se produce tanta variación en los tipos de ciclo de vida que se observan entre los protistas? Actualmente no se conoce la respuesta. La variación en los ciclos de vida es un asunto mayor en la diversificación de protistas. La explicación del porqué de esta variación es objeto de futuras investigaciones.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La diversidad de los protistas se puede entender si nos centramos en las innovaciones principales que desempeñaron un papel fundamental en el descubrimiento de los linajes principales o en su diversificación posterior.
- Entre las innovaciones morfológicas más importantes se encuentran el núcleo y el sistema de endomembrana, la mitocondria, las estructuras originales que proporcionan protección y soporte, y la multicelularidad.
- Los protistas obtienen la energía química y las moléculas de bloques básicos mediante la alimentación por ingestión, fotosíntesis, o alimentación por absorción (a menudo, en calidad de parásitos).
- Los protistas se desplazan por movimiento ameboide, flagelos o cilios.
- La meiosis y la reproducción sexual constituyen innovaciones evolutivas cruciales que se originaron en los protistas.

Deberías ser capaz de...

1) Seleccionar dos de las innovaciones citadas anteriormente y describir la forma en que cada una estaba involucrada en el descubrimiento de un linaje principal o la consiguiente diversificación de uno de ellos.
2) Explicar por qué los organelos hicieron posible la evolución de las células de gran tamaño.
3) Proporcionar pruebas de que características como la multicelularidad y la fotosíntesis surgieron de forma repetida a lo largo de la evolución eucariótica.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Alteration of Generations in a Protist

29.4 Linajes clave de protistas

Salta a la vista una generalización importante del árbol filogenético de Eukarya y los datos sobre la variación entre los protistas en morfología, método de alimentación, locomoción, y modo de reproducción: cada uno de los ocho linajes principales de Eukarya tiene al menos una característica morfológica distintiva. No obstante, una vez que un ancestro desarrolló un conjunto de características distintivas, sus descendientes se diversificaron en una gran variedad de estilos de vida. Por ejemplo, las especies parásitas evolucionaron de forma independiente en los ocho linajes principales. Existen especies fotosintéticas en la mayoría de los ocho, y la multicelularidad evolucionó de forma independiente en cuatro. Se podrían hacer afirmaciones similares sobre la evolución de los ciclos de vida y las formas de locomoción.

Efectivamente, cada uno de los ocho linajes representa una radiación similar de especies en una gran variedad de estilos de vida. En cada caso, la radiación comenzó con una innovación morfológica: a menudo se trató de un cambio en la estructura o el funcionamiento de uno o más organelos. Indaguemos en algunos taxones representativos de siete de los ocho grupos principales. El octavo grupo (los Opisthokonta) comprende hongos, animales y varios linajes de protistas. Los hongos y animales se discuten en los Capítulos 31 al 34. El linaje denominado plantas verdes se analiza en el Capítulo 30.

Excavata

Las especies unicelulares que conforman los Excavata reciben su nombre de acuerdo con la característica morfológica que los distingue: una ranura alimentaria «excavada» localizada en un lado de la célula. Debido a que todos los Excavata carecen de mitocondria, una vez se pensó que sus orígenes se remontaban a los eucariotas que existían antes del origen de las mitocondrias. Sin embargo, los investigadores han encontrado que los excavata tienen genomas nucleares que contienen genes que normalmente se encuentran en las mitocondrias, o bien organelos inusuales que parecen ser vestigios de mitocondria. Estas observaciones sustentan la hipótesis de que los ancestros de los Excavata tenían mitocondrias, pero que estos organelos se perdieron o se redujeron a lo largo del tiempo. Existen varios linajes principales de Excavata, aquí se detallan dos (**Figura 29.22**). Deberías ser capaz de señalar la pérdida de la mitocondria en la Figura 29.22.

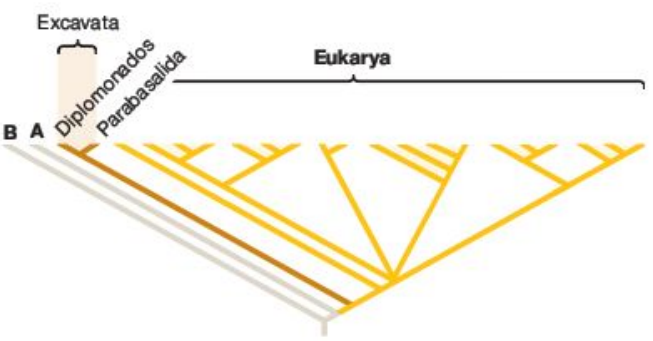


FIGURA 29.22 Los Excavata son un grupo monofilético.

Excavata > Diplomonadida

La primera especie conocida de Diplomonadida fue identificada por el microscopista Anton van Leeuwenhoek, quien descubrió el *Giardia intestinalis* mientras examinaba muestras de sus propias heces. Hasta la fecha se han nombrado cerca de 100 especies. Muchas viven en los intestinos de los animales sin provocar daño a sus huéspedes; otras especies viven en hábitats de aguas estancadas. En los dos tipos de entorno, la cantidad de oxígeno disponible suele ser muy baja.

Morfología Cada célula tiene dos núcleos, los cuales parecen ojos cuando se miran con el microscopio (**Figura 29.23**). Cada núcleo está asociado a cuatro flagelos, por un total de ocho flagelos por célula. Algunas especies carecen de los organelos denominados peroxisomas y lisosomas, además de carecer de mitocondrias funcionales. Todos los Diplomonadida carecen de una pared celular. Deberías ser capaz de señalar el origen del núcleo doble en la Figura 29.22.

Alimentación y locomoción Algunos son parásitos, pero otros ingieren las bacterias enteras. Se desplazan usando sus flagelos.

Reproducción Solo tienen reproducción asexual; la meiosis se puede observar en algunos miembros de este linaje.

Giardia lamblia

FIGURA 29.23 *Giardia* provoca infecciones intestinales en los humanos.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Tanto *Giardia intestinalis* como *G. lamblia* son parásitos intestinales comunes de los seres humanos y provocan giardiasis, o fiebre del castor. La *hexamida* es una plaga agrícola que provoca grandes pérdidas en las granjas de pavos cada año.

Excavata > Parabasalida

No se conocen Parabasalida que vivan libres en la actualidad; todas las especies identificadas hasta la fecha viven dentro de los animales. De las 300 especies de Parabasalida, varias viven en los intestinos de las termitas. Las termitas comen madera, pero no la pueden digerir por sí mismas. Por el contrario, las Parabasalida producen enzimas que digieren la celulosa de la madera y liberan compuestos que la termita puede utilizar. La relación entre las termitas y las Parabasalida se considera mutualista porque las dos partes se benefician de la simbiosis.

Morfología Las células de Parabasalida carecen de pared celular y mitocondria, y tienen un solo núcleo. Una barra distintiva de microtúbulos reticulados abarca toda la célula. La barra está adherida a los cuerpos basales donde se levanta un grupo de flagelos (**Figura 29.24**). Aunque el número de flagelos presentes varía, lo común es que haya cuatro o cinco. Deberías ser capaz de señalar el origen de la estructura parabasalida de soporte a los flagelos en la Figura 29.22.

Alimentación y locomoción Las Parabasalida se alimentan mediante el deglución de bacterias, arqueas y materia orgánica. Se desplazan usando sus flagelos.

Reproducción Todas las Parabasalida se reproducen de forma asexual. Asimismo se ha observado reproducción sexual en algunas especies.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico La infección de *Trichomonas* en ocasiones puede provocar problemas en el tracto reproductivo de los humanos, aunque los miembros de este género puedan vivir también en el intestino o la boca de los humanos sin provocarles daño. La *Histomona meleagridis* es una plaga agrícola que provoca brotes de enfermedades en granjas de pollos y pavos.

Trichomonas vaginalis

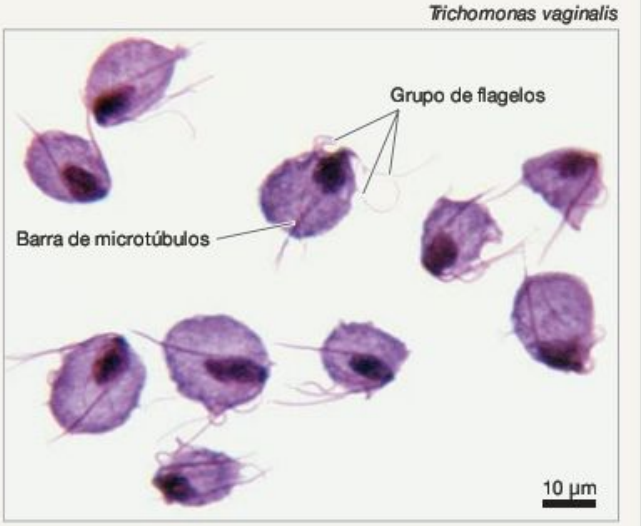


FIGURA 29.24 *Trichomonas* provoca la enfermedad de transmisión sexual denominada tricomoniasis.

Discicristata

Todos los Discicristata son unicelulares y recibieron ese nombre por la distintiva forma de disco de las crestas situadas dentro de las mitocondrias. Se han identificado varios subgrupos principales, tales como formas ameboides y linajes que comprenden las especies responsables de las enfermedades leishmaniasis y tripanosomiasis de los seres humanos (véase Tabla 29.1). Dado que son extremadamente comunes en los lagos y estanques, los euglénidos son los Discicristata más estudiados. Deberías ser capaz de señalar el origen de la cresta con forma de disco de la mitocondria en la **Figura 29.25.**

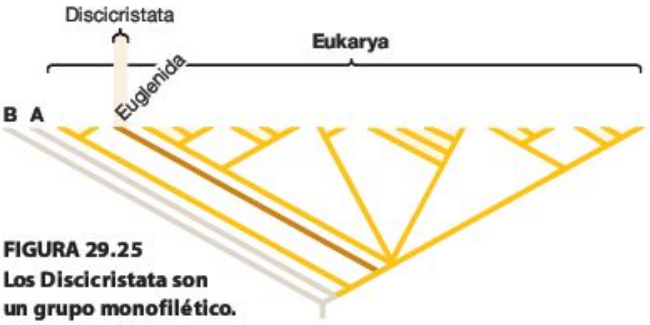


FIGURA 29.25
Los Discicristata son un grupo monofilético.

Discicristata > Euglenida

Existen cerca de 1.000 especies conocidas de euglénidos. Aunque la mayoría vive en agua dulce, se pueden encontrar algunos en hábitats marinos. Se ha encontrado euglénidos fósiles en rocas con más de 410 millones de años.

Morfología La mayoría de los euglénidos carecen de pared exterior, pero tienen un sistema único para entrelazar moléculas de proteínas situadas bajo la membrana de plasma, que dan consistencia y soporte a la célula.

Alimentación y locomoción Cerca de un tercio de las especies tienen cloroplastos y realizan la fotosíntesis, pero la mayoría ingieren bacterias y otras pequeñas células o partículas. Deberías ser capaz de explicar la forma en que la alimentación por ingestión en los euglénidos está relacionada con la hipótesis de que este linaje consiguió los cloroplastos mediante la endosimbiosis secundaria. En lugar de almacenar almidón, las especies fotosintéticas sintetizan un hidrato de carbono único denominado paramilon. Algunas células tienen un «ojo» sensible a la luz y utilizan flagelos para desplazarse hacia la luz (**Figura 29.26**). Otros euglénidos pueden moverse por sustratos por medio de una forma única de movimiento basado en la extensión de microtúbulos.

Reproducción Solo se conoce la reproducción asexual entre los euglénidos.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Los euglénidos son componentes importantes del plancton de agua dulce y las cadenas alimentarias.

Euglena gracilis

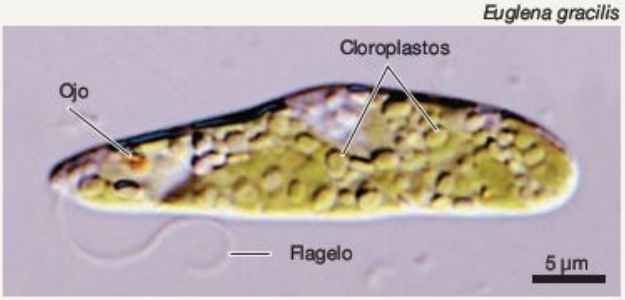


FIGURA 29.26 Los euglénidos abundan en lagos y estanques.

Alveolata

Los Alveolata se distinguen por unos pequeños sacos, denominados alvéolos que se localizan justo debajo de las membranas de plasma. Aunque todos los miembros de este linaje son unicelulares, los grupos que aquí se destacan (Ciliata, Dinoflagellata y Apicomplexa) son considerablemente diferentes en su morfología y estilo de vida. Deberías ser capaz de señalar el origen de los alveolos en la **Figura 29.27.**

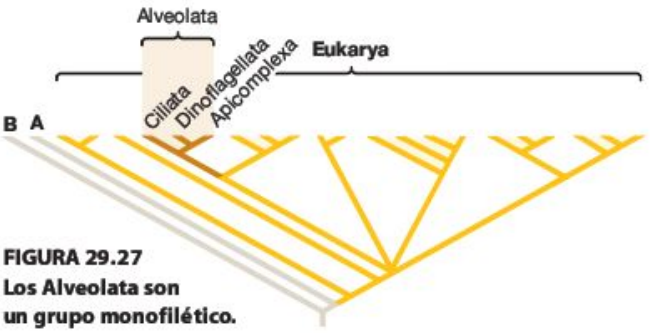


FIGURA 29.27
Los Alveolata son un grupo monofilético.

Alveolata > Apicomplexa

Las 5.000 especies conocidas de Apicomplexa son parasitarias. Las especies del género *Plasmodium* están bien estudiadas porque son las causantes de la malaria en seres humanos y otros vertebrados.

Morfología Las células de apicomplexa tienen un sistema de organelos en un extremo, denominado complejo apical, único en el grupo. El complejo apical permite a los Apicomplexa

(Continúa en la siguiente página)

Alveolata > Apicomplexa *Continuación*

traspasar la membrana de plasma de sus huéspedes. Deberías ser capaz de señalar el origen del complejo apical en la Figura 29.27. Las células tienen un organelo no fotosintético, derivado del cloroplasto, con cuatro membranas, lo que indica que los Apicomplexa descendieron de un ancestro que obtuvo un cloroplasto mediante la endosimbiosis secundaria.

Alimentación y locomoción Todos absorben los nutrientes directamente de su huésped. Carecen de cilios o flagelos, pero algunas especies se pueden desplazar mediante movimiento ameboide.

Reproducción Los Apicomplexa se pueden reproducir sexual o asexualmente. En algunas especies, el ciclo de vida comprende a dos huéspedes distintos, y las células se deben transmitir de un huésped a otro.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Varias especies del género *Plasmodium* infectan a pájaros, reptiles o mamíferos y les provocan malaria. El *Toxoplasma* es un patógeno importante en la gente infectada con HIV (**Figura 29.28**), y los granjeros de pollos calculan unas pérdidas de 600 millones de dólares al año por el control del Apicomplexa *Eimeria*. Se han utilizado Apicomplexa que parasitan insectos para controlar las plagas.

Toxoplasma gondii

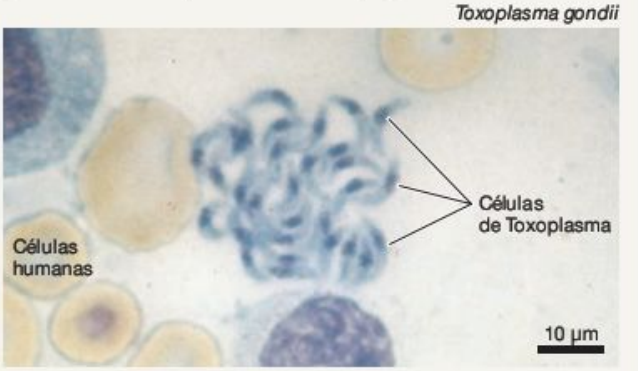


FIGURA 29.28 El *Toxoplasma* provoca infecciones a los pacientes de sida.

Alveolata > Ciliata

Los Ciliata deben su nombre a los cilios que los cubren (**Figura 29.29**). Se conocen cerca de 12.000 especies en hábitats de agua dulce, ambientes marinos y tierras húmedas.

Morfología Las células de ciliata tienen dos núcleos diferentes: un macronúcleo y un micronúcleo. El macronúcleo es poliploide y se transcribe de forma activa. El micronúcleo es diploide y está relacionado solo con la reproducción. Unos pocos ciliata segregan un esqueleto externo. Deberías ser capaz de señalar el origen de la estructura macronúcleo/micronúcleo en la Figura 29.27.

Alimentación y locomoción En función de la especie, los ciliata pueden alimentarse por filtros, ser depredadores, o parásitos. Utilizan los cilios para desplazarse y tienen una boca por donde ingieren la comida.

Reproducción Los ciliata se dividen para producir células hijas de forma asexual. Asimismo experimentan un tipo poco común de reproducción sexual denominado conjugación. Durante la conjugación, dos células se alinean lado con lado y se conectan físicamente. Las células intercambian micronúcleos y estos se fusionan. El núcleo resultante finalmente forma un macronúcleo y un micronúcleo nuevos.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Los ciliata abundan en el plancton marino y son consumidores importantes de plancton. Son comunes en los tractos digestivos de las cabras, ovejas, vacas, y otros rumiantes, donde se alimentan de las plantas y ayudan al animal huésped a digerirlo.

Stylonychia pustulata

FIGURA 29.29 Los Ciliata abundan en el plancton de agua dulce.

Alveolata > Dinoflagellata

La mayoría de las 4.000 especies conocidas de Dinoflagellata habitan en el plancton oceánico, aunque también abundan en el agua dulce. Algunas especies son capaces de conseguir la **bioluminiscencia,** lo que significa que emiten luz por medio de una reacción de enzima catalizada (**Figura 29.30**).

Morfología La mayoría de los Dinoflagellata son unicelulares, aunque algunos viven en agrupaciones de células individuales denominadas colonias. Cada especie tiene una forma distinta mantenida por placas de celulosa dentro de la célula.

(Continúa en la siguiente página)

Alveolata > Dinoflagellata *Continuación*

A diferencia de los cromosomas de otros eucariotas, los cromosomas de los Dinoflagellata están constantemente adheridos al núcleo celular y no contienen histones.

Alimentación y locomoción Cerca de la mitad son fotosintéticos. Algunos viven asociadas a los corales o a las anémonas marinas, pero la mayoría son planctónicas. Otras son predadoras o parasitarias. Los Dinoflagellata se distinguen por la disposición de sus dos flagelos: uno sale de la célula mientras el otro la atraviesa por una ranura (véase Figura 29.20a). Los dos flagelos son perpendiculares entre sí. Las células se desplazan mediante un movimiento giratorio utilizando los flagelos. Deberías ser capaz de señalar el origen de los flagelos orientados en perpendicular en la Figura 29.27.

Reproducción Se dan las dos formas de reproducción. Las células que resultan de la reproducción sexual pueden formar quistes duros. Un quiste es una estructura resistente que puede permanecer latente hasta que mejoren las condiciones medioambientales.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Los Dinoflagellata fotosintéticos son importantes productores primarios de los ecosistemas marinos (solo por detrás de las diatomeas en la cantidad de carbono que fijan al año). Unas pocas especies son responsables de las floraciones algales tóxicas, o mareas rojas (véase Figura 29.4).

Noctiluca scintillans

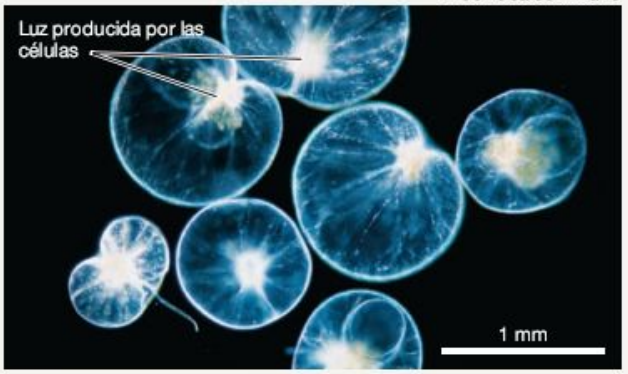


FIGURA 29.30 Algunas especies de Dinoflagellata son bioluminiscentes.

Stramenopila (Heterokonta)

Los Stramenopila se denominan a veces *Heterokonta*, que significa «pelos diferentes». En alguna fase de su ciclo de vida todos los Stramenopila tienen flagelos que están cubiertos con diferentes «pelos» huecos. La estructura de estos flagelos resulta única para los Stramenopila (**Figura 29.31**). Deberías ser capaz de señalar el origen del flagelo piloso en la Figura 29.31. El linaje comprende un gran número de formas unicelulares, aunque las algas marrones son multicelulares y comprenden los organismos marinos más altos del mundo, los quelpos.

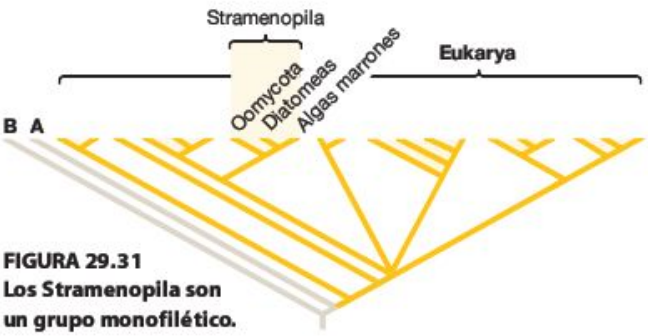


FIGURA 29.31 Los Stramenopila son un grupo monofilético.

Stramenopila > Diatomeas

Las diatomeas son unicelulares o forman cadenas de células. Hasta la fecha se han identificado cerca de 10.000 especies, pero algunos investigadores afirman que existen millones de especies que aún no se han descubierto.

Morfología Las células de diatomea están sustentadas por conchas externas cristalinas y ricas en sílice dispuestas en forma de caja y tapa (**Figura 29.32** y Figura 29.20b). Deberías ser capaz de señalar el origen de la protección cristalina en la Figura 29.31.

Alimentación y locomoción Son fotosintéticas. Solo las células del esperma tienen flagelos y son capaces de realizar un movimiento impulsado. En muchas especies, las células adultas flotan en el agua, aunque las especies que viven en una superficie se deslizan por medio de microtúbulos que salen de sus conchas y se mueven en respuesta a las proteínas motoras.

Reproducción Se dividen mediante mitosis para reproducirse de forma asexual o mediante meiosis para formar gametos que se fusionan para formar un nuevo individuo. Algunas producen esporas (latentes durante condiciones poco favorables).

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico En abundancia, las diatomeas dominan el plancton de las aguas frías ricas en nutrientes. Se encuentran en casi todos los hábitats acuáticos y se consideran los productores de compuestos de carbono. Sus conchas se establecen en acumulaciones masivas que se extraen y se venden como tierra diatomacea, usada en el filtrado y para añadir volumen a ceras, pintura, cosméticos, etc.

Actinoptychus heliopelta

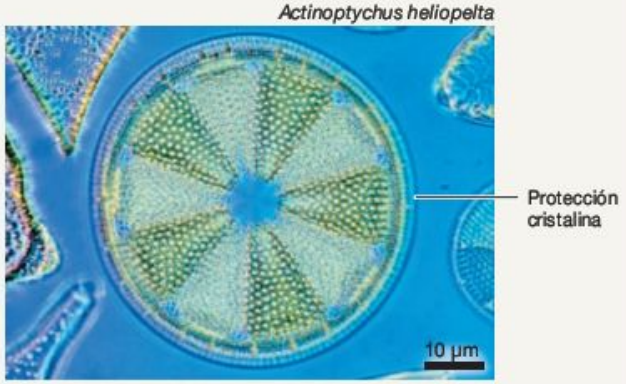


FIGURA 29.32 Los diatomeas tienen conchas cristalinas.

Stramenopila > Oomycota (mohos acuáticos)

Atendiendo a su morfología, se pensaba que los Oomycota eran hongos, y se les dieron nombres como tales, como mildiú o moho acuático. Se distinguen fácilmente de los hongos a nivel de DNA, son principalmente acuáticos, tienen celulosa en lugar de quitina como el hidrato de carbono principal de la pared celular y tienen gametos con flagelos de tipo Stramenopila. Las similitudes morfológicas entre Oomycota y hongos son el resultado de la evolución convergente, dado que los dos grupos se alimentan mediante la absorción de nutrientes de huéspedes vivos o muertos. Deberías ser capaz de señalar el origen del estilo de vida por absorción en los Oomycota de la Figura 29.31.

Morfología Algunos Oomycota son unicelulares y otros forman filamentos largos y ramificados denominados **hifas.** Las especies con hifas a menudo tienen células multinucleares. Las células tienen paredes que contienen celulosa.

Alimentación y locomoción La mayoría de las especies se alimentan de materia orgánica en descomposición localizada en entornos de agua dulce; algunas son parasitarias. Los individuos maduros son sésiles.

Reproducción La mayoría de las especies son diploides durante la mayor parte de su ciclo de vida. En las especies acuáticas, las esporas que se producen mediante reproducción sexual o asexual tienen flagelos y se desplazan para localizar nuevas fuentes de alimentación. En las especies terrestres, las esporas nadan en el agua de lluvia o se dispersan por la acción del viento en condiciones secas. Las esporas se forman en estructuras especiales, como las que se muestran en la **Figura 29.33.**

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Los Oomycota son unos saprofitos de gran importancia en los ecosistemas acuáticos. Junto con determinadas bacterias y arqueas, se encargan de descomponer organismos muertos y de liberar nutrientes para que otras especies los utilicen. Sin embargo, las especies parásitas pueden resultar perjudiciales para los humanos. Un Oomycota fue el organismo que provocó la hambruna de la patata en Irlanda. Un parásito Oomycota estuvo a punto de acabar con la producción vinícola francesa de la década de 1870, y otras especies son responsables de las epidemias de los árboles, entre las que se incluyen el marchitamiento de las ramas de los robles de Europa y el oeste de EE.UU., y los eucaliptos de Australia.

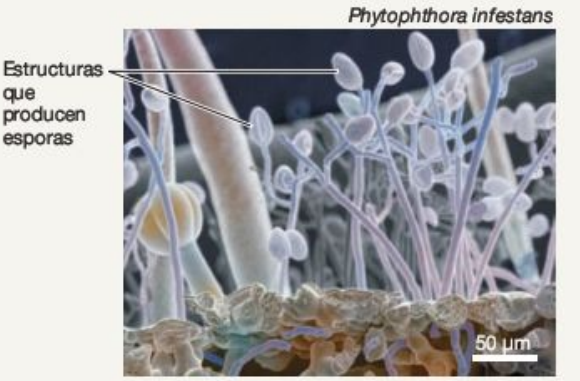


FIGURA 29.33 La *Phytophthora infestans* infecta las patatas.

Stramenopila > Phaeophyta (algas marrones)

El color de las algas marrones se debe a su conjunto único de pigmentos fotosintéticos. Se han identificado más de 1.500 especies, la mayoría de las cuales vive en hábitats marinos.

Morfología Las paredes de las células de Phaeophyta contienen celulosa además de otros polímeros complejos. Las algas marrones son únicas entre los protistas, dado que todas las especies son multicelulares. El organismo normalmente se compone de hojas, un tallo, y una base a modo de raíz que adhiere el individuo a un sustrato (**Figura 29.34**). Deberías ser capaz de señalar el origen de la multicelularidad de los pigmentos fotosintéticos de las algas marrones en la Figura 29.31.

Alimentación y locomoción Las algas marrones son fotosintéticas y **sésiles** (esto es, fijadas de forma permanente a un sustrato), aunque las células reproductoras puedan tener flagelos y moverse.

Reproducción La reproducción sexual se realiza mediante la producción de gametos nadadores, que se fusionan para constituir un zigoto. La mayoría de las especies muestran alternancia de generaciones. Según la especie, las fases gametofito y esporofito pueden resultar semejantes o diferentes.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico En muchas zonas costeras las algas marrones forman bosques o praderas, que son importantes hábitats para una gran variedad de animales. En el mar de los Sargazos, a poca distancia de Bermuda, las algas marrones flotantes forman balsas que albergan una gran cantidad de especies animales. El compuesto *algin* se purifica de los quelpos y se utiliza en la fabricación de cosméticos y pintura.

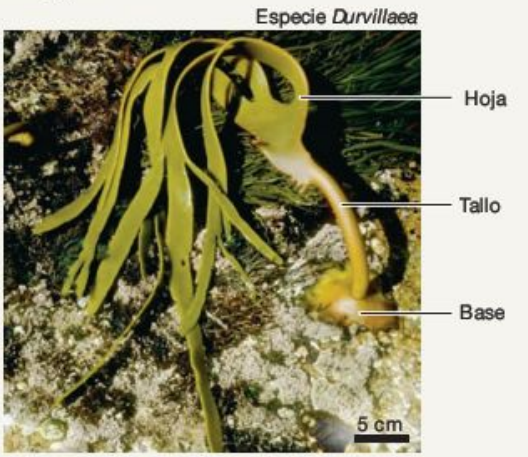


FIGURA 29.34 Muchas algas marrones tienen una base, un tallo y hojas.

Rhizaria

Las Rhizaria son amebas unicelulares que carecen de paredes celulares, aunque algunas especies producen cubiertas elaboradas parecidas a las conchas. Se desplazan por movimiento ameboide y producen pseudópodos largos y finos. Se han identificado y nombrado más de once subgrupos principales, entre los que se incluyen los organismos planctónicos denominados actinópodos, que sintetizan esqueletos cristalinos y ricos en silicona; y los Chlorarachniophytes, que obtuvieron un cloroplasto a través de la endosimbiosis secundaria y son fotosintéticos. El grupo más estudiado y abundante es el de los foraminíferos (**Figura 29.35**). Deberías ser capaz de señalar el origen de la forma ameboide en la Figura 29.35.

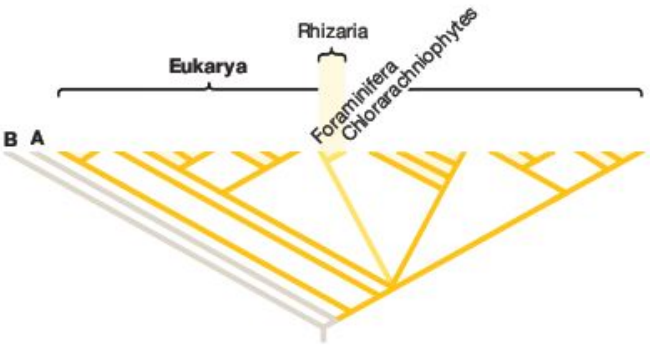


FIGURA 29.35 Rhizaria es un grupo monofilético.

Rhizaria > Foraminifera

El nombre de los Foraminifera, o foraminíferos, proviene de la voz latina *foramen*, que significa «agujero». Los foraminíferos producen conchas que tienen agujeros por los que salen los pseudópodos (**Figura 29.36**; véase Figura 29.13c para una concha muerta en la que se pueden ver los agujeros). Deberías ser capaz de señalar el origen de las conchas duras en la Figura 29.35. Las conchas fósiles de los Foraminifera abundan en los sedimentos marinos (existe un registro continuo de foraminíferos fósiles que se remonta a hace 530 millones de años). Aunque son abundantes en el plancton marino, así como en los hábitats del fondo, se conoce poco sobre sus características biológicas.

Morfología Las células de Foraminifera normalmente tienen varios núcleos. Las conchas de foraminíferos se componen normalmente de materia orgánica endurecida con carbonato de calcio ($CaCO_3$), y la mayoría de las especies tienen varias cámaras. Se conoce un fósil de una especie de 12 cm de largo, pero la mayoría de las especies son mucho más pequeñas. El tamaño y la forma de las conchas son características que distinguen a las especies de foraminíferos de otras especies.

Alimentación y locomoción Al igual que otros Rhizaria, los foraminíferos se alimentan extendiendo sus pseudópodos y usándolos para capturar y envolver células bacterianas y arqueales o trozos de desechos orgánicos, los cuales se digieren mediante las vacuolas. Algunas especies tienen algas simbióticas que realizan la fotosíntesis y aportan azúcares a su huésped. Los foraminíferos simplemente flotan en el agua.

Reproducción La reproducción asexual tiene lugar mediante mitosis. Cuando se produce la meiosis, los gametos resultantes se liberan al agua libre, donde las parejas se fusionan y forman un nuevo individuo.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Las conchas de formaminíferos muertos suelen dejar grandes depósitos de sedimentos cuando se establecen fuera del agua, lo que produce capas que terminan solidificándose en forma de tiza, piedra caliza o mármol. Los geólogos utilizan la presencia de determinados foraminíferos para calcular la edad de las rocas, en especial durante las exploraciones petrolíferas.

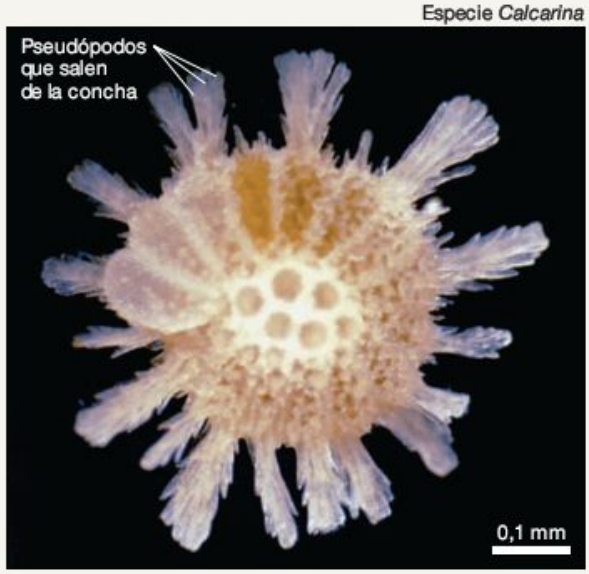


FIGURA 29.36 Los foraminíferos son amebas con concha.

Plantae

Los biólogos están comenzando a utilizar el nombre **Plantae** para referirse al grupo monofilético que incluye las algas rojas, las algas verdes, las plantas terrestres y los glaucófitos (**Figura 29.37**). Todos estos linajes descienden de un ancestro común que deglutó una cianobacteria, comenzando con la endosimbiosis que condujo a la evolución del cloroplasto (su característica morfológica distintiva). Esta endosimbiosis inicial ocurrió probablemente en un ancestro de los actuales glaucófitos. Para corroborar esta hipótesis los biólogos señalan varias similitudes importantes entre células cianobacterianas y los cloroplastos que se encuentran en los glaucófitos. Los dos tienen paredes celulares que contienen peptidoglicano y que pueden verse perjudicadas por moléculas denominadas lisozima y penicilina. Asimismo el cloroplasto de los glaucófitos tiene una membrana fuera de su pared que se asemeja a la membrana de las bacterias gramnegativas (véase Capítulo 28). De acuerdo a estas observaciones, los análisis filogenéticos de

los datos de secuencia del DNA sitúan a los glaucófitos como el grupo más basal de las Plantae. Deberías ser capaz de señalar el origen del cloroplasto de las plantas en la Figura 29.37.

Los glaucófitos son unicelulares o coloniales. Viven en el plancton o adheridos a sustratos de entornos de agua dulce (especialmente en pantanos y ciénagas). Algunas especies de glaucófitos tienen flagelos o producen esporas flageladas, pero la reproducción sexual no se ha observado nunca en el grupo. Los cloroplastos de los glaucófitos tienen un color azul verdoso brillante. En el Capítulo 30 se presentan las algas verdes y las plantas terrestres; aquí solo trataremos en detalle las algas rojas.

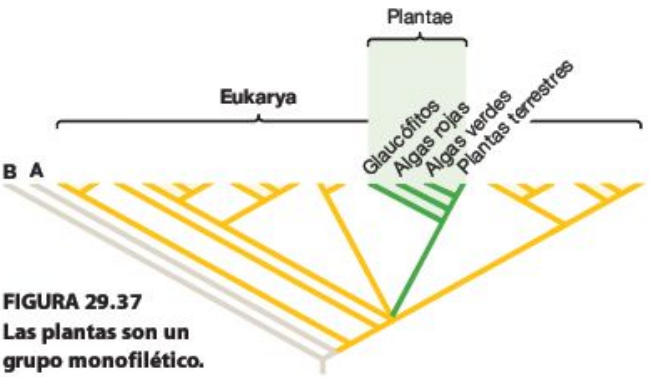


FIGURA 29.37 Las plantas son un grupo monofilético.

Plantae > Rhodophyta (Algas rojas)

Las 6.000 especies de algas rojas viven principalmente en hábitats marinos. Una especie vive a más de 200 metros de profundidad; otra es el único eucariota capaz de vivir en fuentes termales ácidas. Aunque su color varía, muchas especies son rojas porque sus cloroplastos contienen ficoeritrina, un pigmento accesorio que absorbe con fuerza las partes azules y verdes del espectro visible. Dado que la luz azul penetra el agua mejor que otras longitudes de onda, las algas rojas son capaces de vivir a una profundidad considerable en los océanos. Deberías ser capaz de señalar el origen de los pigmentos fotosintéticos de las algas rojas en la Figura 29.37.

Morfología Las células de las algas rojas tienen paredes que están compuestas por celulosa y otros polímeros. La mayoría de las especies son multicelulares, aunque hay algunas unicelulares. Muchas de las especies multicelulares tienen filamentos, pero otras crecen como cortezas delgadas y duras en rocas o corales (**Figura 29.38**). Algunas especies tienen estructuras erguidas semejantes a las hojas denominadas talos. Algunas especies tienen células con muchos núcleos.

Alimentación y locomoción La gran mayoría de las algas rojas son fotosintéticas, aunque se han identificado unas pocas especies parasitarias. Las algas rojas son el único tipo de algas que carece de flagelos.

Reproducción La reproducción asexual se produce mediante mitosis por producción de esporas. La alternancia de generaciones es común, pero los tipos de ciclos de vida que se observan en las algas rojas con muy variables.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico En las barreras, algunas algas rojas forman cortezas de carbonato cálcico. Contribuyen a la construcción y estabilización de la estructura de las barreras. El cultivo de *Porphyra* (o nori) para el sushi y otros alimentos supone millones de dólares para las industrias alimentarias del Sudeste asiático.

Especie *Lithothamnion*

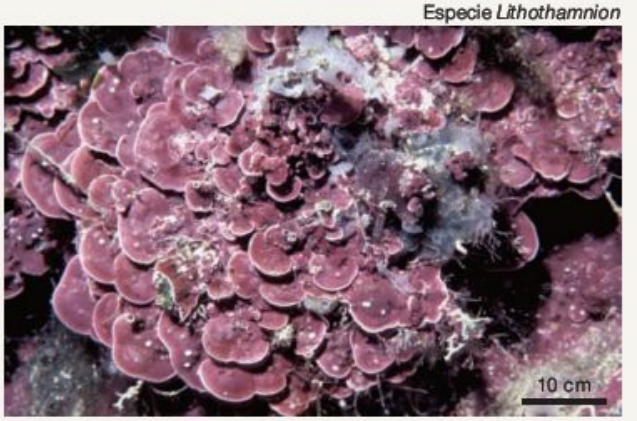


FIGURA 29.38 Las algas rojas adoptan una gran variedad de formas.

Amoebozoa

Las especies de Amoebozoa carecen de paredes celulares y toman alimentos mediante deglución. Se desplazan por movimiento ameboide y producen pseudópodos grandes con forma de lóbulo. Los subgrupos principales del linaje son los lobose amoebae, los mohos mucilaginosos celulares y los mohos mucilaginosos plasmodiales (**Figura 29.39**). Deberías ser capaz de señalar el origen de la forma ameboide de la Figura 29.39 y explicar si evolucionó de forma independiente de la forma ameboide de la Rhizaria. El moho mucilaginoso celular *Dictyostelium discoideum* se trató en detalle en el Cuadro 29.2. Las amebas abundan en hábitats de agua dulce y en tierras húmedas; algunas son parásitas de los hombres y otros animales. Encontraremos más detalles en los mohos mucilaginosos plasmodiales.

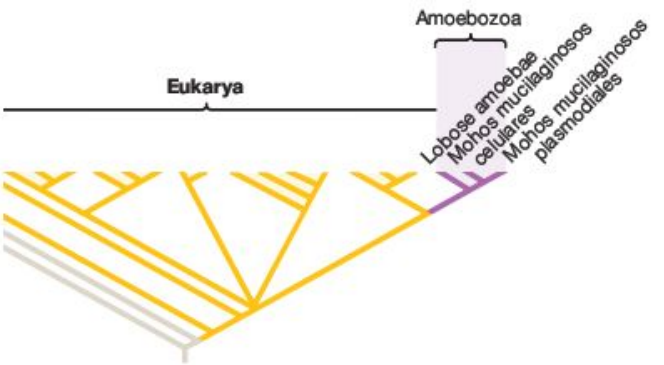


FIGURA 29.39 Los amebozoides son un grupo monofilético.

Amoebozoa > Myxogastrida (Mohos mucilaginosos plasmodiales)

Los mohos mucilaginosos plasmodiales deben su nombre a que sus individuos formen una estructura grande en forma de red que se compone de una única célula que contiene muchos núcleos diploides (**Figura 29.40**). Al igual que los Oomycota, los mohos mucilaginosos plasmodiales se consideraron hongos al principio sobre la base de su similitud morfológica general (véase el Capítulo 31).

Morfología La enorme «supercélula», con muchos núcleos, se encuentra prácticamente solo en los mohos mucilaginosos plasmodiales, dentro de los protistas. Deberías ser capaz de señalar el origen de la supercélula en la Figura 29.39.

Alimentación y locomoción Las células de Myxogastrida se alimentan de vegetación en descomposición y se desplazan mediante movimiento ameboide.

Reproducción Cuando los alimentos escasean, parte de la ameba forma un tallo con una estructura semejante a una bola en la parte de arriba en la que los núcleos experimentan meiosis y forman esporas. Después las esporas se dispersan a nuevos hábitats mediante la acción del viento o de animales pequeños. Después de que las esporas germinan para formar amebas, dos amebas se fusionan para formar una célula diploide que comienza a alimentarse y finalmente se transforma en una supercélula.

Impacto en los seres humanos e impacto ecológico Al igual que los mohos mucilaginosos celulares, los mohos mucilaginosos plasmodiales son descomponedores importantes de los bosques. Ayudan a descomponer las hojas, ramas, y otras partes de las plantas muertas, liberando nutrientes que pueden utilizar ellos y otros organismos.

FIGURA 29.40 Los mohos mucilaginosos plasmodiales son importantes descomponedores de los bosques.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los protistas son una agrupación parafilética que incluye todos los eucariotas excepto las plantas verdes, los hongos y los animales. Los biólogos estudian los protistas para conocer la evolución de los eucariotas, ya que son importantes en los ecosistemas marinos de agua dulce y en el calentamiento global, y porque algunas especies provocan enfermedades debilitantes en los seres humanos y otros organismos.

Los protistas están a menudo presentes en el plancton marino y de agua dulce, y en otros hábitats. Por tanto, los protistas proporcionan alimentos para muchos organismos de los ecosistemas acuáticos y fijan tanto carbono que tienen un gran impacto en las reservas mundiales de carbono. Los protistas que producen toxinas que crecen hasta densidades altas provocan floraciones algales tóxicas. Los protistas parasitarios son la causa de varias enfermedades del hombre, entre las que se incluye la malaria.

Deberías ser capaz de citar los términos que los biólogos sustituirían por *protistas* si solo se nombraran grupos monofiléticos.

Los protistas son morfológicamente diversos. Varían en los tipos de organelos que contienen; pueden ser unicelulares o multicelulares, y pueden tener una pared celular u otra cobertura externa, o ninguna cobertura.

Hay varias características morfológicas comunes para todos o casi todos los eucariotas, entre las que se incluyen el núcleo, el sistema de endomembrana, el citoesqueleto y el flagelo. Además de estas características comunes, muchos aspectos de la morfología y estilo de vida son extremadamente variables entre los linajes de protistas. Entre los protistas se encuentran muchos organismos unicelulares así como mohos mucilaginosos multicelulares, algas rojas y algas marrones. La multicelularidad y las estructuras que proporcionan soporte o protección han evolucionado en muchos grupos diferentes de protistas de forma independiente.

Los eucariotas también contienen mitocondrias o tienen genes que indican que sus ancestros contuvieron una vez mitocondrias. Varios tipos de datos corroboran la hipótesis de que las mitocondrias se originaron como bacterias endosimbióticas. Se cree que la simbiosis tuvo éxito porque la bacteria endosimbiótica le proporcionó a su huésped cantidades de ATP mayores de las que podría producir por sí mismo, mientras que el huésped le proporcionó a la bacteria compuestos de carbono y protección. De igual manera, el tamaño del cloroplasto, la estructura del DNA, los ribosomas, la membrana doble y las relaciones evolutivas sustentan la hipótesis de que este organelo se originó como una cianobacteria endosimbiótica. Una vez se hubo producido la endosimbiosis primaria,

los cloroplastos pasaron a otros linajes de protistas mediante la endosimbiosis secundaria.

Deberías ser capaz de hacer un dibujo que muestre cómo la simbiosis primaria daría como resultado un organelo de dos membranas con genes estrechamente relacionados con las bacterias y cómo la endosimbiosis secundaria daría como resultado un organelo con cuatro membranas que contuviese genes que estén estrechamente relacionados con las bacterias.

Los protistas consiguen alimentos de gran variedad de formas. Muchas especies son fotosintéticas, otras obtienen compuestos de carbono mediante la ingesta de alimentos o son parásitos de otros organismos.

Los protistas muestran estilos de vida predatorios, parasitarios, o fotosintéticos, los cuales evolucionaron en muchos grupos de forma independiente. La evolución de la alimentación por ingestión resultó importante por dos motivos: (1) permitió a los eucariotas obtener recursos de una nueva manera alimentándose de bacterias, arqueas y otros eucariotas; e (2) hizo posible la endosimbiosis y la evolución de mitocondrias y cloroplastos.

Deberías ser capaz de proponer una hipótesis que explique la gran diversidad de pigmentos fotosintéticos que se observan entre los protistas.

Los protistas se reproducen de una gran variedad de formas. La reproducción sexual evolucionó en los protistas, y muchas especies de protistas se pueden reproducir tanto sexual como asexualmente.

Los protistas experimentan la división celular en función de la mitosis y se reproducen de forma asexual. Asimismo muchos protistas experimentan meiosis y reproducción sexual en alguna fase de su ciclo de vida. La alternancia de generaciones resulta común en especies multicelulares, lo que significa que existen formas haploides y diploides diferentes de las mismas especies. Cuando se produce la alternancia de generaciones, los gametofitos haploides producen gametos por mitosis; los esporofitos diploides producen esporas por meiosis.

Deberías ser capaz de explicar cómo se distingue un esporofito de un gametofito, y cómo se distingue una espora de un zigoto.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Alternation of Generations in a Protist

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Por qué se considera a los protistas parafiléticos?
   a. Comprenden muchas formas extintas, entre las que se incluyen linajes que ya no tienen representes vivos.
   b. Comprenden algunos, pero no todos los descendientes del ancestro común más reciente.
   c. Representan a todos los descendientes de un único ancestro común.
   d. No todos los protistas tienen todas las sinapomorfias, tales como el núcleo, que definen Eukarya.
2. ¿Qué material no utilizan los protistas para fabricar cubiertas exteriores duras?
   a. Celulosa.
   b. Lignina.
   c. Compuestos de tipo cristalino con contenido de sílice.
   d. Compuestos de tipo mineral como el carbonato de calcio ($CaCO_3$).
3. ¿De dónde resulta el movimiento ameboide?
   a. Interacciones entre actina, miosina y ATP.
   b. Golpes coordinados de los cilios.
   c. Latigazos de los flagelos.
   d. La acción del huso mitótico, semejante a lo que ocurre durante la mitosis y la meiosis.
4. Según la teoría de la endosimbiosis, ¿qué tipo de organismo es el ancestro original del cloroplasto?
   a. Una arquea fotosintética.
   b. Una cianobacteria.
   c. Un eucariota primitivo fotosintético, semejante a un alga.
   d. Una mitocondria modificada.
5. La multicelularidad está definida en parte por la presencia de tipos de células distintivos. A nivel celular, ¿qué implica este criterio?
   a. Las células individuales deben ser muy grandes.
   b. El organismo debe ser capaz de reproducirse sexualmente.
   c. Las células deben ser capaces de moverse.
   d. Los distintos tipos de células expresan genes diferentes.
6. ¿Por qué los protistas son una parte importante del ciclo de carbono global y las cadenas de alimentos marinas?
   a. Tienen una gran diversidad de especies.
   b. Son abundantes en número.
   c. Tienen la capacidad de ser parásitos de los humanos.
   d. Tienen la capacidad de experimentar meiosis.

Respuestas: 1. b; 2. b; 3. a; 4. b; 5. d; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Cuál es el vínculo entre la evolución del gran tamaño de las células de los protistas y la evolución de la alimentación por ingestión? ¿Por qué se requieren un citoesqueleto avanzado y la ausencia de pared celular para los modos de alimentación por ingestión? ¿En qué sentido está relacionado con la adquisición de mitocondrias y cloroplastos mediante endosimbiosis?
2. ¿La evolución de estructuras originales para el soporte y la protección es una sinapomorfia que identifica los eucariotas como un grupo monofilético? Explica por qué.
3. ¿Cuál es la relación entre la meiosis y la alternancia de generaciones? ¿Por qué no se produce la alternancia de generaciones en especies unicelulares?
4. Cita los pasos de la teoría de la endosimbiosis para el origen de la mitocondria. ¿Qué le proporcionó cada parte a la otra y qué recibió cada una a cambio? Responde las mismas preguntas para el cloroplasto.
5. ¿Por qué se consideró el hallazgo de una estrecha relación entre el DNA mitocondrial y bacteriano como una prueba especialmente consistente a favor de la teoría de la endosimbiosis? ¿Qué prueba sugiere que algunos protistas adquirieron cloroplastos mediante la endosimbiosis secundaria?
6. El texto afirma que la historia evolutiva de los protistas se puede entender como una serie de innovaciones que dieron lugar a nuevos linajes o desencadenaron la diversificación de los linajes existentes. Da un ejemplo que corrobore esta idea.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Teniendo en cuenta que:
   - Todos los eucariotas vivos tienen mitocondrias o pruebas en sus genomas de que una vez tuvieron esos organelos. Por tanto, parece que los eucariotas adquirieron las mitocondrias muy temprano en su historia.
   - Las primeras células eucarióticas del historial fósil son correlativas a la primera aparición de rocas formadas en un océano y una atmósfera ricas en oxígeno.

   ¿Cómo se relacionan estas observaciones? (Pista: antes de responder, echa un vistazo al Capítulo 9 y recuerda lo que ocurre en una mitocondria).
2. Teniendo en cuenta que:
   - El *Plasmodium* tiene un organelo inusual denominado apicoplasto. Las últimas investigaciones han mostrado que los apicoplastos derivan de los cloroplastos por medio de la endosimbiosis secundaria y tienen un gran número de genes codificados por el DNA del cloroplasto.
   - El glifosato es uno de los herbicidas más utilizados. Envenena las enzimas codificadas por un gen en el DNA de los cloroplastos.
   - Los biólogos están probando la hipótesis de que el glifosato podría utilizarse como un medicamento contra la malaria en los seres humanos.

   ¿Cuál es la relación entre estas observaciones?
3. Supón que una amiga te dice que no necesitamos preocuparnos por el calentamiento global. Su argumento consiste en que el aumento de las temperaturas harán que crezcan más rápido las algas planctónicas y que el dióxido de carbono (CO_2) se eliminará de la atmósfera a un ritmo más rápido. Según ella, este carbono quedará enterrado en el fondo del océano en conchas de carbonato de calcio. Por consiguiente, la cantidad de dióxido de carbono de la atmósfera se reducirá y el calentamiento global se aminorará. Coméntalo.
4. Los biólogos están comenzando a distinguir entre «árboles de especies» y «árboles de genes». Un *árbol de especies* es una filogenia que describe la historia evolutiva actual de un linaje. Por el contrario, un *árbol de genes* describe la historia evolutiva de un gen determinado, como por ejemplo un gen necesario para la síntesis de la clorofila *a*. En algunos casos, los árboles de especies y los árboles de genes no concuerdan entre sí. Por ejemplo, el árbol de especies de las algas verdes indica que sus parientes más cercanos son los protistas y las plantas, mientras que el árbol de genes basado en la clorofila *a* de las algas verdes sugiere que el pariente más cercano de este gen es una bacteria, no un protista. ¿Qué ocurre? ¿Por qué existen este tipo de conflictos?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

30 Plantas verdes

CONCEPTOS CLAVE

- Las plantas verdes engloban a las algas verdes y las plantas terrestres. Las algas verdes son una fuente importante de oxígeno y proporcionan alimentos a los organismos acuáticos; las plantas terrestres hacen que la tierra y el agua estén en su lugar, construyen la tierra, moderan las temperaturas y los vientos extremos, y proporcionan alimentos a otros organismos.
- Las plantas terrestres fueron los primeros organismos multicelulares que pudieron vivir con la mayoría de sus tejidos expuestos al aire. Un conjunto de adaptaciones clave les permitió sobrevivir en la tierra. Si hablamos de la masa total, las plantas dominan los lugares terrestres de hoy en día.
- Una vez que las plantas pudieron crecer en la tierra, una secuencia de cambios evolutivos importantes hizo posible que se pudiesen reproducir de forma efectiva, incluso en entornos extremadamente secos.

El musgo es común en entornos húmedos y comparte muchas similitudes con las primeras plantas terrestres. Según los datos examinados en este capítulo, las primeras plantas terrestres evolucionaron de las algas verdes que vivían en estanques, ríos y otros hábitats de agua dulce.

Si hablamos de la masa total y de su importancia para otros organismos, las **plantas verdes** dominan los hábitats terrestres y de agua dulce. Cuando paseas por un bosque o pradera, estás rodeado de plantas verdes. Si miras el agua de un estanque o de un lago con un microscopio, verás que las plantas verdes están por todos lados.

Las plantas verdes constan de dos grandes tipos de organismos: las algas verdes y las plantas terrestres. Las algas verdes son importantes organismos fotosintéticos de hábitats acuáticos, particularmente lagos, estanques y otros lugares de agua dulce, mientras que las plantas terrestres son los fotosintéticos principales de entornos terrestres.

Aunque las algas verdes se han considerado tradicionalmente como protistas, resulta lógico estudiarlas junto con las plantas terrestres por dos razones: (1) son el pariente vivo más cercano de las plantas terrestres y forman un grupo monofilético con ellas, y (2) la transición de la vida acuática a la terrestre tiene lugar cuando las plantas terrestres evolucionan de las algas verdes.

Las plantas terrestres fueron los primeros organismos que pudieron desarrollarse con sus tejidos completamente expuestos al aire en lugar de estar parcial o completamente sumergidos. Cuando evolucionaron, los organismos multicelulares empezaron a ocupar hábitats terrestres secos que habían estado muy desprovistos de vida durante 3.000 millones de años. Las plantas terrestres han hecho que la Tierra sea verde. De acuerdo con los registros fósiles, las plantas colonizaron la tierra junto con los hongos que crecieron en mutua asociación beneficiosa. Los hongos crecieron por debajo del suelo y ayudaron a suministrar nutrientes a las plantas terrestres desde la tierra; a cambio, las plantas le dieron a los hongos azúcares y otros productos de la fotosíntesis. No mucho después de que los hongos y las plantas terrestres empezasen a diversificarse, los animales también lograron la hazaña de moverse desde

hábitats acuáticos a terrestres. Sin embargo, los animales pudieron realizar esto solo porque las plantas estaban allí antes y les suministraban alimento. Asociaciones cercanas entre los hongos y las plantas terrestres continúan hoy en día y están detalladas en el Capítulo 31; la importancia de las plantas para los humanos y para otros animales es un tema de gran relevancia en este capítulo.

Antes de que las plantas terrestres evolucionasen, es probable que la única vida que había en los continentes fuese la de bacterias, arqueas y protistas de una sola célula que crecieron en tierras húmedas. Al colonizar los continentes, las plantas transformaron la naturaleza de la vida en la Tierra. Según dijo Karl Niklas, el movimiento de las plantas verdes desde el agua hasta la tierra se considera «uno de los acontecimientos de adaptación más importantes en la historia de la vida». Fueros los primeros organismos multicelulares de la tierra. Veamos por qué tantos biólogos han dedicado sus vidas a estudiar las plantas, y después a analizar cómo estos organismos hicieron la transición trascendental de la vida en la tierra.

30.1 ¿Por qué estudian los biólogos las plantas verdes?

Los biólogos estudian las plantas porque los seres humanos no podrían vivir sin ellas y porque son fascinantes. Junto con otros animales y hongos, los seres humanos dependen casi totalmente de las plantas para comer y para otras necesidades de la vida como para obtener oxígeno, combustible, materiales de construcción y fibras que se utilizan para hacer ropa, papel, cuerdas y cestas. No obstante, dependemos también de las plantas terrestres por importantes valores intangibles, como por ejemplo la importancia de la estética en la arquitectura paisajística y en los ramos de flores. Para destacar esto último, tengamos en cuenta que la venta de flores cortadas genera, solo en los EE.UU., 1.000 millones de dólares al año.

Basándonos en estas observaciones, no es de sorprender que la agricultura, la silvicultura y la horticultura estén entre los esfuerzos más importantes apoyados por la ciencia de la biología. Decenas de miles de biólogos se dedican a la investigación con el fin de aumentar la productividad de las plantas y crear nuevas formas de utilizarlas en beneficio de los seres humanos. Los programas de investigación también se centran en dos tipos de plantas terrestres que causan problemas a las personas: las hierbas que disminuyen la productividad de plantas de cultivo y especies recién introducidas que invaden, y más tarde degradan, áreas naturales.

Las plantas proporcionan servicios al ecosistema

Un **ecosistema** está formado por todos los organismos de un área en particular, junto con componentes físicos del entorno como la atmósfera, las precipitaciones, el agua superficial, la luz solar, la tierra y los nutrientes. Se dice que las plantas proporcionan **servicios al ecosistema,** ya que se añaden a la calidad de la atmósfera, del agua de la superficie, a la tierra, y a otros componentes físicos de un ecosistema. Dicho de otro modo, las plantas alteran el paisaje beneficiando a otros organismos:

- *Las plantas producen oxígeno.* Recuerda del Capítulo 10 que las plantas realizan la producción de oxígeno y la fotosíntesis. En este proceso, los electrones que están eliminados de las moléculas del agua se utilizan para reducir el dióxido de carbono y producir azúcares. En el proceso de quitar electrones del agua, las plantas liberan moléculas de oxígeno (O_2) como un subproducto. Como señaló el Capítulo 28, la fotosíntesis oxigénica evolucionó en cianobacterias y fue la responsable del origen de una atmósfera con mucho oxígeno. El éxito evolutivo de las plantas continuó esta tendencia ya que las plantas añaden grandes cantidades de oxígeno a la atmósfera. Sin las plantas verdes, los seres humanos y otros animales terrestres estarían en peligro de ahogarse por falta de oxígeno.
- *Las plantas fortalecen la tierra.* Las hojas, las raíces y los tallos que no han servido de alimento se caen vivos al suelo y proporcionan comida a los gusanos, hongos, bacterias, arqueas, protistas y otros saprofitos terrestres. Estos organismos añaden materias orgánicas a la tierra que aumentan la estructura terrestre y la capacidad de esta para contener nutrientes y agua.
- *Las plantas mantienen la tierra.* La gran red de raíces finas producidas por árboles, hierbas, y otras plantas terrestres ayuda a mantener las partículas de la tierra en su lugar. Al recoger nutrientes de la tierra, las plantas evitan que estos se vuelen o se arrastren. Cuando las áreas no tienen vegetación debido al pastoreo, la agricultura, la explotación forestal o la creación de zonas residenciales, se pierden grandes cantidades de tierra y nutrientes por la erosión del viento y el agua (**Figura 30.1**).

(a) Erosión del viento.

(b) Erosión del agua.

FIGURA 30.1 Las plantas mantienen el agua en el sitio.

- *Las plantas contienen agua.* Los tejidos de las plantas recogen y retienen agua. Bosques, praderas y pantanos intactos también evitan que se escape rápidamente la lluvia de los paisajes por varias razones: las hojas de las plantas suavizan el impacto físico de las precipitaciones en la tierra; las raíces de las plantas mantienen partículas de la tierra en su lugar durante las tormentas; y la materia orgánica de las plantas fortalece la capacidad de la tierra para contener el agua. Cuando la tierra está deforestada, los arroyos son más propensos a inundarse y las aguas subterráneas no se repone de forma eficiente. Es normal observar arroyos inundándose continuamente y después secándose por completo cuando la zona que los rodea está deforestada.
- *Las plantas moderan el clima local.* Al dar sombra, las plantas reducen las temperaturas del terreno por debajo de ellas y aumentan la humedad relativa. Reducen también el impacto de los vientos que secan los paisajes o los enfrían. Cuando se eliminan las plantas de los paisajes para construir granjas o zonas residenciales, los hábitats se hacen más secos y sufren cambios de temperatura más extremos.

Sin embargo, puede que el servicio más importante que prestan las plantas a los ecosistemas involucre a loss nutrientes. Las plantas terrestres son los productores primarios dominantes en los ecosistemas terrestres. (Como indicaba el Capítulo 29, los productores primarios convierten la energía en luz solar dentro de la energía química). Los azúcares y aceites que producen las plantas terrestres con la fotosíntesis proporcionan la base de la cadena alimenticia en la gran mayoría de los hábitats terrestres. Como muestra la **Figura 30.2,** los **herbívoros,** que comen plantas, se clasifican según su forma desde los insectos hasta los elefantes. Estos consumidores son el alimento de los **carnívoros,** que se clasifican por su forma desde la araña más diminuta hasta el oso polar. Los seres humanos son un ejemplo de **omnívoros,** organismos que comen tanto plantas como animales. Los omnívoros se alimentan en diferentes niveles según la cadena alimenticia terrestre. Por ejemplo,consumen plantas, herbívoros como el pollo y el ganado, y carnívoros como el salmón o el atún.

FIGURA 30.2 Las plantas son la base de las cadenas alimenticias en entornos terrestres. Prácticamente cada organismo que vive en la tierra depende de plantas para alimentarse, tanto directa como indirectamente.

EJERCICIO Etiqueta los niveles en la cadena alimenticia de los que se alimentan los humanos.

Por último, al igual que los protistas y las bacterias fotosintéticas son la clave principal del ciclo del carbón oceánico, las plantas verdes son la clave del ciclo del carbón continental. Las plantas toman el CO_2 de la atmósfera y lo reducen al hacer azúcares. Aunque tanto las algas verdes como las plantas terrestres también producen una gran cantidad de CO_2 como resultado de la respiración celular, fijan mucho más CO_2 del que liberan. La pérdida de praderas y bosques con muchas plantas, debido a incendios, explotaciones forestales o creación de zonas residenciales, ha contribuido al aumento de concentraciones de CO_2 en la atmósfera. Los altos niveles de dióxido de carbono son los responsables del rápido calentamiento global (véase Capítulo 54).

Las plantas proveen alimento, combustible, fibra, material de construcción y medicinas

Resulta difícil exagerar la importancia de las investigaciones sobre las plantas para el bienestar de las sociedades humanas. Las plantas constituyen nuestras reservas de alimentos así como un importante porcentaje de combustible, fibras, materiales de construcción y medicinas.

- La investigación agrícola comenzó con la domesticación inicial de las plantas de cultivo, que surgió de forma independiente en diferentes sitios del mundo hace entre 10.000 y 2.000 años. Nuestros antepasados cambiaron de forma gradual las características de varias especies salvajes a través de una selección activa continua de individuos cuyas semillas, hojas o tallos eran más nutritivos (**Figura 30.3a**). Este proceso se llama **selección artificial** y continúa hoy en día (véase Capítulo 1). Por ejemplo, durante los últimos 100 años la selección artificial ha sido responsable de los aumentos drásticos en el contenido de aceite de los granos de cereales (**Figura 30.3b**). (El aceite de los cereales sirve como aceite para cocinar y se utiliza en muchos otros productos). El Capítulo 20 destacó un enfoque actual en las investigaciones agrícolas: la mejora de la variedad de cereales gracias a la ingeniería genética.
- Durante quizá 100.000 años, la quema de madera fue la principal fuente de la energía utilizada por todos los seres humanos. Como muestra la **Figura 30.4a,** la madera ha sido reemplazada en los países industrializados por otras fuentes de energía. El primer combustible que reemplazó a la madera ha sido en muchos casos el carbón, el cual se forma a partir de materia vegetal parcialmente descompuesta que se ha compactado con el tiempo por sedimentos y se ha endurecido en forma de roca (**Figura 30.4b**). Esto

(a) Las plantas fueron domesticadas en diversos lugares.

(b) LA SELECCIÓN ARTIFICIAL CAMBIA LOS RASGOS DE LAS ESPECIES DOMÉSTICAS.

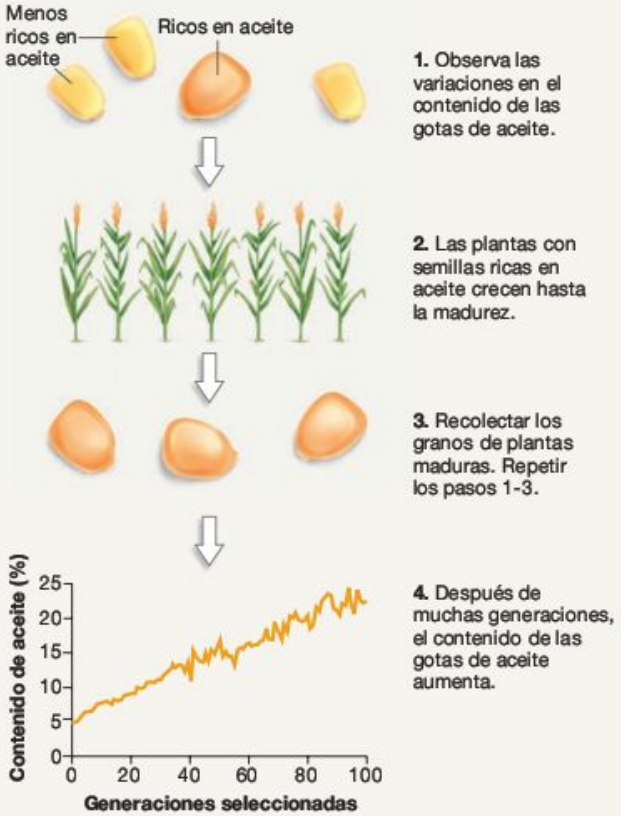
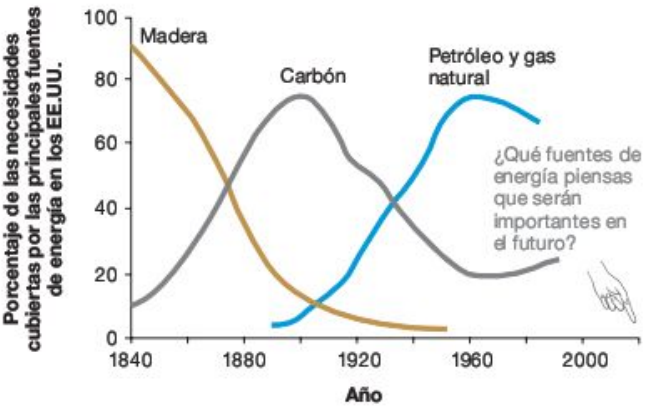


FIGURA 30.3 Los cereales derivan de especies salvajes a través de la selección natural. (a) Las plantas de cultivo han surgido en prácticamente todos los continentes, incluyendo el mijo de África, el trigo y la cebada de Oriente Próximo, y el arroz y la semilla de soja del este de Asia. **(b)** La selección artificial puede dar lugar a cambios drásticos en las características de las plantas.

(a) Combustibles basados en plantas.



(b) FORMACIÓN DE CARBÓN.

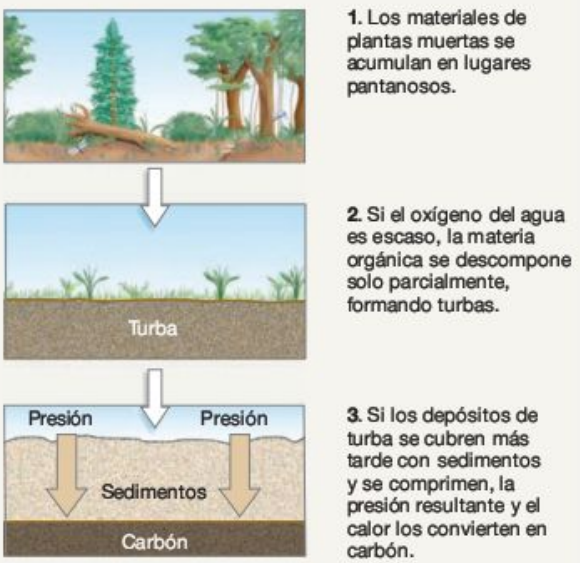


FIGURA 30.4 Los humanos dependen de los combustibles vegetales. (a) Aunque ha disminuido la importancia de la madera en los países industrializados, todavía es el principal combustible para cocinar y calentar en muchas zonas del mundo. **(b)** El carbón está formado por depósitos terrestres de organismos parcialmente descompuestos.

PREGUNTA ¿El carbón es una fuente renovable? Explica por qué.

empezó a mediados del siglo XIX cuando en Inglaterra, Alemania y EE.UU. se comenzaron a explotar los depósitos de carbón que cuyo origen se remonta al periodo Carbonífero, hace unos 350-275 millones de años. Los altos hornos alimentados por carbón fundían grandes cantidades de mineral de hierro en acero y dio fuerza a los motores de vapor que enviaban trenes por Europa y América del Norte. No es una exageración afirmar que los azúcares sintetizados por las plantas hace más de 300 millones de años dejaron el terreno preparado para la Revolución industrial. El carbón suministra aún un 20 por ciento de la energía utilizada en Japón y en Europa occidental y un 80 por ciento en China. Las investigaciones actuales se centran en encontrar métodos de explotación y quema de carbón más limpios y eficientes.

- Aunque el nailon y el poliéster derivados del petróleo son cada vez más importantes en la industria, el algodón y otros tipos de fibras vegetales todavía son fuentes importantes de materia prima para la ropa, las cuerdas y artículos de hogar como las toallas y la ropa de cama.
- Las plantas leñosas proporcionan madera para las casas y los muebles, así como la mayoría de las fibras que se utilizan para hacer papel. En cuanto a su densidad, la madera es un material de construcción más compacto y fuerte que el hormigón, el hierro fundido, las aleaciones de aluminio, o el acero. Las fibras de celulosa refinadas de árboles o de bambú utilizadas en la fabricación de papel son más fuertes bajo tensión (fuerza) que el nailon, la seda, la quitina, el colágeno, los tendones o los huesos (incluso aunque la celulosa sea un 25 por ciento menos densa). Investigaciones recientes en silvicultura se centran en mantener la productividad y aumentar la diversidad de los bosques que están reservados para la producción de madera y pasta de papel.
- Tanto en la medicina tradicional como en la moderna, las plantas son un recurso muy importante para los medicamentos. La **Tabla 30.1** enumera algunas de las medicinas derivadas de las plantas terrestres; en conjunto, se ha estimado que un 25 por ciento de las recetas prescritas cada año en EE.UU. incluyen al menos una molécula derivada de las plantas. En la mayoría de los casos, las plantas sintetizan estos componentes para repeler insectos, ciervos u otros tipos de herbívoros. Por ejemplo, los experimentos han confirmado que la morfina, la cocaína, la nicotina, la cafeína y otros componentes tóxicos que se encuentran en las plantas son elementos disuasorios efectivos para los insectos o los mamíferos que las consumen. Los investigadores siguen identificando y experimentando con nuevos componentes de las plantas para usos medicinales en seres humanos y animales domésticos.

Dada la importancia de las plantas para el planeta en general y para los seres humanos en particular, no es de sorprender que comprender la diversidad de las plantas es un componente importante de la ciencia biológica. Consideremos en primer lugar cómo los biólogos analizan la diversidad de las plantas verdes; después continuaremos explorando las innovaciones evolutivas que hicieron posible la diversificación.

30.2 ¿Cómo estudian los biólogos las plantas verdes?

Para comprender la genética y la biología del desarrollo de las plantas, los investigadores usan *Arabidopsis thaliana*, una mostaza herbácea, como organismo modelo (**Cuadro 30.1**). Para comprender la creación y diversificación de las plantas verdes, los biólogos usan tres herramientas: (1) comparan las características morfológicas fundamentales de varias algas y plantas verdes; (2) analizan los registros fósiles del linaje; y (3) valoran las similitudes y diferencias en las secuencias del DNA de los genes homólogos para calcular los árboles filogenéticos.

TABLA 30.1 **Algunos medicamentos derivados de plantas terrestres**

Componente	Fuente	Uso
Atropina	La planta belladona	Dilatar las pupilas mientras se examina los ojos
Codeína	Adormidera	Alivia el dolor, inhibe la tos
Digitalina	Dedalera	Medicamentos para el corazón
Ipecacuana	Ipecacuana	Tratar la amebiasis, controlar las intoxicaciones
Mentol	Menta de árbol	Inhibe la tos, alivio de la congestión nasal
Morfina	Adormidera	Alivia el dolor
Papaína	Papaya	Reduce la inflamación, trata las heridas
Quinina	Árbol de quinina	Previene la malaria
Quinidina	Árbol de quinina	Medicamentos para el corazón
Salicina	Álamo, sauce	Alivia el dolor (aspirina)
Esteroides	Ñame salvaje	Precursor de componentes para la fabricación de píldoras para el control de los nacimientos y cortisona (para tratar las inflamaciones)
Taxol	Tejo del Pacífico	Cáncer de ovario
Tubocurarina	Vid curare	Relajante muscular usado en cirugía
Vinblastina, vincristina	Vincapervinca rosada	Leucemia (cáncer de la sangre)

CUADRO 30.1 Un organismo modelo: *Arabidopsis thaliana*

En los primeros tiempos de la biología, las plantas mejor estudiadas fueron variedades agrícolas como el maíz, el arroz y los guisantes. Cuando los biólogos empezaron a desenmarañar el mecanismo responsable de la fotosíntesis oxigénica en la primera mitad del siglo XX, dependían de las algas verdes que eran relativamente fáciles de criar y de manipular en los laboratorios (a menudo especies unicelulares de *Chlamydomonas reinhardii)* como objeto experimental. Aunque las plantas de cultivo y las algas verdes continuaron siendo un tema de investigación relevante, un nuevo modelo de organismos surgió en la década de 1980 y ahora sirve como objeto experimental preeminente en la biología de las plantas. Ese organismo es *Arabidopsis thaliana,* comúnmente conocido coma berros o paredes de los berros (**Figura 30.5**).

FIGURA 30.5 *Arabidopsis thaliana* es el organismo modelo más importante en la biología sobre las plantas. Al igual que las moscas de la fruta y el *Escherichia coli,* es pequeño y bajo y vive lo suficiente para crecer en laboratorio, aún es bastante complejo para ser un organismo de estudio.

Arabidopsis es un miembro de la familia de la mostaza, o *Brassicaceae,* por lo que está relacionada de cerca con los rábanos y con el brócoli. En la naturaleza es una **hierba,** es decir, una especie que está adaptada para crecer en hábitats donde los terrenos han sufrido alteraciones, por ejemplo, *Arabidopsis* es común en los laterales de las carreteras y en los límites de los campos agrícolas. Es también una planta **anual,** lo que significa que los individuos no viven de un año a otro, sino que durante el invierno viven como semillas. (De las plantas que sobreviven de un año a otro se dice que son **perennes).** De hecho, uno de los aspectos más atractivos de trabajar con *A. thaliana* es que los individuos pueden crecer de una semilla hasta la madurez, plantas que producen semillas, en tan solo de cuatro a seis semanas. Muchos otros atributos la convirtieron en tema de estudio: tiene solo cinco cromosomas, tiene un genoma relativamente pequeño con un número limitado de secuencias repetitivas, puede autofertilizarse así como soportar la fertilización cruzada, puede crecer en un espacio relativamente pequeño y con un cuidado mínimo dentro de un invernadero, y produce más de 10.000 semillas por individuo y por generación.

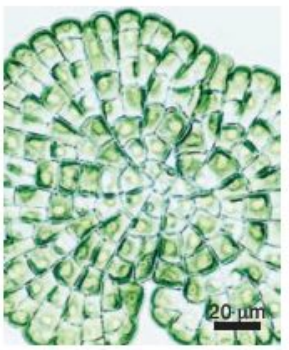
Arabidopsis ha contribuido decisivamente en una variedad de estudios sobre la genética y el desarrollo molecular de las plantas, y cada vez es más popular en la ecología y en estudios evolutivos. Además, todo el genoma de las especies ha sido ahora secuenciado y los estudios se han beneficiado del desarrollo de una «comunidad de *Arabidopsis*» internacional, una combinación de asociaciones de investigadores informal y formal que trabajan con *Arabidopsis* y realizan reuniones regulares, se envían correos electrónicos y utilizan internet para compartir datos, técnicas y reservas de semillas.

Los tres acercamientos son complementarios y han proporcionado un panorama muy claro de cómo las plantas terrestres evolucionaron a partir de algas verdes y después se diversificaron.

Análisis de rasgos morfológicos

Al comparar y contrastar los rasgos morfológicos de las plantas verdes, los biólogos han identificado varios grupos distintivos de algas verdes y una serie de grandes linajes o **filos** de plantas terrestres.

Durante mucho tiempo se ha mantenido la hipótesis de que las algas verdes se relacionan estrechamente con las plantas terrestres en base a varios rasgos morfológicos clave. Tanto unas como otras tienen cloroplastos que contienen pigmentos fotosintéticos de clorofila *a* y *b* y el pigmento accesorio β-caroteno, así como órdenes similares de los sacos internos unidos a las membranas llamadas tilacoides (véase Capítulo 10). Las paredes celulares de ambas son similares en composición, ambos grupos sintetizan el almidón como un producto almacenado en sus cloroplastos, y sus espermas y peroxisomas tienen una estructura y composición similares. (Recuerda del Capítulo 7 que los peroxisomas son orgánulos en los que tienen lugar reacciones de oxidación especializadas).



Coleochaetophyceae (coleochaetes)

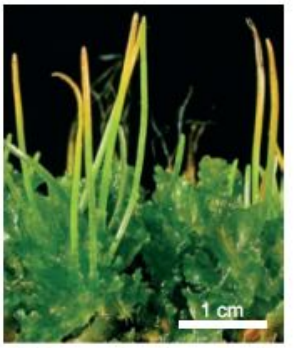
Charaphyceae (carofíceas)

FIGURA 30.6 La mayoría de las algas verdes son acuáticas. Ejemplos de especies de los linajes de las algas verdes están relacionados de forma más cercana con las plantas terrestres.

Las algas verdes incluyen especies que son unicelulares, coloniales o multicelulares y que viven en el mar, el agua dulce o hábitats terrestres húmedos. De todos los grupos de algas verdes, los dos más parecidos a las plantas terrestres son *Coleochaetophyneae* y *Charaphyceae* (carofíceas; **Figura 30.6**). Como las especies que forman este grupo son multicelulares y viven en estanques y otros tipos de entornos de agua dulce, los biólogos

(a) Las **plantas no vasculares** no tienen tejidos vasculares para conducir el agua y proporcionar apoyo.

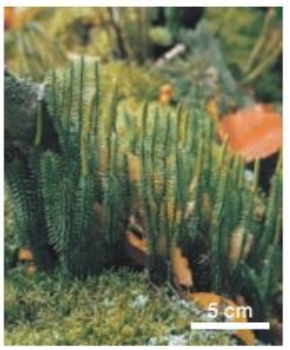
Hepaticophyta (hepática)



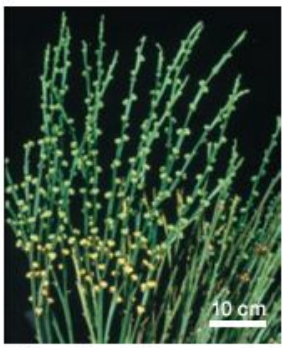
Anthocerophyta (antecerota)

Bryophyta (musgos)

(b) Las **plantas vasculares sin semillas** tienen tejidos vasculares pero no producen semillas.

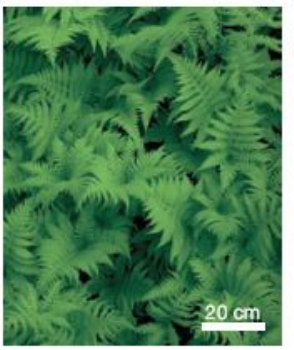


Lycophyta (licofitas)



Psilotophyta (Psilotum nudum)

Sphenophyta (cola de caballo)



Pteridophyta (helechos)

FIGURA 30.7 Diversidad morfológica en las plantas terrestres.

creen que las plantas terrestres evolucionaron de las algas verdes multicelulares que vivían en hábitats de agua dulce.

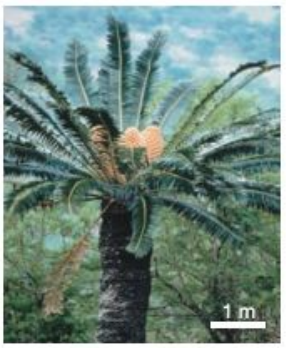
Aunque algunas plantas viven en estanques, lagos o ríos, la gran mayoría de las especies de este linaje vive en la tierra. Basándonos en la morfología, los filos más importantes se agrupan tradicionalmente en tres grandes categorías:

1. **Plantas no vasculares,** que incluyen *Hepaticophyta* (hepáticas), *Anthocerophyta* (antocerotas) y *Bryophyta* (musgos). Las hepáticas y las antocerotas no tienen **tejidos vasculares,** es decir, grupos de células especializados que conducen agua o disuelven nutrientes de una parte del cuerpo de las plantas a otra. Algunas especies de musgos tienen tejidos especializados que conducen el agua y los alimentos, pero las células que componen estos tejidos no tienen las paredes celulares reforzadas que definen los verdaderos tejidos vasculares. Las plantas no vasculares son muy abundantes en determinados hábitats pero normalmente son pequeñas y crecen cerca del suelo (**Figura 30.7a**).

2. **Plantas vasculares sin semillas,** que tienen tejidos vasculares desarrollados pero no producen semillas. Una **semilla** está formada por un embrión y tejido nutritivo, ambos rodeados por una capa protectora dura. *Lycophyta* (licofitas), *Psilophyta (Psilotum nudum), Sphenopyta* (cola de caballo) y *Pteridophyta* (helechos) están entre los grupos más importantes (**Figura 30.7b**). Aunque la mayoría de los representantes vivos de estos linajes son pequeños, algunos fósiles y otros representantes vivos son del tamaño de un árbol.

3. **Plantas con semillas,** que tienen tejidos vasculares y producen semillas. Aunque los miembros de este grupo varían mucho en tamaño y forma, incluye algunos de los organismos más grandes del mundo. Los biólogos reconocen seis grandes linajes en el grupo: *Cycadophyta* (cícadas), *Ginkgophyta* (ginkgo), *Gnetophyta* (gnetofitas), *Pinophyta* (pinos, píceas, abetos), otras coníferas (secuoyas, enebros, tejos, especies que tienen las semillas en piñas, como *Pinophytes,* pero representan un linaje distinto) y *Anthophyta* (angiospermas o plantas con flores), como las dibujadas en la **Figura 30.7c.** (El grupo «otras coníferas» se ha descubierto hace tan poco tiempo que aún no ha recibido un nombre formal). Las cícadas, ginkgos, gnetofitas, pinos y otras coníferas se conocen en conjunto como **gimnospermas** («semillas desnudas»), ya que sus semillas no se desarrollan en una estructura cerrada. En las plantas con flores, o **angiospermas** («semillas encerradas»), las semillas se desarrollan dentro de una estructura protectora llamada carpelo. Hoy, las angiospermas son con mucho el linaje más importante de plantas terrestres en términos de diversidad de especies. Casi un 90 por ciento de las especies de plantas terrestres que viven en la actualidad, y prácticamente todas las formas domesticadas, son angiospermas.

(c) Las **plantas con semillas** tienen tejidos vasculares y producen semillas.

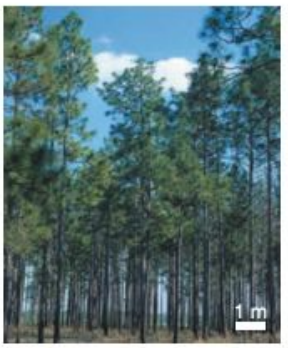


Cycadophyta (cícadas)

Ginkgophyta (ginkgo)

Otras coníferas (secuoyas, enebros, tejos)

Gnetophyta (gnetofitas)



Pinophyta (pinos, píceas, abetos)

Anthophyta (angiospermas de plantas en flor)

FIGURA 30.7 *(continuación)*

Este vistazo general a la diversidad morfológica de las plantas terrestres hace que surjan diversas preguntas:

- ¿Existen otras pruebas que apoyen la hipótesis de que las algas verdes son los ancestros de las plantas terrestres, y que los coleochaetes y carofíceas son los parientes vivos más cercanos a las plantas terrestres?
- ¿Evolucionaron primero las algas verdes, a continuación las plantas no vasculares, después las plantas vasculares sin semillas, y por último las plantas con semillas?
- ¿Son tanto las algas verdes como las plantas terrestres monofiléticas, es decir, cada uno es un linaje distinto que se remonta a un único antepasado común?
- ¿Son las plantas no vasculares, las plantas vasculares sin semillas y las plantas con semillas monofiléticas?

Las respuestas surgen del registro fósil y de las secuencias de DNA usadas para deducir la filogenia de las plantas verdes.

Uso del registro fósil

Las primeras plantas verdes que aparecieron en el registro fósil fueron algas verdes de rocas que se formaron hace unos 700-725 millones de años. Las primeras plantas fósiles son mucho más jóvenes, y se hallaron en rocas que tienen unos 475 millones de años. Como las algas verdes aparecieron mucho antes que las plantas terrestres, el registro fósil apoya la hipótesis de que las plantas terrestres derivan de las algas verdes.

La aparición y diversificación temprana de las algas verdes hace unos 700 millones de años es también importante ya que los océanos y la atmósfera empezaron a tener niveles altos de oxígeno más o menos al mismo tiempo, lo que nunca había sucedido en la historia de la Tierra. Basándose en esta correlación de tiempo, es lógico que se formulen hipótesis sobre que la evolución de las algas verdes contribuyó al aumento de los niveles de oxígeno en la Tierra. La creación de la atmósfera de oxígeno tuvo lugar no mucho antes de la aparición de los animales en el registro fósil y puede que tuviese una función en el origen y diversificación de la vida animal.

El registro fósil de las plantas verdes por sí solo es enorme. En un intento de organizar y sintetizar la base de datos, la **Figura 30.8** lo divide en cinco intervalos de tiempo, cada uno de los cuales abarca un evento importante de la diversificación de las plantas terrestres. El intervalo más antiguo empieza hace 475 millones de años (hma), engloba 30 millones de años y documenta el origen del grupo. La mayoría de los fósiles que datan en este periodo son microscópicos. Constan de células reproductoras llamadas **esporas** y láminas de una capa cerosa llamada **cutícula.** Varias observaciones apoyan la hipótesis de que estos fósiles vinieron de las plantas verdes que fueron creciendo en la tierra. En primer lugar, la cutícula es una barrera

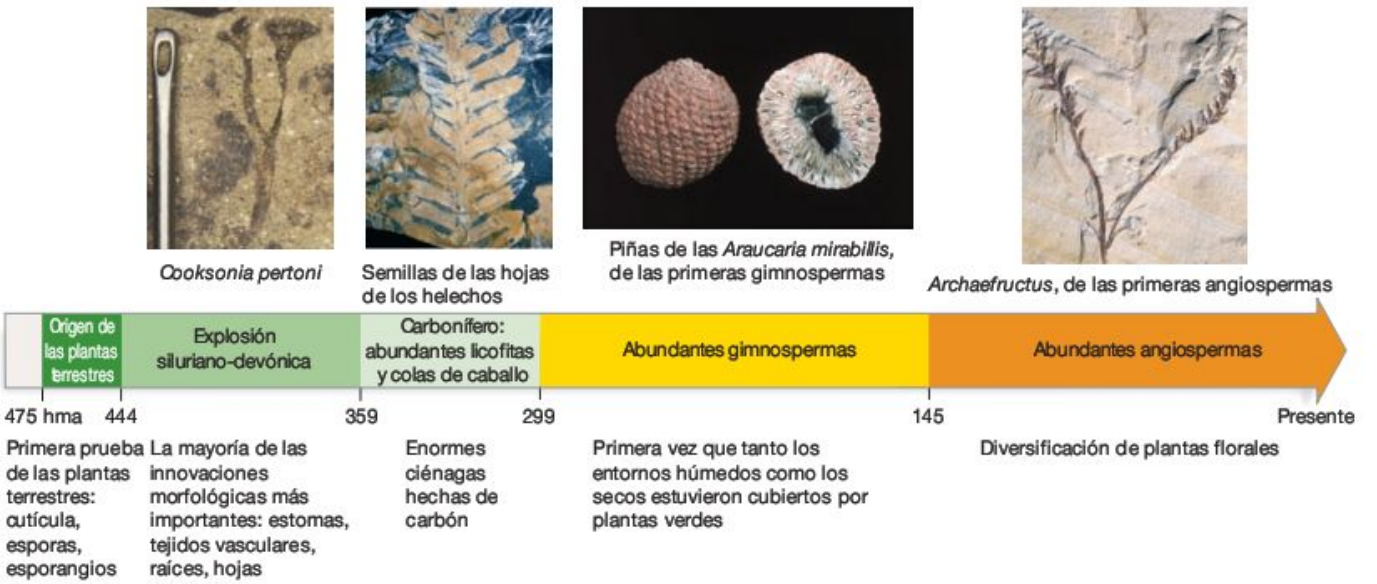


FIGURA 30.8 El registro fósil de las plantas terrestres puede dividirse en cinco grandes intervalos.

EJERCICIO Añade a la línea: (1) primeros animales vertebrados en la tierra (370 Ma); (2) primeros mamíferos (195 Ma).

hermética que reviste las plantas terrestres de hoy en día y las ayuda a resistir las sequías. En segundo lugar, las esporas fosilizadas están rodeadas por una capa en forma de láminas. Bajo el microscopio electrónico, la materia de la capa parece casi idéntica en estructura a la materia hermética llamada **esporopolenina,** que encierra las esporas y el polen de las plantas terrestres modernas y las ayuda a resistir las sequías. En tercer lugar, las esporas fosilizadas que tienen 475 millones de años han sido halladas recientemente junto con estructuras que producen esporas, llamadas **esporangios.** Los esporangios fosilizados tienen un aspecto parecido a los esporangios observados en algunas de las hepáticas de hoy en día.

El segundo gran intervalo del registro fósil de las plantas terrestres se llama la «explosión siluriano-devónica». En las rocas datadas hace 445-359 millones de años, los biólogos han encontrado fósiles de la mayoría de los principales linajes vegetales. Prácticamente todas las adaptaciones que permiten que las plantas ocupen hábitats terrestres y secos están presentes, incluyendo los tejidos y raíces que conducen agua.

El tercer intervalo de la historia fósil de las plantas abarca el periodo Carbonífero. En sedimentos datados hace 359-299 millones de años, los biólogos han encontrado grandes depósitos de carbón. El carbón es una roca rica en carbono llena de esporas fósiles, ramas, hojas y troncos de árboles. La mayoría de estos fósiles deriva de las licofitas, colas de caballo y helechos. Aunque las únicas licofitas y colas de caballo vivas son pequeñas, durante el Carbonífero estos grupos fueron ricos en especies e incluían una gran variedad de formas del tamaño de un árbol. Ya que se cree la formación de carbón empezó solo con la presencia de agua, los fósiles carboníferos indican la presencia de pantanos muy arbolados.

El cuarto intervalo de la historia de las plantas terrestres se caracteriza por las gimnospermas. Recuerda que las gimnospermas incluyen las cícadas, ginkgos, gnetofitas, pinos y otras coníferas. Ya que las gimnospermas crecen con facilidad en lugares secos, los biólogos deducen que tanto los entornos húmedos como los secos de los continentes se cubren con plantas verdes por primera vez durante este intervalo. Las gimnospermas son especialmente importantes en el registro fósil desde hace 251 millones años hasta hace 145 millones de años.

El quinto intervalo de la historia de las plantas terrestres está aún en marcha. Esta es la era de las plantas con flores, las angiospermas. Las primeras del registro fósil aparecieron hace 150 millones de años. Las plantas que produjeron las primeras flores son los antepasados de los pastos, las orquídeas, las margaritas, las encinas, los arces y las rosas de hoy en día.

Entonces, según el registro fósil las algas verdes aparecieron primero, a continuación las plantas no vasculares, las plantas vasculares sin semillas y las plantas con semillas. Los organismos que aparecen más tarde en el registro fósil suelen depender mucho menos de hábitats húmedos que los grupos que aparecieron antes. Por ejemplo, las células de esperma de los musgos y de los helechos nadan hasta conseguir fertilizar, mientras que las gimnospermas y angiospermas producen granos de polen que el viento y los insectos transportan y que después producen espermas. Estas observaciones apoyan la hipótesis de que las plantas verdes evolucionaron de las algas verdes y que, en términos del uso del hábitat, la evolución de las plantas verdes siguió un patrón de desplazamiento de hábitats húmedos a secos.

Para comprobar la validez de estas observaciones, los biólogos analizan los conjuntos de datos que son independientes del registro fósil. Entre ellos, los más destacados son las secuencias de DNA y datos morfológicos que se usan para inferir los árboles filogenéticos. La filogenia de las plantas terrestres ¿confirma o contradice los modelos del registro fósil?

Evaluación de filogenias moleculares

La comprensión de la filogenia de las plantas verdes es un gran reto al que se enfrentan los biólogos que usan tanto los

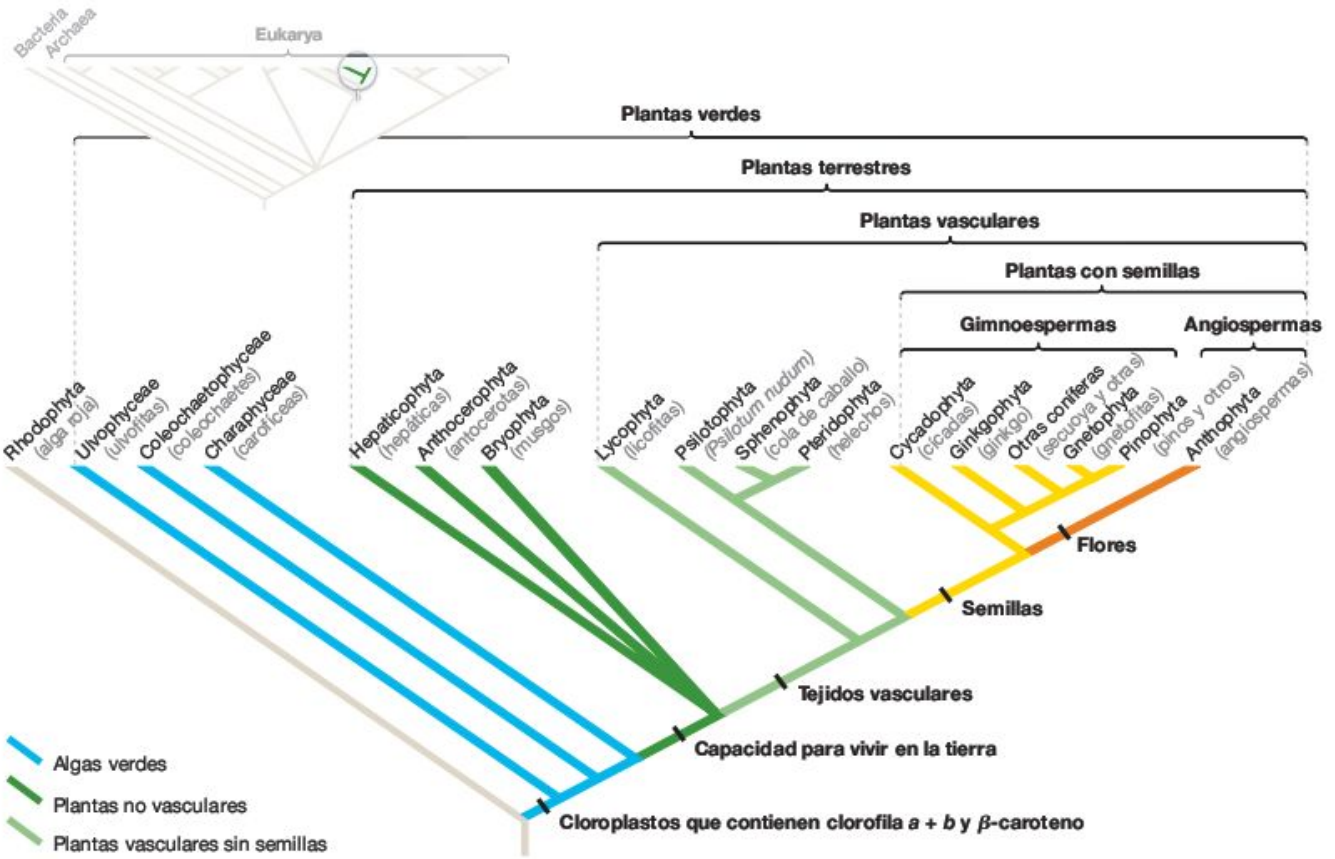


FIGURA 30.9 La filogenia de las plantas verdes. Las ramas azules de esta figura indican tres de los linajes más importantes cuyo nombre colectivo es algas verdes.

EJERCICIO En la figura, señala por qué los grupos llamados algas verdes y plantas vasculares sin semillas son parafiléticos.

rasgos morfológicos como los datos de las secuencias de DNA para inferir las relaciones evolutivas entre las plantas verdes.

El árbol filogenético de la **Figura 30.9** es una versión reciente de los resultados procedentes de laboratorios de todo el mundo. Las barras negras que están a lo largo de algunas ramas de este árbol muestran cuándo suceden las innovaciones clave, basándose en el registro fósil y su existencia entre las especies vivas del presente. Existen varios puntos importantes que destacar sobre las relaciones que implica este árbol:

- Las ramas más basales de este árbol, cercanas a la raíz, nos conducen a los coleochaetes, carofíceas y otros grupos de algas verdes. Este resultado apoya la hipótesis de que las plantas terrestres evolucionan de las algas verdes.
- El grupo de las algas verdes llamado *Charaphyceae* es el **grupo hermanado** de las plantas terrestres, lo que significa que *Charaphyceae* son sus parientes vivos más cercanos. Ya que los miembros vivos de las *Charaphyceae* son multicelulares y viven en agua dulce, los datos apoyan la hipótesis de que las plantas evolucionan de un antepasado multicelular que vivió en estanques, lagos u otros lugares de agua dulce.
- Las plantas verdes son monofiléticas, es decir, que un único antepasado común dio origen a todas las algas verdes y las plantas terrestres. Por el contrario, el grupo llamado algas verdes es parafilético. Dicho de otro modo, las algas verdes incluyen algunos pero no todos los descendientes de un único antepasado común.
- Las plantas terrestres son monofiléticas. Este resultado apoya la hipótesis de que la transición desde entornos de agua dulce hasta la tierra ocurrió solo una vez. Según el árbol filogenético, la población que hizo la transición se diversificó más tarde en la variedad de plantas que se observan hoy en día.
- Las plantas no vasculares, es decir, las hepáticas, las antocerotas y los musgos, son los grupos de las primeras ramas, o los más basales entre las plantas terrestres. Aunque los datos recientes confirman que cada uno de estos tres linajes es monofilético, la relación entre ellos todavía no está clara. Por ejemplo, todavía no se sabe si las plantas no vasculares son monofiléticas o parafiléticas.
- Algunos musgos tienen tejidos simples que conducen agua, y las hepáticas y las antocerotas no tienen ninguno. Este descubrimiento sugiere que las primeras plantas terrestres carecían de tejidos vasculares y células conductoras de agua y que estos rasgos evolucionaron más tarde. El árbol filogenético apoya la hipótesis de que las células y tejidos que conducen el agua evolucionaron de forma gradual, con estructuras simples anteriores a la evolución de estructuras más complejas.
- Las licofitas son el grupo hermanado de todas las otras plantas vasculares. *Psilotum nudum*, las colas de caballo y

los helechos forman un grupo monofilético; pero en conjunto las plantas vasculares sin semillas forman una **clase,** es decir, una secuencia de linajes no monofiléticos. Por otro lado, las plantas vasculares son monofiléticas, lo que significa que los tejidos vasculares evolucionaron una vez durante la diversificación de las plantas terrestres.

- Ya que no tienen raíces ni hojas, se creía que *Psilotum nudum* eran un grupo basal en la radiación de las plantas terrestres. Las filogenias moleculares desafiaron esta hipótesis y apoyaron una alternativa: la sencillez morfológica de *Psilotum nudum* es un rasgo derivado, lo que significa que las estructuras complejas se han perdido en este linaje.
- Las plantas con semillas se dividen en gimnospermas y angiospermas, y son un grupo monofilético, lo que significa que las semillas se desarrollaron una vez.
- Las gimnospermas son monofiléticas. Dentro de las gimnospermas, los abetos, las píceas y otras especies estrechamente relacionadas con los pinos forman un linaje independiente de otro grupo de plantas que tienen piñas (secuoyas, enebros, tejos, cipreses).
- El registro fósil y el árbol filogenético coinciden en el orden de aparición de los grupos. La evolución de las plantas terrestres empezó con las plantas no vasculares, seguidas de las plantas vasculares sin semillas y, por último, de las plantas con semillas.

El árbol de la Figura 30.9 cambiará sin duda y mejorará a medida que se acumulen datos adicionales. Quizá la necesidad más urgente en este momento sea esclarecer las relaciones entre las plantas no vasculares (hepáticas, antocerotas y musgos). Ya que son el grupo más basal del árbol, comprender sus relaciones podría ayudar a clarificar cómo ocurrieron los eventos principales en la evolución de las plantas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los biólogos utilizan el registro fósil y los análisis filogenéticos para estudiar cómo se diversificaron las plantas verdes.
- Los datos analizados hasta la fecha apoyan la hipótesis de que las plantas verdes son monofiléticas y que las plantas terrestres evolucionaron de las algas verdes multicelulares que viven en agua dulce.
- El registro fósil y los análisis moleculares coinciden en que las plantas no vasculares se desarrollaron antes, seguidas de las plantas vasculares sin semillas y de las plantas con semillas.

Deberías ser capaz de...

1) Coger un árbol filogenético de plantas verdes y etiquetar los grupos llamados plantas verdes, algas verdes, plantas terrestres, plantas no vasculares, plantas vasculares, plantas con semillas y gimnospermas.
2) Explicar cuáles de los grupos anteriormente nombrados son monofiléticos y cuáles son parafiléticos.
3) En los grupos monofiléticos, nombrar rasgos derivados compartidos que distingan el linaje.

30.3 ¿Qué sucedió durante la diversificación de las plantas verdes?

Las plantas terrestres han evolucionado de las algas que crecieron en las orillas lodosas de charcas hace unos 475 millones de años hasta convertirse en organismos que enriquecen la tierra, producen la mayoría del oxígeno que respiras y la mayoría de la comida que consumes, y hacen las veces de símbolos de salud, amor y belleza. ¿Cómo ocurrió?

La respuesta a esta pregunta empieza con el reconocimiento de la tendencia más llamativa en el registro fósil y la filogenia de las plantas verdes: los grupos más antiguos del linaje dependen de hábitats húmedos, mientras que los grupos que han evolucionado más recientemente toleran hábitats secos, o incluso desérticos. La historia de las plantas terrestres es la historia de las adaptaciones que permiten que los organismos fotosintéticos se muevan de entornos acuáticos a terrestres. En primer lugar, hay que tener en cuenta las adaptaciones que permiten que las plantas crezcan en lugares secos sin secarse o morirse y después analizar la evolución de los rasgos que hacen posible que las plantas se reproduzcan de forma eficiente en la tierra. Esta sección se cierra con una breve aproximación a la radiación de las plantas de flores, que son las más importantes en la mayoría de los entornos terrestres de hoy en día.

La transición a la tierra: ¿cómo se adaptaron las plantas a lugares secos?

Para las algas verdes acuáticas, los entornos terrestres son mortales. En comparación con un hábitat en el que todo organismo está bañado en un fluido, en los entornos terrestres tan solo una parte, si hay alguna, de los tejidos de las plantas está húmeda. Los tejidos que están expuestos al aire tienden a secarse y morir.

Una vez que las plantas verdes hicieron la transición para sobrevivir fuera del agua, el crecimiento en la tierra ofreció una bonanza de recursos. Tomemos la luz como ejemplo. El agua de los estanques, lagos y océanos absorbe y refleja la luz. Como resultado, la cantidad de luz disponible para conducir la fotosíntesis es drásticamente reducida incluso uno o dos metros por debajo de la superficie del agua. Además, la molécula más importante que necesitan los organismos fotosintéticos, el dióxido de carbono, está mucho más disponible en el aire que en el agua. No solo es más abundante en la atmósfera, sino que se difunde más rápido que en el agua.

La selección natural favoreció a las primeras plantas terrestres con adaptaciones que solucionaron los problemas del agua. Estas adaptaciones surgieron en dos etapas: (1) la prevención de la pérdida de agua de las células, que impidió que las células se secasen y muriesen; y (2) el transporte del agua desde los tejidos con acceso directo del agua a los tejidos sin acceso. Examinemos estas dos etapas por separado.

Prevenir la pérdida de agua: cutícula y estomas La Sección 30.2 señaló que las láminas de las sustancias cerosas llamadas cutículas están presentes en el registro fósil de las plantas terrestres junto con las esporas revestidas. Esta obser-

vación es importante porque la presencia de la cutícula en los fósiles es una señal que diagnostica la presencia de plantas terrestres. La cutícula es un sellador hermético ceroso que cubre las partes de las plantas que están por encima del suelo y las capacita para sobrevivir en entornos secos (**Figura 30.10a**). Si los biólogos tuvieran que señalar una innovación que hizo posible la transición a la tierra, sería la producción de cutícula.

Sin embargo, cubrir las superficies con cera supone un problema para el intercambio de gases. Las plantas necesitan tomar dióxido de carbono (CO_2) de la atmósfera para llevar a cabo la fotosíntesis. Pero la cutícula es casi tan impermeable al CO_2 como al agua. Las plantas más modernas solucionan este problema con una estructura llamada **estoma** («boca»), que consiste en una abertura rodeada por unas **células de guardia** especializadas (**Figura 30.10b**). La abertura, llamada poro, se abre o cierra a medida que las células de guardia cambian de forma. Cuando las células de guardia se ablandan, cierran los estomas. Los poros se cierran de esta forma para limitar la pérdida de agua de las plantas. Por el contrario, cuando las células de guardia se tensan, abren el poro permitiendo no solo que el CO_2 se difunda en el interior de las hojas y tallos, donde las células fotosintetizan activamente, sino también que el exceso de O_2 se difunda fuera (véase Capítulo 39).

Los estomas están presentes en todas las plantas terrestres excepto en las hepáticas, que tienen poros pero no células de guardia. Estos datos sugieren que las primeras plantas terrestres desarrollaron poros que permitieron que ocurriese el intercambio gaseoso en las brechas de la superficie cubierta por cutícula. Más tarde, la evolución de las células de guardia otorgó a las plantas terrestres la habilidad de regular el intercambio gaseoso y controlar la pérdida de agua abriendo y cerrando los poros.

Transporte del agua: tejidos vasculares y crecimiento hacia arriba Una vez desarrollados los estomas y la cutícula, las plantas pudieron evitar secarse y por tanto seguir realizando la fotosíntesis mientras estaban expuestas al aire. La cutícula y los estomas permitieron que las plantas creciesen en tierras saturadas a orillas de lagos o charcas. ¿Cuál es el siguiente reto? Desafiar a la gravedad.

Las algas verdes multicelulares pueden crecen rectas porque flotan gracias a que la densidad de sus células es similar a la densidad del agua. Sin embargo, fuera del agua, el cuerpo de un alga verde multicelular se desploma. El agua que llena sus células es 1.000 veces más densa que el aire. Aunque sus paredes celulares están reforzadas por celulosa, su cuerpo carece del apoyo estructural para soportar la fuerza de la gravedad y mantener a un individuo erguido en el aire.

Basándose en estas observaciones, los biólogos mantienen la hipótesis de que las primeras plantas terrestres eran pequeñas o tenían un hábito de crecimiento lento y desgarbado. Además de carecer de rigidez, las primeras plantas terrestres obtenían agua a través de los poros o a través de pocas células que no tenían cutícula, es decir, tendrían que haber crecido de modo que mantuviesen muchos o la mayoría de sus tejidos en contacto directo con las tierras húmedas.

La hipótesis sobre el crecimiento rápido está apoyada por la observación de que la mayoría de los grupos basales de las plantas terrestres que viven hoy (hepáticas, antocerotas y musgos) son formas de crecimiento bajo. Si esta hipótesis es correcta, la competencia por el espacio y la luz se habría intensificado poco después de que las primeras plantas empezasen a crecer en la tierra. Para evitar la competencia las plantas tendrían que haber crecido erguidas. Las plantas con adaptaciones que permitieron que algunos tejidos siguiesen en contacto con

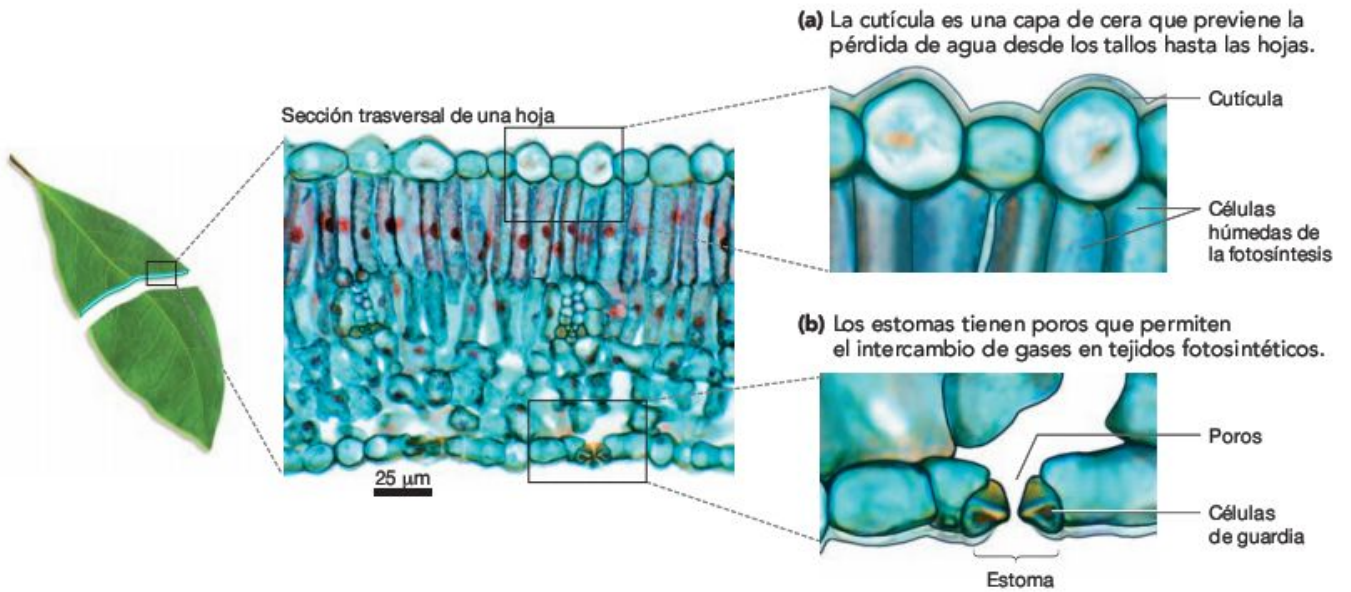


FIGURA 30.10 La cutícula y el estoma son las adaptaciones más básicas de plantas para vivir en la tierra. En estos micrográficos, las células de las hojas han sido pintadas de azul para hacer su estructura más visible. **(a)** El interior de las hojas de las plantas y de los tallos es muy húmedo; la cutícula previene que el agua se evapore. **(b)** Los estomas crean poros que permiten que se difunda el CO_2 en el interior de las hojas y de los tallos donde las células son fotosintetizadas de forma activa, y permite que un exceso de O_2 se difunda fuera.

PREGUNTA ¿Por qué fue importante la evolución de las células de guardia?

tierras húmedas mientras que otros tejidos crecieron rectos tendrían un acceso mucho mejor a la luz del sol en comparación con los individuos que fueron incapaces de crecer rectos.

Sin embargo, las plantas tuvieron que vencer dos problemas para adoptar hábitos de crecimiento recto en la tierra. El primero era el transporte del agua desde los tejidos que están en contacto con terrenos húmedos hacia tejidos que están en contacto con aire seco, en contra de la fuerza de la gravedad. El segundo es hacerse lo bastante rígidas para evitar caer como respuesta a la gravedad y al viento. Los tejidos vasculares ayudaron a solucionar ambos problemas.

Paul Kenrick y Peter Crane exploraron el origen de las células que conducen agua y el crecimiento recto en las plantas al examinar los extraordinarios fósiles hallados en una formación de rocas en Escocia llamada Rhynie Chert. Estas rocas se formaron hace unos 400 millones de años y contienen algunos de los primeros especímenes de plantas grandes del registro fósil, al contrario que las esporas y cutículas microscópicas halladas en las rocas más antiguas. Rhynie Chert contiene también muchas plantas que se fosilizaron erguidas. Esto indica que muchas o la mayoría de las plantas de Rhynie crecieron erguidas. ¿Cómo se mantuvieron en vertical?

Al examinar los fósiles con el microscopio electrónico, Kenrick y Crane establecieron que las especies de Rhynie Chert contenían células alargadas organizadas en tejidos. Basándonos en estos datos, los biólogos formularon la hipótesis de que las células alargadas formaban parte de los tejidos que conducen agua y que el agua podría moverse desde la base de las plantas hacia arriba a través de estas células especializadas que conducen agua. Algunas de estas células tenían paredes celulares simples que contenían celulosa al igual que las células conductoras de agua que se encuentran en los musgos contemporáneos (**Figura 30.11a**). Pero además, algunas de las células que conducen agua presentes en los primeros fósiles tenían paredes celulares con anillos gruesos que contenían una molécula llamada lignina (**Figura 30.11b**). La **lignina** es un polímero complejo formado por seis anillos de carbono. Es especialmente fuerte para su peso y es particularmente efectivo resistiendo fuerzas comprimidas tales como la gravedad.

Estas observaciones inspiraron la siguiente hipótesis: la evolución de los anillos de la lignina dieron a los tejidos del tallo la fuerza para mantenerse erguidos a pesar del viento y la gravedad. Hoy, la presencia de la lignina en las paredes celulares de las células que conducen agua está considerada como la característica definitoria de los tejidos vasculares. La evolución de los tejidos vasculares permitió que las primeras plantas mantuviesen tallos erguidos y transportasen agua desde las raíces a los tejidos que estaban por encima del suelo.

Una vez que los tejidos que conducen agua evolucionaron, la evolución por selección natural los elaboró. En las rocas que tienen unos 380 millones de años, los biólogos encuentran las células avanzadas que conducen agua llamadas traqueidas. Las **traqueidas** son células largas, delgadas y estrechas que tienen (1) una **pared celular secundaria** gruesa que contiene lignina además de una **pared celular primaria** a base de celulosa; y (2) agujeros en la pared celular secundaria, en los lados y extremos de la célula, donde el agua puede fluir de forma eficiente desde una traqueida a la siguiente (**Figura 30.11c**). La pared celular secundaria le otorgó a las traqueidas la capacidad para proporcionar un apoyo estructural mejor, pero el agua podía aún moverse por las células de forma fácil debido a estos agujeros. Hoy, todas las plantas vasculares contienen traqueidas.

En los fósiles que datan hace 250-270 millones de años, los biólogos han documentado los tipos más avanzados de células que conducen agua observados en las plantas; estas células se conocen como elementos vasculares. Los **elementos vasculares** son más cortos y anchos que las traqueidas. Aún más im-

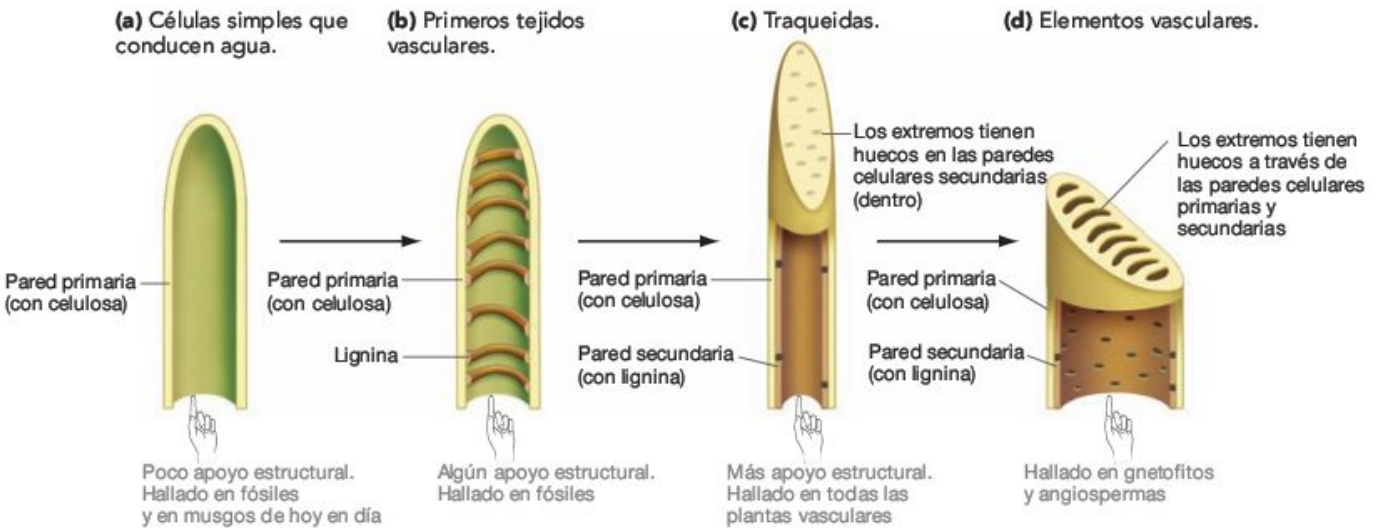


FIGURA 30.11 Secuencia evolutiva de células que conducen agua. Según el registro fósil y la filogenia de las plantas verdes, estas células se hicieron más fuertes con el paso del tiempo debido a la evolución de la lignina y de la pared celular secundaria. El transporte eficaz de agua se mantuvo por los huecos de las paredes celulares primarias y secundarias.

PREGUNTA Los biólogos afirman que los vasos son más eficaces que las traqueidas en el transporte de agua, en parte porque los vasos son más pequeños y anchos que las traqueidas. ¿Por qué tiene sentido esta afirmación?

portante, los extremos superiores y inferiores de los elementos vasculares tienen agujeros tanto en las paredes celulares primarias como en las secundarias, lo que hace que le movimiento del agua sea extremadamente eficaz (**Figura 30.11d**). En el tejido vascular, los elementos vasculares están puestos en fila desde un extremo a otro para formar una estructura tubular.

En los tallos y en las ramas de algunas plantas vasculares, las traqueidas, o una combinación de traqueidas y vasos, pueden formar un material llamado **madera.** Su anatomía se detalla en el Capítulo 36. Todos los tipos de células mostrados en la Figura 30.11 están muertos cuando maduran, es decir, no tienen citoplasma. Esto permite que el agua se mueva por las células de forma eficaz. En conjunto, los datos resumidos en la figura indican que los tejidos vasculares evolucionaron en una serie de etapas graduales que proporcionaron un mejor apoyo estructural y un aumento en la eficacia del transporte del agua.

Trazado de los cambios evolutivos en un árbol filogenético La **Figura 30.12** resume cómo se adaptaron las plantas terrestres a las condiciones secas señalando los puntos en los que tuvieron lugar las principales innovaciones a medida que el grupo se diversificaba. Básicamente las adaptaciones importantes a los ambientes secos, tales como la cutícula, los poros, los estomas, los tejidos vasculares y las traqueidas, evolucionaron una sola vez. Por el contrario, los análisis actuales sugieren que los vasos evolucionaron independientemente en gnetofitas y angiospermas.

La evolución de la cutícula, los estomas y los tejidos vasculares hizo posible que las plantas no se secaran y que creciesen erguidas, mientras movían el agua desde la base de la planta hasta sus partes más altas. Las plantas adquirieron adaptaciones que les permitieron no solo sobrevivir en la tierra, sino también prosperar. Ahora la pregunta es ¿cómo se reprodujeron?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Plant Evolution and the Phylogenetic Tree

La transición a la tierra II: ¿cómo se reproducen las plantas bajo condiciones secas?

La Sección 30.2 introdujo una de las adaptaciones más importantes para la reproducción en la tierra: las esporas que resisten a las sequías porque están encerradas en una capa resistente de esporopolenina. Los componentes en forma de esporopolenina se hallan en las paredes de algunos zigotos de algas verdes; las esporas de paredes gruesas ricas en esporopolenina tienen una aparición temprana en el registro fósil de las plantas terrestres y se dan en todas las plantas terrestres que viven hoy. Basándose en estas observaciones, los biólogos deducen que las esporas encerradas en las esporopoleninas fueron una de las innovaciones que hicieron posible la colonización inicial de la tierra. Otras dos innovaciones también tuvieron una aparición temprana en la evolución de las plantas terrestres y contribuyeron decisivamente en la reproducción eficiente en lugares secos: (1) se produjeron gametos en estructuras multicelulares complejas; y (2) la planta madre retuvo al embrión y lo nutrió.

Retener y nutrir a la prole: las plantas terrestres como embriones Los gametofitos fosilizados de las primeras plantas terrestres contenían órganos reproductivos especializados llamados **gametangios.** Aunque los miembros de los charales también desarrollaron gametangios, los hallados en plantas terrestres son más grandes y complejos. La evolución de un gametangio especializado fue importante porque protegía a los gametos de la desecación y los daños mecánicos.

Los gametangios están presentes en todas las plantas terrestres contemporáneas excepto en las angiospermas, donde las estructuras internas de la flor cumplen las mismas funciones.

Tanto en los charales como en las plantas terrestres, los individuos producen gametangios distintivos para machos y hembras. La estructura que produce esperma se llama **anteridio**

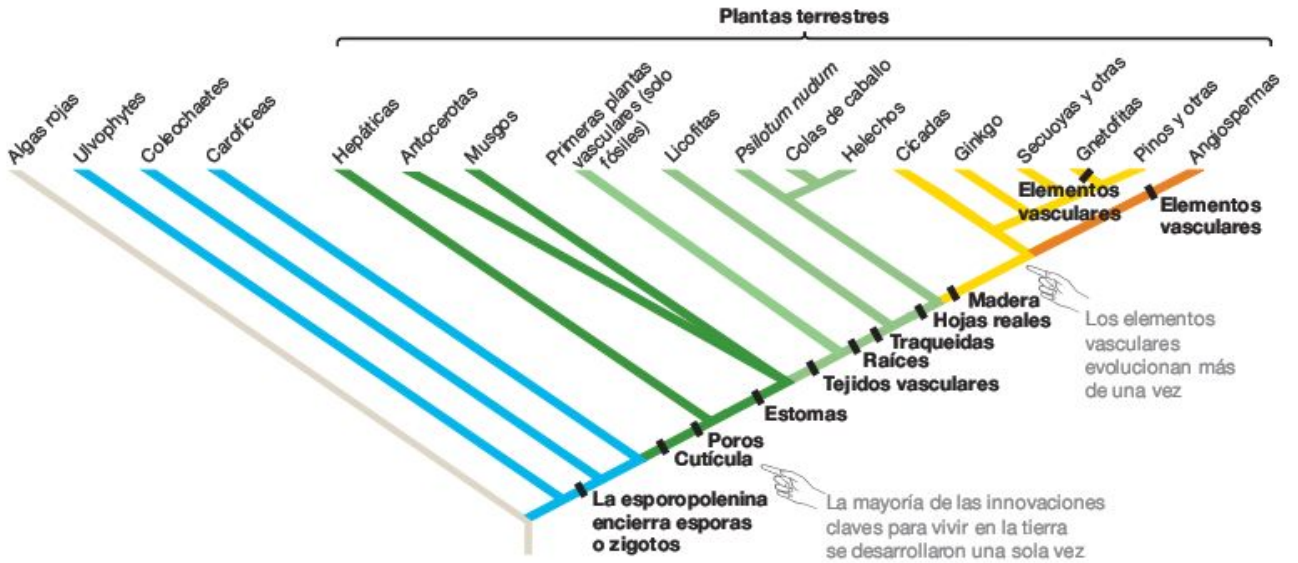


FIGURA 30.12 Una serie de innovaciones evolutivas permitieron que las plantas se adaptasen a la vida en la tierra.

PREGUNTA Explica la lógica que utilizan los biólogos para localizar la situación de cada innovación indicada aquí.

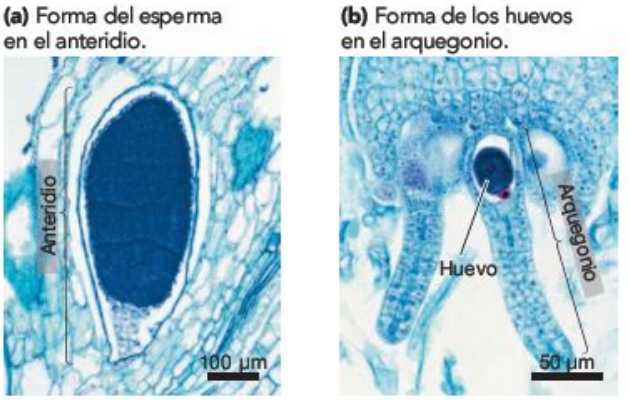


FIGURA 30.13 En todos los grupos de plantas terrestres, menos en las angiospermas, los gametos se producen en los gametangios. Los gametangios son estructuras complejas y multicelulares que protegen los gametos que se están desarrollando de que se sequen y de daños mecánicos. Date cuenta de que hay solo un huevo por cada arquegonio.

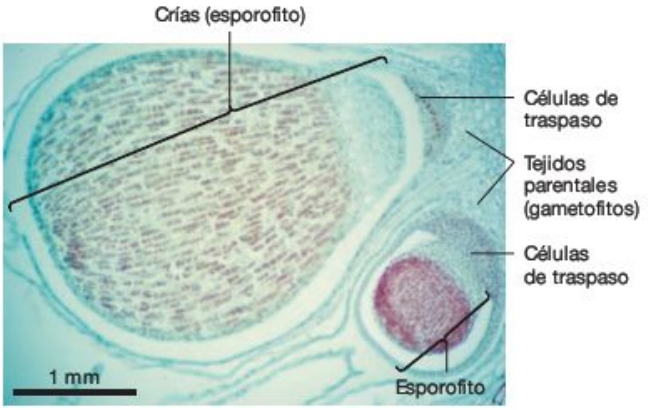


FIGURA 30.14 Las plantas terrestres son también conocidas como embriones porque los padres alimentan a sus crías. En las plantas terrestres, la fertilización y el desarrollo temprano tienen lugar en la planta parental. Cuando los embriones se desarrollan, las células de traspaso llevan nutrientes desde la madre hasta la cría.

(**Figura 30.13a**), y la estructura que produce huevos se llama **arquegonio** (**Figura 30.13b**). En lo referente a sus funciones, el anteridio y el arquegonio son análogos a los testículos y a los ovarios de los animales.

La segunda innovación que ocurrió al principio de la evolución de las plantas terrestres tuvo que ver con los huevos que se formaron dentro de los arquegonios. En vez de derramar sus huevos en el agua o en la tierra, las plantas terrestres los retuvieron. Los huevos están también retenidos en los linajes de algas verdes que guardan una relación más estrecha con las plantas terrestres: en los charales y otros grupos, el esperma nada hacia el huevo, dando lugar a la fertilización, y el zigoto resultante se queda pegado a la madre. Tanto antes como después de la fertilización, el huevo o zigoto recibe los nutrientes de la planta madre, pero, como estas algas viven en latitudes septentrionales, la planta madre se muere todos los otoños cuando la temperatura disminuye. El zigoto se queda en el tejido muerto de la madre, se acomoda en el fondo de un lago o estanque, y pasa el invierno. En primavera, tiene lugar la meiosis, y las esporas resultantes se desarrollan en una planta adulta haploide.

En las plantas terrestres, el zigoto se retiene también en la planta madre después de la fertilización. No obstante, al contrario que los zigotos de la mayoría de las algas verdes, los zigotos de todas las plantas terrestres empiezan a desarrollarse en la planta madre, formando un embrión multicelular que se queda pegado a la madre y se puede nutrir a través de ella. Esto es importante ya que los embriones de las plantas terrestres no tienen que producir su propio alimento al principio de su vida. En su lugar, reciben la mayoría o todos sus nutrientes de la planta madre.

La retención del embrión fue un evento tan importante en la evolución de las plantas terrestres que el nombre formal del grupo es *Embryophyta*, literalmente «plantas terrestres». La retención en estas plantas, comúnmente llamadas **embriofitas,** es la misma que la del embarazo en los mamíferos, donde las crías están protegidas por la madre, quien también las nutre en las dos etapas iniciales del crecimiento. Los embriones de las plantas terrestres tienen incluso **células de traspaso** especializadas, lo que efectúa el contacto físico con las células paternales y facilita el flujo de nutrientes (**Figura 30.14**) de forma parecida a la placenta que de los mamíferos.

Las esporas de las paredes gruesas, producen gametangios, y la situación del embrión no fue la única innovación clave asociada a la reproducción en la tierra. Además, todas las plantas terrestres experimentan el fenómeno conocido como **alternancia de generaciones,** presentado en el Capítulo 29.

Alternancia de generaciones Cuando se da la alternancia de generaciones, los individuos tienen una fase haploide multicelular y una fase diploide multicelular. La fase haploide se conoce como **gametofito;** la fase diploide multicelular se conoce como **esporofito.** Las dos fases del ciclo vital están conectadas por distintos tipos de células reproductoras, los gametos y las esporas.

Aunque la alternancia de generaciones se observa en gran variedad de linajes de protistas y en algunos grupos de algas verdes, esto no sucede en los grupos de algas relacionados más de cerca con las plantas terrestres. En los coleochaetes y las carofídeas, la forma multicelular es haploide. Solo el zigoto es diploide. Como muestra la **Figura 30.15,** el zigoto experimenta la meiosis para formar esporas haploides. Después de dispersarse con la ayuda de los flagelos, las esporas empiezan a dividirse por mitosis y finalmentese convierten en individuos adultos haploides. Probablemente recuerdes que este ciclo vital dominado por haploides es común en los protistas y se esquematizó en la Figura 29.20a.

Estos datos sugieren que esta alternancia de generaciones se originó en las plantas terrestres de forma independiente a su evolución en otros grupos de eucariotas, y que lo hizo a comienzos de su historia, mucho antes de que evolucionasen de las algas verdes. Sin embargo, la importancia adaptativa de las alternancias de generación y su papel en la colonización con éxito de la tierra es aún motivo de debate. Recuerda esto

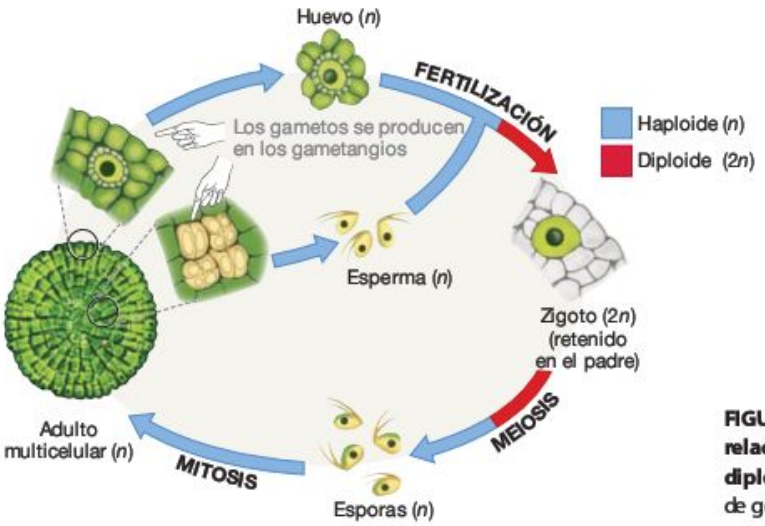


FIGURA 30.15 En las algas verdes que están bastante relacionadas con las plantas terrestres, solo el zigoto es diploide. Los coleochaetes y las carofíceas no tienen alternancia de generaciones. La fase multicelular es haploide.

cuando estudies la alternancia de generaciones en las plantas terrestres: estás analizando uno de los mayores problemas sin resolver de la biología contemporánea.

La alternancia de generaciones involucra siempre la misma secuencia básica de efectos, ilustrada en la **Figura 30.16.** Para repasar cómo funciona este tipo de ciclo vital, pon tus dedos en el gametofito de la figura y sigue el ciclo en el sentido de las agujas del reloj para recorrer los cinco eventos clave que aparecen a continuación:

1. Los gametofitos producen gametos por mitosis. Tanto los gametofitos como los gametos son haploides.
2. Dos gametos se unen durante la fertilización para formar un zigoto diploide.
3. El zigoto se divide por mitosis y se hace un esporofito multicelular diploide.
4. El esporofito produce esporas por meiosis. Las esporas son haploides.
5. Las esporas se dividen por mitosis y se convierten en gametofitos haploides.

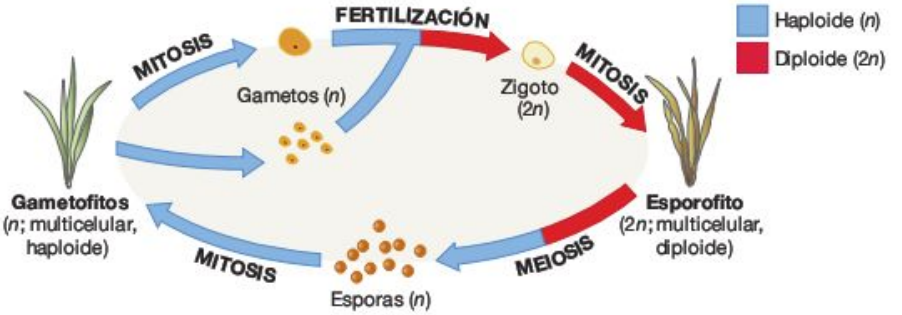
Una vez que has seguido el ciclo con éxito, piensa durante un momento en las diferencias entre un zigoto y una espora. Ambos son células únicas que se dividen por mitosis para formar un individuo multicelular. Los zigotos, sin embargo, resultan de la fusión de dos células, como por ejemplo de un espermatozoide y un huevo. Las esporas no están formadas por la fusión de dos células. Además, los zigotos producen esporofitos mientras que las esporas producen gametofitos. Las esporas se producen dentro de estructuras llamadas esporangios mientras que los gametos se producen dentro de gametangios.

La alternancia de generaciones puede ser un tema difícil de dominar por dos razones: (1) es desconocido porque no sucede en los seres humanos o en otros animales, y (2) la formación de gametos empieza con la mitosis, no con la meiosis, como lo hace en los animales (véase Capítulo 12). Si comprendes los principios básicos de la alternancia de generaciones, deberías ser capaz de dibujar un ciclo de la vida que empezase con un gametofito que produjese gametos, el cual entonces se funde para formar un zigoto, que germina para formar un esporofito, que produce esporas a través de la meiosis y germina para formar un gametofito. Deberías ser capaz de etiquetar el gametofito, los gametos, el zigoto, el esporofito y las esporas, e indicar dónde sucede la meiosis.

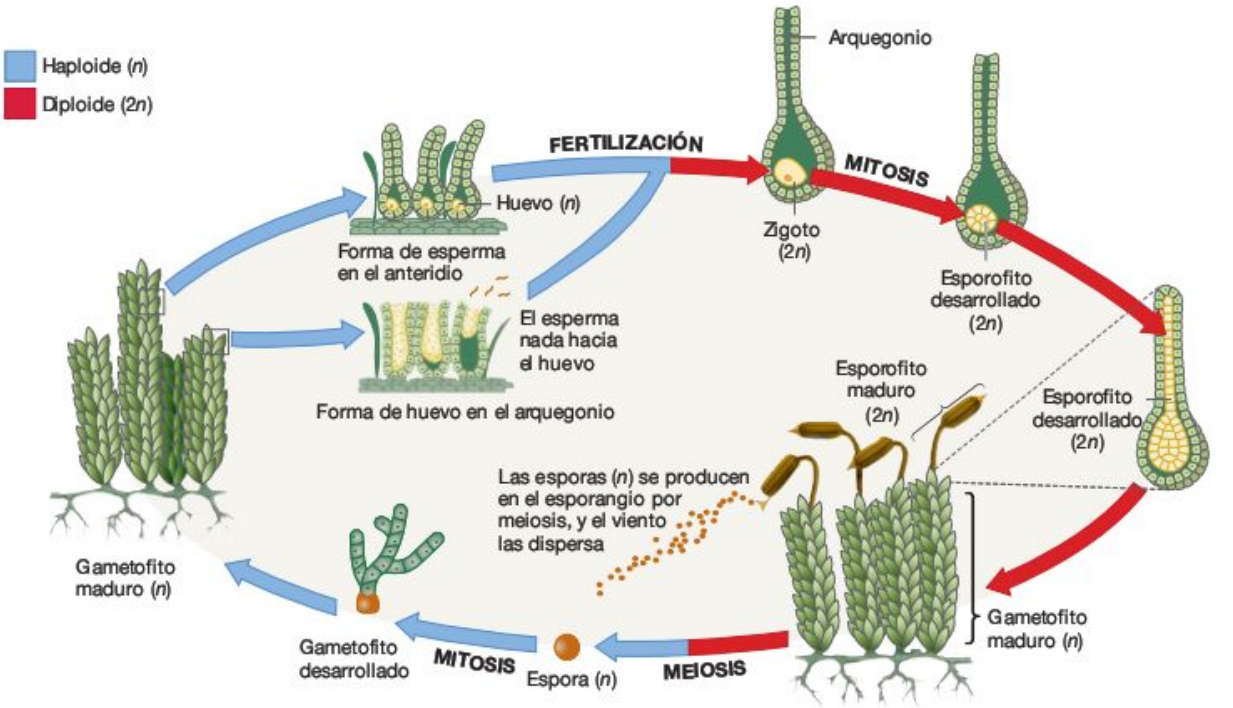
La tendencia del gametofito dominante al esporofito dominante en los ciclos vitales Los cinco pasos ilustrados en la Figura 30.16 suceden en todas las especies con alternancia de generaciones. Pero en las plantas, la relación entre el gametofito y el esporofito es muy variable.

En las plantas no vasculares como los musgos, el esporofito es pequeño, vive poco y depende mucho de los gametofitos para nutrirse (**Figura 30.17a**). Cuando veas musgos que pa-

FIGURA 30.16 Todas las plantas terrestres experimentan una alternancia de generaciones. La alternancia de generaciones involucra siempre la misma secuencia de cinco eventos: (1) los gametofitos producen gametos haploides por mitosis; (2) los gametos se funden para formar un zigoto diploide; (3) los zigotos se desarrollan en un esporofito diploide; (4) los esporofitos producen esporas haploides por meiosis; y (5) las esporas evolucionan en gametofitos haploides.



(a) Musgos: los gametofitos tienen una vida larga y duradera. Los esporofitos dependen de los gametofitos para nutrirse.



(b) Helechos: los esporofitos tienen una vida larga y duradera pero, cuando son jóvenes, dependen de los gametofitos para nutrirse.

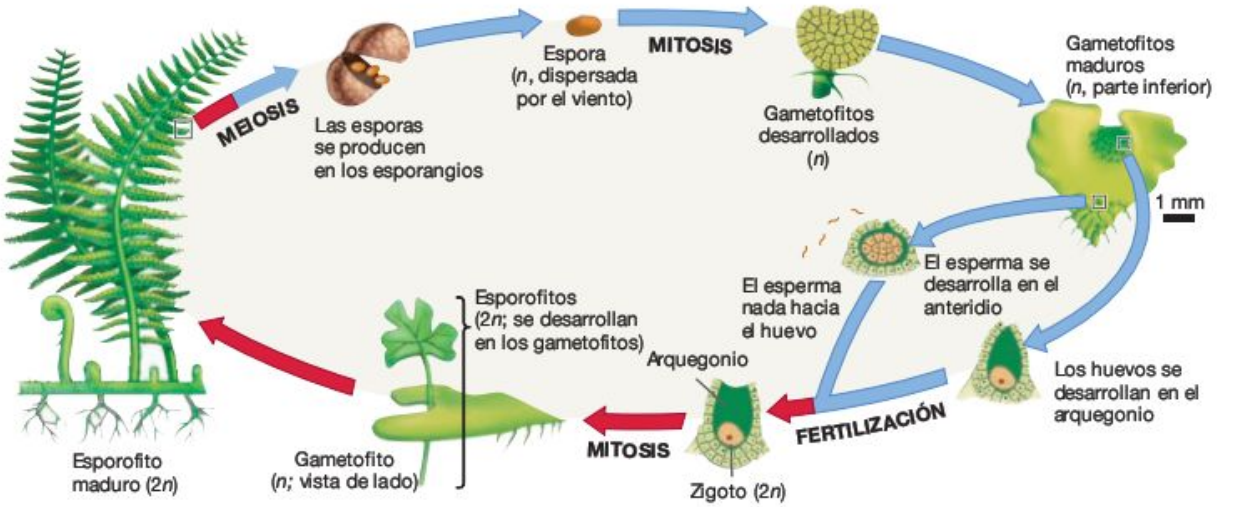


FIGURA 30.17 Los ciclos vitales dominados por los gametofitos se desarrollan pronto; los ciclos de vida dominados por los esporofitos se desarrollan más tarde. Los linajes más basales de las plantas terrestres, como los musgos, tienen gametofitos que son mucho más grandes y viven más que los esporofitos. En linajes más derivados, como los helechos, el esporofito es mucho más grade y vive más que los gametofitos.

PREGUNTA ¿Cómo puedes nombrar la aparición de esa alternancia de generaciones en esas especies?

PREGUNTA Las esporas y los zigotos son células únicas que se hacen adultas por la mitosis. ¿Cómo se diferencian?

rezcan hojas creciendo en el tronco de un árbol o en rocas como las de la fotografía que aparece al principio del capítulo, estarás viendo gametofitos. Ya que el gametofito vive mucho y produce la mayoría de los alimentos que necesita el individuo, se considera la parte dominante del ciclo de la vida.

Al contrario, en los helechos y en otras plantas vasculares el esporofito es mucho más largo y vive durante más tiempo que el gametofito (véase **Figura 30.17b**). Los helechos que ves creciendo en los jardines o en los bosques son esporofitos. Deberías buscar bastante para encontrar sus gametofitos, que suelen tener solo unos milímetros de diámetro. Como aprenderás más adelante en este capítulo, los gametofitos de las gimnospermas y angiospermas son incluso más pequeños, son microscópicos. Se dice que los helechos y otras plantas vasculares tie-

(a) Gametofitos y esporofitos antocerotas.

(b) Gametofitos y esporofitos en las colas de caballo.

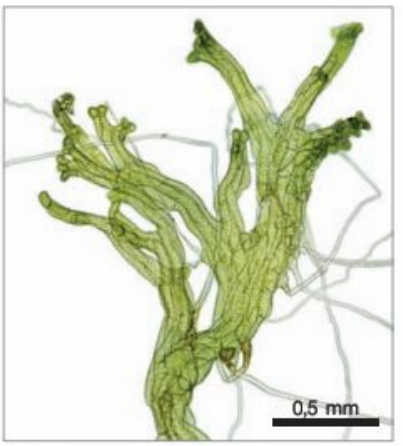


FIGURA 30.18 La reducción de los gametofitos es una de las tendencias más fuertes en la evolución de las plantas terrestres. (a) Una antocerota muestra el esporofito emergiendo del gametofito. **(b)** La misma especie de cola de caballo como un gametofito diminuto y un esporofito macroscópico.

EJERCICIO En los apartados (a) y (b), identifica cuál es el gametofito y cuál es el esporofito.

nen un ciclo vital dominado por un esporofito. Si entiendes la diferencia entre los ciclos vitales de un gametofito dominante y de un esporofito dominante, deberías ser capaz de examinar las fotos de las antocerotas (una planta no vascular) y de las colas de caballo (una planta vascular) en la **Figura 30.18,** e identificar el gametofito y el esporofito.

El cambio de un ciclo vital dominado por gametofitos a un ciclo vital dominado por esporofitos es una de las tendencias más sorprendentes de la evolución de las plantas terrestres. Para explicarlo, se realizan hipótesis sobre que los ciclos vitales dominados por los esporofitos fueron provechosos ya que las células diploides pueden responder a situaciones ambientales diferentes de forma más efectiva que las células haploides, en especial si el individuo es heterocigoto en muchos genes. Sin embargo, esta idea tiene que probarse aún, ya que todavía se considera un tema misterioso. Si puedes ofrecer alguna explicación sobre que la alternancia de generaciones evolucionó en las plantas y por qué se da la tendencia de gametofito y esporofito dominantes, y si tus ideas se basan en pruebas consistentes, el resultado se celebraría en el mundo entero.

Heterosporas Además de los ciclos vitales dominados por los esporofitos, otra innovación importante hallada en las plantas con semillas es la **heterospora,** la producción de dos tipos distintos de estructuras productoras de esporas y de este modo dos tipos distintos de esporas. Algunas licofitas y pocos helechos son heterosporas, pero todas las plantas no vasculares y la mayoría de las plantas vasculares que no tienen semillas son **homosporas,** es decir, que producen un solo tipo de esporas. Las especies de homosporas producen esporas que se convierten en gametofitos bisexuales. Los gametofitos bisexuales producen tanto huevos como esperma (**Figura 30.19a**).

Los dos tipos de estructuras que producen esporas se encuentran a menudo en el mismo individuo. Los microsporangios son estructuras productoras de esporas que producen microsporas. Las **microsporas** se convierten en gametofitos masculinos, que producen gametos pequeños llamados espermatozoides. Los megasporangios son estructuras que producen megasporas. Las **megasporas** se convierten en gametofitos masculinos y producen gametos más grandes llamados huevos (**Figura 30.19b**). Así, los gametofitos de las plantas con semillas son masculinos o femeninos, pero nunca los dos.

La evolución de las heterosporas fue un evento clave en la evolución de las plantas terrestres, ya que hizo posible la adaptación más importante para vivir en entornos secos, el polen.

Polen Las plantas no vasculares y los linajes más antiguos de plantas vasculares, como los helechos, tienen gametos masculinos que nadan hacia el huevo para dar lugar a la fertilización. Para que una célula de esperma nade hacia el huevo y lo fertilice, tiene que haber una lámina de agua entre el gametofito masculino y el femenino, o una gota de lluvia tiene que salpicar el esperma en el gametofito femenino. En las especies que viven en ambientes secos, que ocurra esto es raro. Las plantas terrestres rompieron definitivamente con sus orígenes acuáticos y pudieron reproducirse de forma eficaz en ambientes secos cuando se desarrolló una estructura que pudiese mover sus gametos sin la ayuda del agua.

(a) Las plantas no vasculares y la mayoría de las plantas vasculares sin semillas tienen una misma espora.

(b) Las plantas con semillas tienen esporas distintas.

FIGURA 30.19 Las plantas con esporas distintas producen esporas femeninas y masculinas que son diferentes morfológicamente.

En las plantas con semillas heterosporas, la microspora germina para formar un gametofito masculino diminuto que está rodeado por una capa de esporopolenina dura y resistente a la desecación. La estructura resultante se llama **grano de polen.** Los granos de polen pueden estar expuestos al aire durante largos periodos de tiempo sin que se mueran o deshidraten. Son también lo suficientemente pequeños para llegar a los gametofitos femeninos gracias al viento o a los animales. Al llegar cerca del huevo, los gametofitos masculinos liberan las células de esperma que realizan la fertilización.

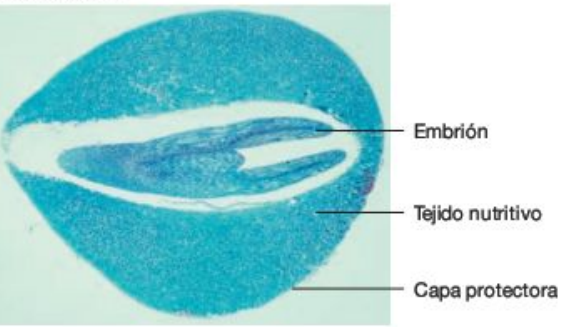
Cuando el polen se ha desarrollado, las plantas heterosporas pierden su dependencia del agua para realizar la fertilización. En lugar de nadar hacia el huevo como una célula de esperma al descubierto, sus gametofitos diminutos llegan a la parte más alta.

Semillas La evolución de gametangios grandes evitó que se secasen los huevos y el esperma de las plantas terrestres. La retención de embriones permitió que las crías se nutriesen directamente de sus padres, y el polen posibilitó que tuviese lugar la fertilización sin que hubiese agua. Aunque la retención de embriones asegura que las crías estén nutridas, esto tiene una desventaja: en los helechos y en las colas de caballo, los esporofitos tienen que vivir en el mismo lugar que sus padres gametofitos. Sin embargo, las plantas con semillas superan esta limitación ya que sus embriones son portátiles y se pueden dispersar a lugares nuevos.

Una **semilla** es una estructura que incluye un embrión y un suministro de alimentos rodeado por una capa dura (**Figura 30.20a**). Las semillas permiten que los embriones se dispersen a lugares nuevos, lejos de las plantas madres. Al igual que los huevos de las aves, las semillas proporcionan una funda protectora para el embrión y una reserva de nutrientes suministrada por la madre. Además, las semillas están pegadas a menudo a estructuras que ayudan en la dispersión por el viento, agua o animales (**Figura 30.20b**).

La evolución de las heterosporas, el polen, y las semillas desencadenó una radiación drástica de plantas con semillas que empezó hace unos 290 millones de años. Para asegurarte de que comprendes estos procesos y estructuras clave, estudia el ciclo vital del pino dibujado en la **Figura 30.21.** Empezando con la esporofita de la izquierda, recuerda que esta y muchas otras especies de gimnospermas tienen estructuras separadas, llamadas conos, donde se desarrollan los microsporangios y los megasporangios. En este caso, los dos tipos de esporas asociados con las heterosporas se desarrollan en conos separados. Los microsporangios contienen una célula que se divide por meiosis para formar microsporas, que se dividen entonces por mitosis para formar granos de polen, gametofitos masculinos diminutos. Los megasporangios se encuentran dentro de estructuras protectoras llamadas óvulos y contienen una célula madre que se divide por meiosis para formar una megaspora. La megaspora experimenta la mitosis para formar el gametofito femenino, que contiene las células de los huevos. Fíjate que el gametofito femenino se queda pegado al esporofito cuando los granos de polen llegan y producen esperma que fertiliza el huevo. Las semillas maduran cuando el embrión se desarrolla y las células que derivan del gametofito femenino se empaquetan con los nutrientes suministrados por el esporofito. Cuando las semillas se dispersan y germinan, el ciclo de la vida empieza de nuevo.

(a) Las semillas albergan un embrión y un suministro de alimentos.



(b) Las semillas se dispersan por el viento, el agua y los animales.

FIGURA 30.20 Las semillas contienen un embrión y un suministro de alimentos que puede dispersarse. (a) Las semillas están formadas por un embrión, una reserva de hidratos de carbono o tejidos con nutrientes ricos en aceite y una capa protectora. **(b)** Las semillas se encuentran a menudo en estructuras que facilitan la dispersión por el viento, agua o animales.

Flores Las plantas con flor, o angiospermas, son las plantas terrestres contemporáneas más diversas. Se han descrito unas 250.000 especies y cada año se descubren más. Su éxito en términos de distribución geográfica, número de individuos y de especies gira en torno a un órgano reproductivo, la **flor.**

Las flores contienen dos estructuras reproductoras clave: los estambres y los carpelos (**Figura 30.22**). Son los responsables de las heterosporas. Un **estambre** incluye una estructura llamada antera, donde se desarrollan los microsporangios. La meiosis tiene lugar dentro de los estos, formando microsporas que se dividen por mitosis para formar granos de polen. Por el contrario, el **carpelo** contiene una estructura protectora llamada **ovario** donde se encuentran los óvulos. La presencia de óvulos encerrados inspiró el nombre *angiosperma* («semillas encerradas») frente a *gimnosperma* («semillas al descubierto»). Al igual que en las gimnospermas, los óvulos contienen megasporangios. Una célula dentro del megasporangio se divide por meiosis para formar la megaspora, que se divide entonces por mitosis para formar un gametofito femenino.

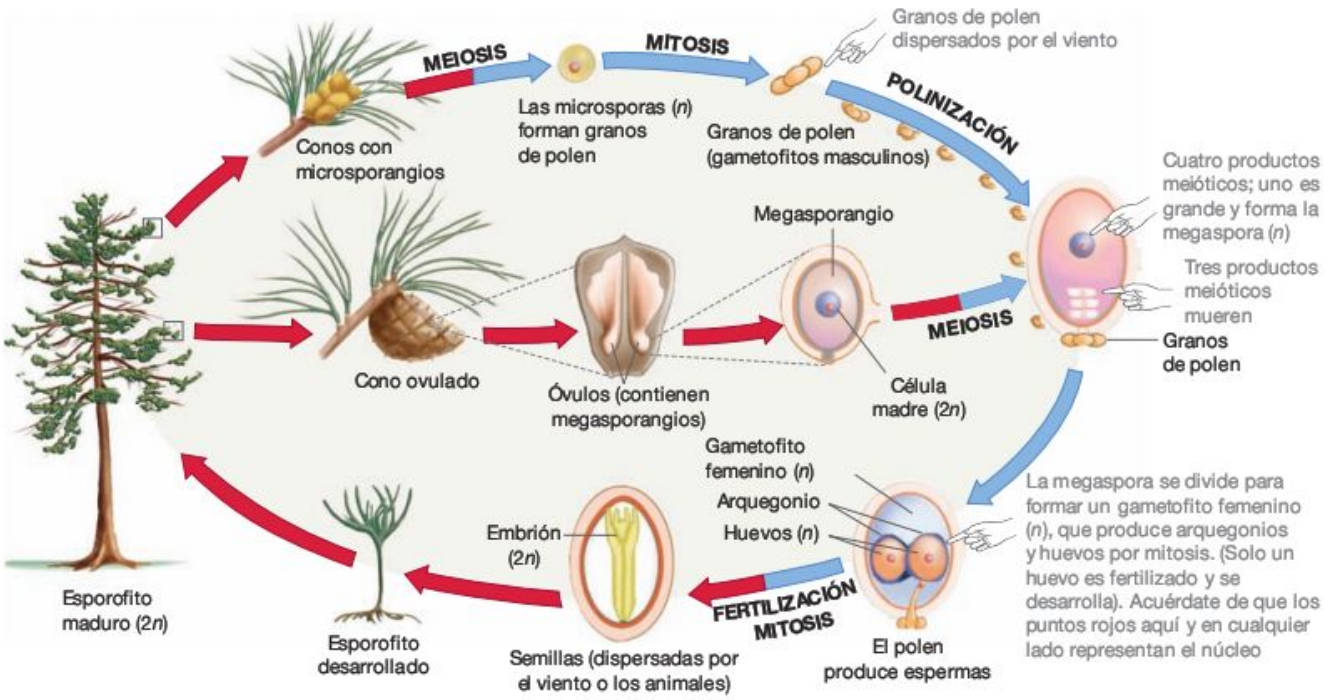


FIGURA 30.21 Las heterosporas en las gimnospermas: las microsporas producen granos de polen; las megasporas producen gametofitos femeninos.

PREGUNTA Compara este ciclo vital con el del helecho dibujado en la Figura 30.17. ¿Es el gametofito de la gimnosperma más grande, más pequeño, o más o menos del mismo tamaño que el gametofito de un helecho? Comparado con los helechos, ¿es el gametofito de la gimnosperma más o menos dependiente del esporofito para nutrirse?

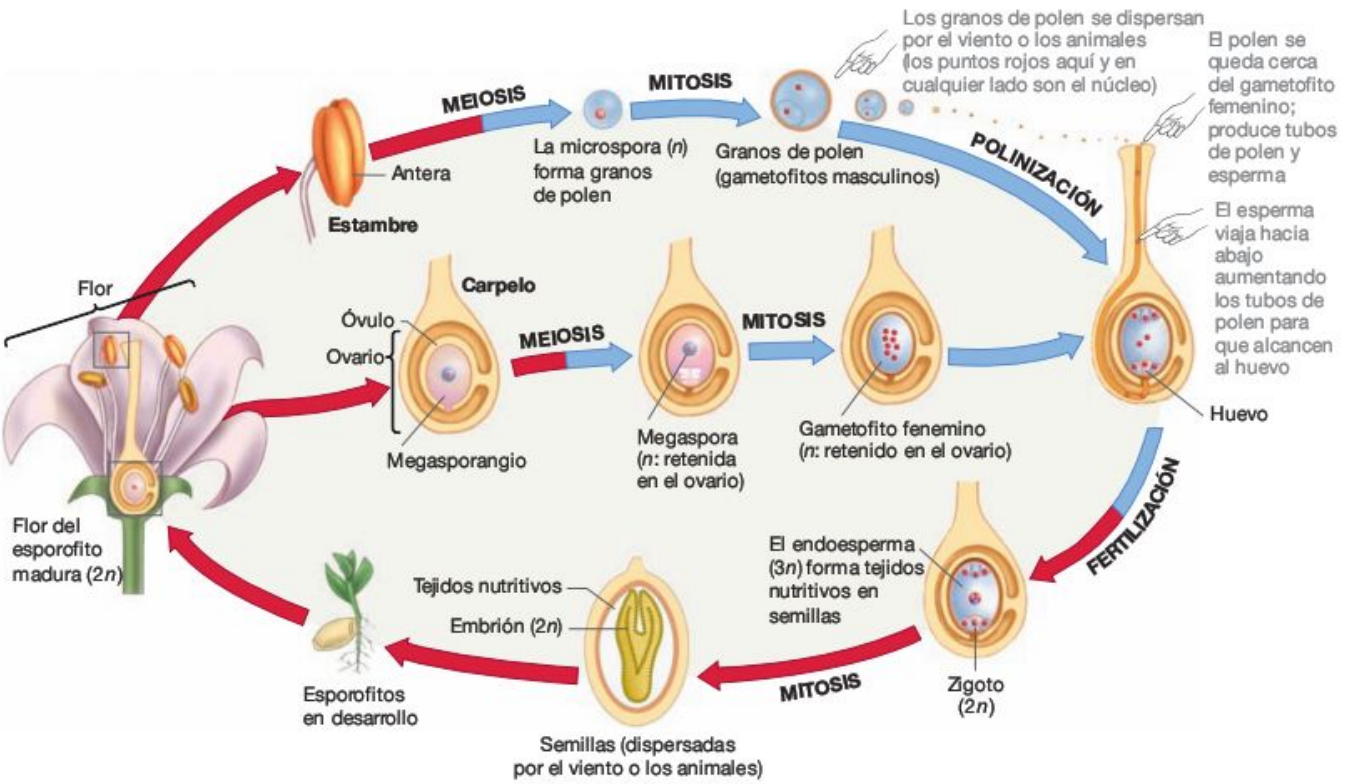


FIGURA 30.22 Las heterosporas y las angiospermas: las flores contienen microsporas y megasporas.

PREGUNTA Los granos de polen de las gimnospermas contienen generalmente de 4 a 40 células; los granos de polen de las angiospermas maduras contienen tres células. Los gametofitos femeninos de las gimnospermas contienen cientos de células; los gametofitos femeninos de las angiospermas contienen en general siete. ¿Entran en conflicto estas observaciones con la tendencia de gametofitos reducidos durante la evolución de las plantas terrestres, o son consecuentes con ellas? Explica tu respuesta.

Cuando un grano de polen llega a un carpelo y produce esperma, tiene lugar la fertilización, como se muestra en la parte derecha de la Figura 30.22. Sin embargo, en las angiospermas la fertilización involucra a dos células de esperma. Un esperma se funde con el huevo para formar el zigoto, mientras que un segundo esperma se funde con dos núcleos en el gametofito femenino para formar un tejido nutritivo triploide ($3n$) llamado **endosperma.** La implicación de los dos núcleos de esperma se conoce como **fertilización doble.**

La evolución de la flor es una elaboración de heterosporas. La innovación clave fue la evolución del ovario, que ayuda a proteger a los gametofitos femeninos de los insectos y de otros depredadores. La fertilización doble es otra innovación sorprendente asociada con las flores, pero su importancia adaptativa no está todavía muy bien entendida. La explicación del significado de la fertilización doble es otro reto importante para los biólogos que estén interesados en comprender la diversificación de las plantas terrestres.

Sin embargo, la historia de las flores no termina con el ovario. Una vez que los estambres y los carpelos se desarrollaron, unas hojas modificadas llamadas **sépalos** y **pétalos** los encerraron. Las cuatro estructuras se diversifican para producir una fantástica serie de tamaños, formas y colores (desde rosas rojas hasta violetas azules). Las células especializadas de las flores también empiezan a producir una gran variedad de aromas.

Para explicar estas observaciones, los biólogos formulan hipótesis sobre que las flores son adaptaciones para aumentar la probabilidad de que un animal lleve a cabo la **polinización,** el traspaso del polen desde el estambre de un individuo al carpelo de otro individuo. En lugar de dejar la polinización a un agente indirecto como el viento, la hipótesis es que la selección natural favorece las estructuras que recompensan a los animales, normalmente insectos, por llevar el polen directamente desde una flor hasta otra. Bajo la hipótesis de la polinización dirigida, la selección natural favorece los colores, formas y aromas de las plantas que triunfan en tipos particulares de atracción de los polinizadores. Un polinizador es un animal que dispersa el polen. Los polinizadores se sienten atraídos por las flores porque les proporcionan alimentos en forma de polen rico en proteínas o fluidos ricos en azúcar, conocidos como **néctar.** De este modo, la relación entre las plantas florales y sus polinizadores tiene beneficios mutuos. El polinizador obtiene alimento; la planta obtiene sexo (fertilización).

¿Qué prueba apoya la hipótesis de que las flores varían en tamaño, estructura, aroma y color para atraer a distintos polinizadores? El primer tipo de prueba tiene correlación con la naturaleza. En general, las características de una flor se correlacionan de cerca con las características de su polinizador. Algunos ejemplos ayudarán a subrayar este punto:

- La flor de carroña de la **Figura 30.23a** produce moléculas que huelen a carne podrida. El aroma atrae a las moscas carroñeras, que ponen sus huevos normalmente en cadáveres animales. En efecto, las plantas engañan a las moscas. Mientras buscan un lugar donde poner sus huevos en la flor, las moscas se llenan de polvo de polen. Si las moscas están llevando ya polen hasta una flor de carroña diferente, es probable que deposite granos de polen cerca del gametofito femenino de las plantas. De esta forma, las moscas carroñeras polinizan la planta.

(a) Las flores carroñeras huelen a carne podrida y atraen a las moscas carroñeras.

(b) Las flores polinizadas por colibrís son rojas y tienen tubos largos con néctar en la base.

(c) Las flores polinizadas por abejorros son normalmente de color morado vivo.

FIGURA 30.23 Las flores con formas, colores y fragancias diferentes atraen a distintos polinizadores.

- Las flores que son polinizadas por los colibrís tienen por lo general pétalos que forman estructuras largas tubulares que se corresponden en tamaño y forma con el pico de los colibrís (**Figura 30.23b**). Cuando estos visitan la flor, insertan sus picos y recolectan el néctar. En el proceso, transfieren granos de polen pegados a sus gargantas o caras.
- Las flores polinizadas por colibrís también suelen tener pétalos rojos (Figura 30.23b), mientras que las flores polinizadas por abejas suelen ser moradas o amarillas (**Figura 30.23c**). Los colibrís se sienten atraídos por el rojo; las abejas tienen una visión excelente de las terminaciones moradas y ultravioletas del espectro.

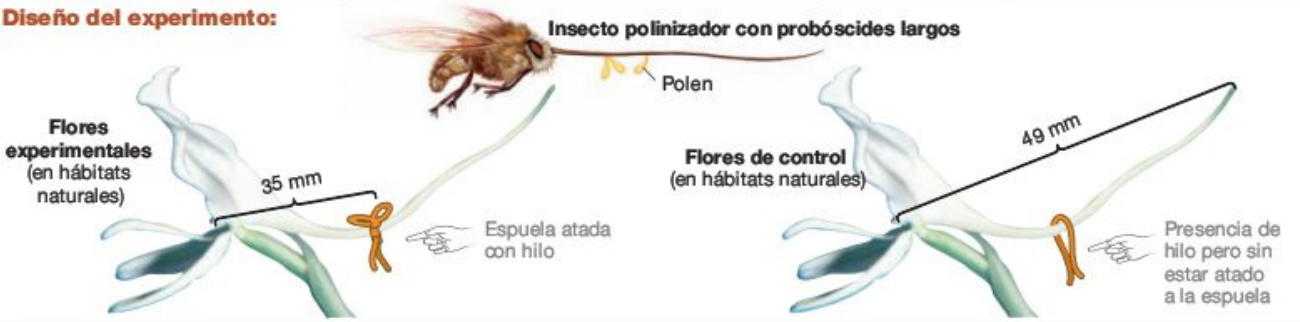
Experimento

Pregunta: ¿Afecta la forma de las flores al éxito de la reproducción?

Hipótesis: Una correlación entre la longitud de las espuelas de las flores y la longitud de los probóscides polinizadores aumenta el éxito de la reproducción en *Disa draconis*.

Hipótesis nula: Las correlaciones entre la longitud de las espuelas de las flores y la longitud de los probóscides polinizadores no tienen ningún efecto en el éxito de la reproducción en *Disa draconis*.

Diseño del experimento:



Predicción de la hipótesis para ser probada: La alteración de la longitud de las espuelas (y de este modo la forma de las flores) reducirá el éxito de la reproducción.

Predicción de la hipótesis nula: La alteración de la longitud de las espuelas (y de este modo la forma de las flores) no tendrá ningún impacto en el éxito de la reproducción.

Resultados:

	Espuelas acortadas	Espuelas normales
¿Qué fracción de las flores recibió polen? ($n = 59$)	17%	46%
¿Qué fracción de las flores tiene semillas? ($n = 56$)	18%	41%

Las flores con espuelas normales tienen mayor éxito en la reproducción

Conclusión: En estas especies, la forma de las flores, especialmente la longitud de las espuelas, afecta al éxito de la reproducción.

FIGURA 30.24 La importancia adaptativa de la forma de las flores: una prueba experimental. Las espuelas de las flores experimentales *D. draconis* se ataron con un hilo a 35 mm de la apertura; las espuelas de las flores de control tenían un trozo de hilo atado sin apretar alrededor de ellas, pero consiguió espuelas normales con una media de 49 mm.

PREGUNTA Si la longitud de las espuelas no tuviera efecto en el éxito de la reproducción, ¿cómo aparecerían los datos de la tabla?

PREGUNTA ¿Por qué se molestaron los investigadores en poner hilo alrededor de las flores de control?

La hipótesis sobre la polinización directa tiene también un gran apoyo experimental. Considera, por ejemplo, los trabajos recientes sobre las orquídeas sudafricanas llamadas *Disa draconis*. La longitud del tubo largo, o espuela, localizado en la parte trasera de la flor varía entre las poblaciones de estas especies. Como predijo la hipótesis sobre la polinización directa, cada población es polinizada por un insecto diferente. Las plantas con espuelas cortas que crecen en lugares montañosos son polinizadas por especies de insectos que tienen probóscides relativamente cortas. (Una *probóscide* es una parte de la boca especializada que se encuentra en algunos insectos. Cuando está extendida, funciona como una pajita para chupar néctar u otros líquidos). Las orquídeas con espuelas largas que crecen en claros arenosos bajos son polinizadas por insectos que tienen una probóscide particularmente larga.

Para comprobar la hipótesis de que la longitud de las espuelas afecta al éxito de la polinización, los investigadores acortaron de forma artificial las espuelas de los individuos de una población de espuelas largas (**Figura 30.24**). Los biólogos hicieron esto atando las espuelas de flores seleccionadas al azar con un trozo de hilo, por lo que las moscas no podían llegar al final de la espuela. La idea era que las moscas no tuviesen contacto con los órganos reproductores de las flores cuando insertasen sus probóscides dentro del tubo acortado. Los biólogos dejaron cerca flores solas pero colocaron un trozo de hilo cerca de la espuela. Como indican los datos del cuadro «Resultados» de la Figura 30.24, las flores con espuelas cortas reciben mucho menos polen y ponen muchas menos semillas que las flores con espuelas de una longitud normal. Estos datos apoyan consistentemente la hipótesis de que la longitud de las espuelas es una adaptación que aumenta la frecuencia de polinización por insectos concretos. Basándose en resultados como estos, los biólogos mantienen que la espectacular diversidad de las angiospermas resulta, al menos en parte, de la selección natural ejercida por la misma diversidad espectacular de insectos, mamíferos y aves polinizadores.

Frutas La evolución de los ovarios fue un evento importante en la diversificación de las plantas terrestres, pero no solo porque protegió a los gametofitos femeninos de las angiospermas.

(a) Las frutas proceden de los ovarios y contienen semillas.

(b) Muchas frutas son dispersadas por los animales.

FIGURA 30.25 Las frutas proceden de los ovarios hallados en las angiospermas. (a) Una vaina de un guisante es uno de los tipos más sencillos de frutas. **(b)** La pared del ovario se hace a menudo lo suficiente gruesa, carnosa y nutritiva como para atraer a animales que dispersan las semillas que contiene.

Esto también hizo posible la evolución de las frutas. Una **fruta** es una estructura derivada de un **ovario** y encierra una o más semillas (**Figura 30.25a**). Los tejidos derivados de los ovarios son a menudo nutritivos y de colores llamativos. Los animales comen este tipo de frutas, digieren los tejidos nutritivos que rodean las semillas, y dispersan las semillas con sus heces (**Figura 30.25b**). En otros casos, los tejidos derivados de los ovarios ayudan a que se dispersen las frutas por el viento o el agua. La evolución de las flores hizo que la polinización eficaz fuese posible; la evolución de las frutas hizo que la dispersión eficaz de las semillas fuese posible.

La lista de adaptaciones que permite que las plantas terrestres se reproduzcan en entornos secos es impresionante; la **Figura 30.26** lo resume. Una vez que las plantas terrestres tienen tejidos vasculares y pueden crecer en lugares secos, la historia de su diversificación gira en torno a rasgos que permitieron que las células de los espermas alcanzasen los huevos eficientemente y ayudasen a que las semillas se dispersaran a lugares nuevos.

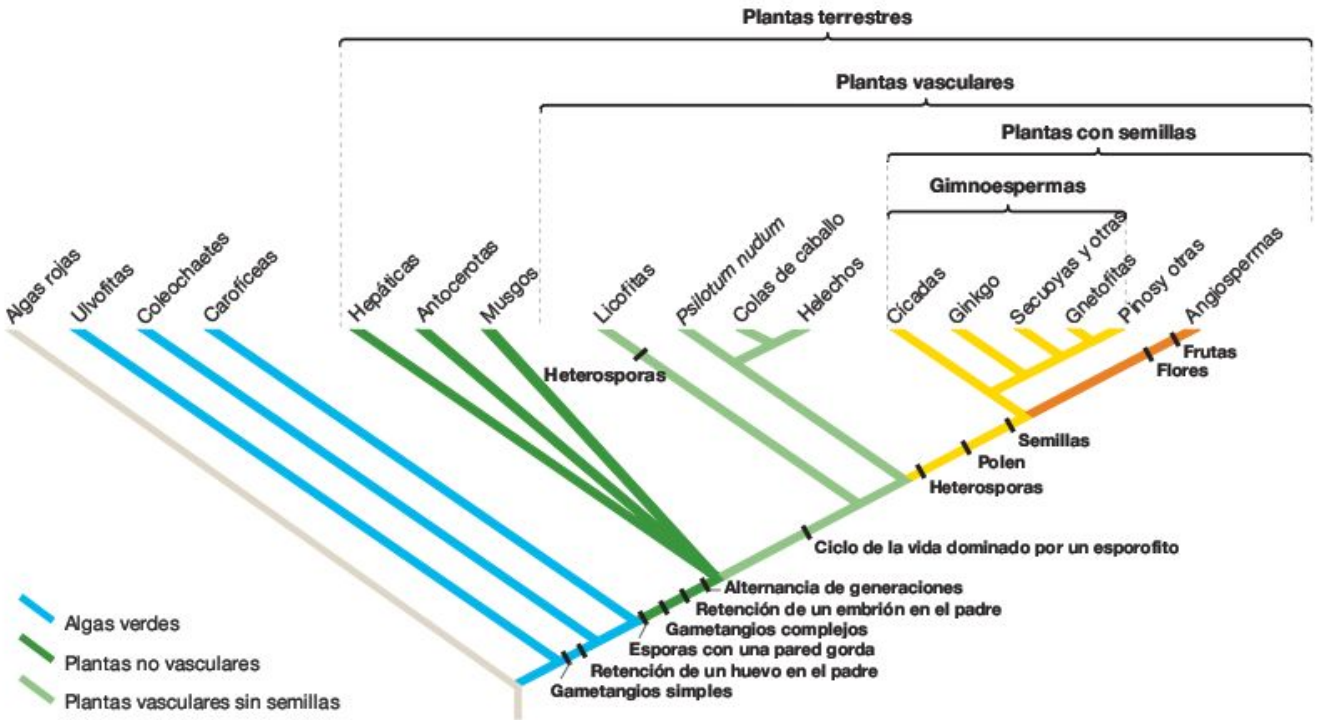


FIGURA 30.26 Las innovaciones evolutivas permitieron que las plantas se reprodujesen de forma eficiente en la tierra.

EJERCICIO Coníferas, pinos, gnetofitas y angiospermas son las únicas plantas terrestres que no tienen esperma flagelado que nada hacia el huevo (al menos a corta distancia). Marca la pérdida de esperma flagelado en el árbol.

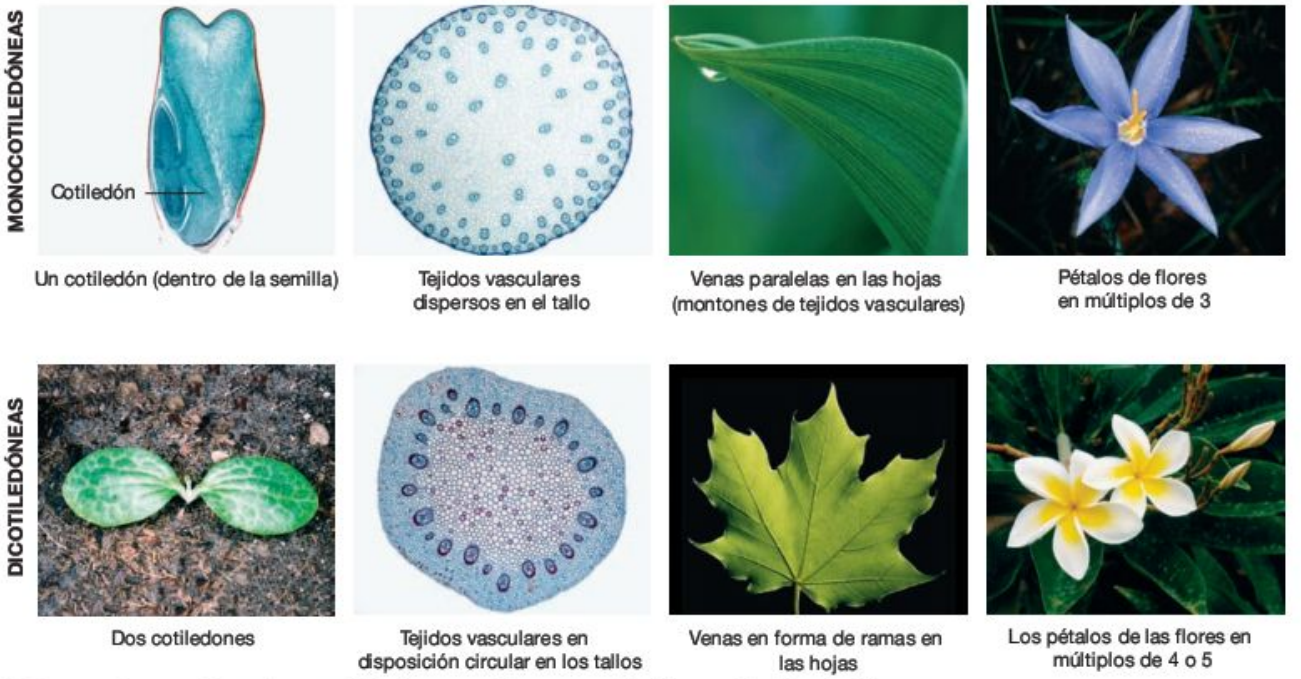


FIGURA 30.27 Cuatro diferencias morfológicas entre las monocotiledóneas y las dicotiledóneas.

La radiación de las angiospermas

Durante los últimos 125 millones de años, la diversificación de las plantas terrestres ha sido realmente sobre las angiospermas. Las angiospermas representan una de las mayores adaptaciones radiactivas de la historia. Como señala el Capítulo 27, una **radiación adaptativa** sucede cuando un único linaje produce un gran número de especies descendientes que se adaptan a una gran variedad de hábitats. La diversificación de las angiospermas está asociada con tres adaptaciones clave: (1) vasos, (2) flores y (3) frutas. En conjunto, estos rasgos permiten que las angiospermas transporten agua, polen y semillas de forma efectiva. Basándose en estas afirmaciones, no es de sorprender que la mayoría de las plantas terrestres que están vivas hoy en día sean angiospermas.

Según las bases de los rasgos morfológicos, las 250.000 especies de angiospermas identificadas a día de hoy se han clasificado tradicionalmente en dos grandes grupos: las **monocotiledóneas** y las **dicotiledóneas.** Algunas monocotiledóneas familiares son hierbas, orquídeas, palmeras y lirios; las dicotiledóneas más familiares incluyen rosas, ranúnculos, margaritas, robles y arces. Los nombres de los dos grupos se inspiraron en las diferencias de una estructura llamada cotiledón. Un **cotiledón** es la primera hoja que se forma en el embrión de una planta. Como muestra la **Figura 30.27,** las monocotiledóneas tienen un solo cotiledón (visible dentro de la semilla) mientras que las dicotiledóneas tienen dos cotiledones (visibles en plantas recién germinadas). La figura también destaca otras grandes diferencias morfológicas observadas en las monocotiledóneas y en las dicotiledóneas, en relación al orden de los tejidos vasculares y de las venas de las hojas y las características de las flores.

Sin embargo, podría ser engañoso pensar que todas las especies de las plantas con flor están dentro de uno de estos dos grupos, tanto las monocotiledóneas como las dicotiledóneas. Estudios recientes han mostrado que las dicotiledóneas no forman un grupo natural derivado de un antepasado común y todos sus descendientes. Para subrayar este punto, consideremos la filogenia ilustrada en la **Figura 30.28.** Estas relaciones fueron estimadas en comparación con las secuencias de varios genes que comparten todas las angiospermas. Date cuenta de que las especies con características parecidas a las dicotiledóneas están dispersas alrededor de los árboles filogenéticos de las angios-

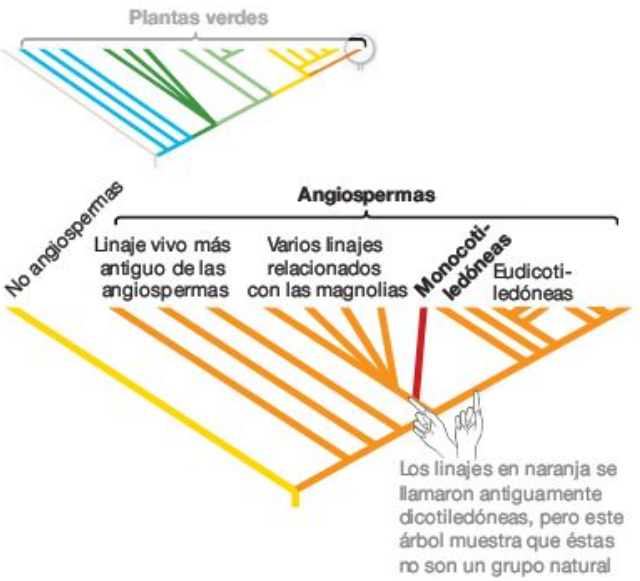


FIGURA 30.28 Las monocotiledóneas son monofiléticas, pero las dicotiledóneas son parafiléticas.

permas. Basándose en este análisis, los biólogos han concluido que, aunque las monocotiledóneas son monofiléticas, las dicotiledóneas no lo son. Por el contrario son parafiléticas.

Los biólogos han adaptado los nombres asignados a los linajes de angiospermas para reflejar este nuevo conocimiento filogénico. El cambio más importante de todos fue la identificación de las **eudicotiledóneas** («verdaderas dicotiledóneas») como un linaje en el que se encuentran rosas, margaritas y arces. Los taxonomistas de las plantas siguen trabajando en la comprensión de las relaciones a través del árbol filogenético de las angiospermas, y sin duda alguna habrá más cambios en los nombres a medida que aumente su conocimiento.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las plantas terrestres pudieron realizar la transición para crecer en entornos terrestres, donde la luz del sol y el dióxido de carbono abundan, basándose en una serie de innovaciones evolutivas.
- Las adaptaciones para poder crecer en la tierra incluyen cutículas, estomas y tejidos vasculares.
- Las adaptaciones para una reproducción eficaz en la tierra incluyen los gametangios, la retención de embriones en la madre, polen, semillas, flores y frutas.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué cada una de estas adaptaciones fue importante en la supervivencia o en la reproducción.
2) Hacer un mapa en el que marques dónde tuvo lugar cada una de estas innovaciones evolutivas en los árboles filogenéticos de las plantas verdes.

30.4 Linajes clave de plantas verdes

La evolución de la cutícula, los poros, los estomas, y los tejidos conductores de agua permitió que las plantas verdes creciesen en la tierra, donde los recursos para la fotosíntesis abundan. Una vez que las plantas verdes estuvieron en la tierra, la evolución de los gametangios, los embriones retenidos, el polen, las semillas y las flores posibilitaron que se reprodujesen de forma eficaz incluso si el entorno era muy seco. Las adaptaciones revisadas en la Sección 30.3 permitieron que las plantas terrestres realizasen la transición más importante del agua a la tierra en la historia.

Para explorar la diversidad de las plantas verdes con más detalle, echemos un vistazo a algunos de los grupos más importantes de algas verdes. Después hablaremos de los filos más importantes de las plantas terrestres dentro del contexto de sus grandes grupos morfológicos: plantas no vasculares, plantas vasculares sin semillas y plantas con semillas.

Algas verdes

Las **algas verdes** son un grupo parafilético que tiene un total de 7.000 especies. Sus cloroplastos verdes brillantes son parecidos a aquellos hallados en las plantas terrestres, con una membrana doble y clorofilas *a* y *b*, pero con relativamente pocos pigmentos accesorios. Al igual que las plantas terrestres, las algas verdes sintetizan almidón en los cloroplastos como un producto de reserva de la fotosíntesis y tienen una pared celular compuesta principalmente por celulosa. Las algas verdes son importantes productores primarios en las orillas cercanas a los océanos y en todos los lugares de agua dulce. Se hallan también en varios lugares exóticos, incluso en campos nevados en lugares elevados, bancos y témpanos de hielo. Estos lugares aparecen a menudo resaltados con colores brillantes debido a la gran concentración de algas verdes unicelulares (**Figura 30.29a**). Aunque estas células viven bajo temperaturas próximas a la congelación, producen todos sus alimentos por medio de la fotosíntesis.

Además, las algas verdes viven en una asociación cercana a otros organismos:

- Los **líquenes** son asociaciones estables entre algas verdes y hongos o entre cianobacterias y hongos, y suelen encontrarse en entornos terrestres que no tienen tierra, como en la corteza de los árboles o en las rocas sin vegetación (**Figura 30.29b**). Los hongos evitan que las algas o cianobacterias se sequen; a cambio, estas proporcionan azúcares

(a) Las algas verdes con pigmentos de caroteno rojo son las responsables de la nieve rosa.

(b) La mayoría de los líquenes son una asociación entre los hongos y las algas verdes.

(c) La mayoría de los protistas unicelulares son algas verdes.

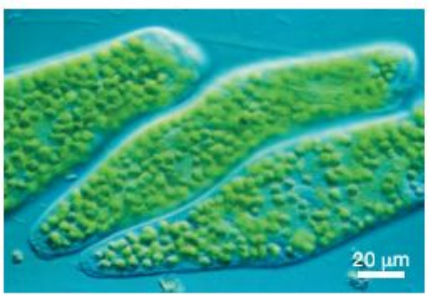


FIGURA 30.29 Algunas algas verdes viven en lugares inusuales.

producidos por la fotosíntesis. De las 17.000 especies de líquenes descritas hasta la fecha, alrededor de un 85 por ciento cuenta con algas verdes que son unicelulares o que crecen en filamentos largos. Los líquenes se exploran con más detalle en el Capítulo 31.

- Las algas verdes unicelulares son endosimbiontes comunes en los protistas planctónicos que viven en lagos y estanques (**Figura 30.29c**). Se considera que la asociación es de mutualista: las algas suministran alimento a los protistas y los protistas proporcionan protección a las algas.

Las algas verdes son un grupo grande y fascinante de organismos. Echemos un vistazo a solo tres de los numerosos linajes (**Figura 30.30**).

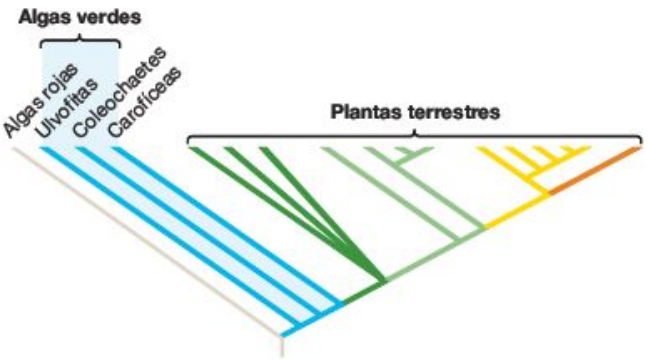


FIGURA 30.30 Las algas verdes son parafiléticas.

Algas verdes > Coleochaetophyceae (Coleochaetes)

Existen 19 especies en este grupo. La mayoría de los coleochaetes no son apenas visibles para el ojo humano sin ayuda y crecen igual de lisas que las hojas de las células (**Figura 30.31**). Se piensa que son multicelulares porque tienen células fotosintéticas y reproductivas especializadas y porque contienen **plasmodesmos,** estructuras presentadas en el Capítulo 8 que conectan las células adyacentes.

Los coleochaetes son exclusivamente algas de agua dulce que crecen pegadas a plantas acuáticas como los lirios de agua y totoras o sobre rocas sumergidas en lagos y estanques. Cuando crecen cerca de playas, están expuestas a menudo al aire cuando los niveles de agua disminuyen a finales de verano.

Reproducción La reproducción asexual es común en los coleochaetes e implica la producción de esporas flageladas. Durante la reproducción asexual, el padre retiene los huevos que se nutren después de la fertilización con la ayuda de las células de transferencia, una situación muy parecida a la observada en las plantas terrestres. En algunas especies los individuos masculinos producen solo espermatozoides, mientras que los individuos femeninos producen solo huevos.

Ciclo vital La alternancia de generaciones no tiene lugar. Los individuos multicelulares son haploides; la única fase diploide en el ciclo de la vida es el zigoto.

Impactos humanos y ecológicos Ya que están muy relacionados con las plantas terrestres, los investigadores interesados en cómo las plantas terrestres realizaron la transición desde el agua hasta la tierra estudian intensamente a los coleochaetes.

FIGURA 30.31 Los coleochaetes son hojas de células delgadas.

Algas verdes > Ulvophyceae (Ulvophytes)

Las ulvofitas son un grupo monofilético compuesto por varios subgrupos diversos e importantes, con un total de 4.000 especies. Los miembros de este linaje se clasifican desde unicelulares hasta multicelulares.

La mayoría de las grandes algas verdes de los hábitats que se encuentran a lo largo de las líneas costeras del océano son miembros de las ulvofitas. *Ulva*, lechuga de mar (**Figura 30.32**), es una especie marina representativa. Pero existen también grandes números de especies unicelulares o de especies pequeñas multicelulares que viven en el plancton de lagos y arroyos de agua dulce.

Reproducción La mayoría de las ulvofitas se reproducen tanto de forma asexual como sexual. La reproducción asexual involucra a menudo la producción de esporas que nadan con la ayuda de flagelos. La reproducción sexual da lugar normalmente a la producción de una fase de descanso, una célula que está inactiva en el invierno. En muchas especies los gametos no se llaman huevos y esperma porque tienen el mismo tamaño y forma. En la mayoría de las especies los gametos se vierten al agua, por lo que la fertilización tiene lugar fuera de las plantas madre.

Ciclo vital Muchas formas unicelulares son diploides solo como zigotos. La alternancia de generaciones tiene lugar en las especies multicelulares. Cuando tiene lugar la alternancia de generaciones, los gametofitos y los esporofitos pueden tener una apariciencia idéntica o diferente.

Impacto humano y ecológico Las ulvofitas son productores primarios importantes en entornos de agua dulce y en las áreas costeras de los océanos.

Ulva lactuca

FIGURA 30.32 Las algas verdes son productores primarios importantes en entornos acuáticos.

Algas verdes > Charaphyceae (Carofíceas)

Existen varios cientos de especies en este grupo. Se conocen como carofíceas ya que acumulan comúnmente corteza de carbonato de calcio ($CaCO_3$) sobre su superficie. Al igual que los coleochaetes, tienen plasmodesmos y son multicelulares. ● Deberías ser capaz de marcar el origen de los plasmodesmos en la Figura 30.30. (Esto no sucede en las ulvofitas). Algunas especies de carofíceas pueden tener un metro o más de longitud.

Las carofíceas son algas de agua dulce. Algunas especies están especializadas para crecer en aguas relativamente profundas, aunque la mayoría viven en aguas poco profundas cercanas a las orillas de lagos, playas o estanques.

Reproducción La reproducción sexual es común e implica la producción de gametangios multicelulares similares a los observados en las primeras plantas terrestres. Como en los coleochaetes, los huevos de las carofíceas están retenidos por la planta madre, la cual proporciona huevos con nutrientes antes de la fertilización. ● Deberías ser capaz de marcar el origen de la retención de huevos en la Figura 30.30. (Esto no sucede en las Ulvofitas).

Ciclo vital No se da alternancia de generaciones. Los individuos multicelulares son haploides; la única fase diploide del ciclo vital es el zigoto.

Impacto humano y ecológico Algunas especies forman grandes lechos en el fondo de lagos o estanques y proporcionan alimento para los patos y gansos así como alimento y cobijo para los peces (**Figura 30.33**). Son un buen indicador de que el agua no está contaminada.

Chara globularis (alta) y *C. fibrosa* (corta)

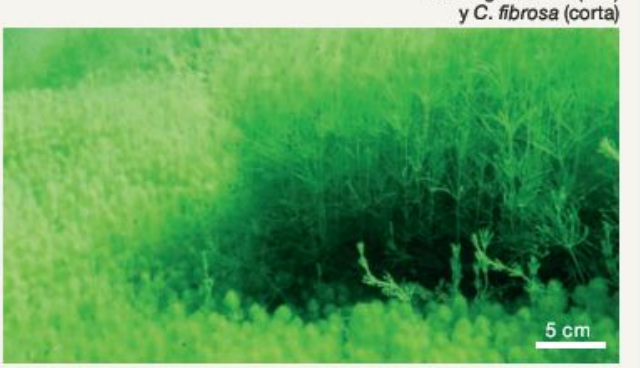


FIGURA 30.33 Las carofíceas pueden formar lechos en el fondo de los lagos.

Plantas no vasculares (briofitas)

Los linajes más basales de las plantas terrestres se conocen como **briofitas.** Las relaciones evolutivas entre los tres linajes con especies vivas, hepáticas, antocerotas y musgos no están aún claras (**Figura 30.34**).

Todas las especies de plantas no vasculares presentes hoy tienen un hábitat de crecimiento bajo. De hecho, es raro encontrar briofitas de más de 5 o 10 cm de altura. Los individuos están sujetos a la tierra, rocas o a la corteza de los árboles por estructuras llamadas **rizoides.** Ninguna briofita tiene tejidos vasculares con paredes celulares reforzadas con lignina. En los linajes presentes hoy en día, las células y los tejidos conductores de agua sencillos se hallan solo en algunos musgos. Todas las briofitas tienen esperma flagelado que nada hasta los huevos a través de gotas de agua o de pequeños charcos de la superficie de las plantas. Las esporas se dispersan gracias al viento.

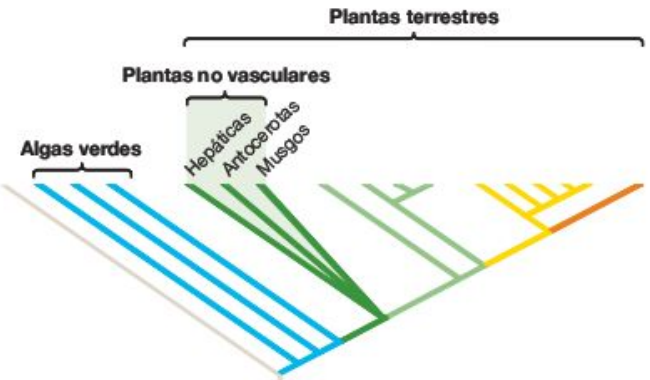


FIGURA 30.34 No se sabe bien si las briofitas son monofiléticas o parafiléticas.

Plantas no vasculares > Briophyta (Musgos)

Más de 12.000 especies de musgos han sido nombradas y descritas hasta la fecha, y todos los días se descubren especies nuevas, en especial en los trópicos. Los musgos se agrupan de manera informal con otros «briofitas» (hepáticas y antocerotas) pero están clasificados formalmente en su propio grupo monofilético: el filo Bryophyta.

Aunque los musgos son comunes en bosques húmedos, pueden abundar también en lugares más extremos, como desiertos y lugares expuestos al viento, lugares sin árboles en el Ártico, el Antártico, o las cumbres de montañas. En estas condiciones extremas, los musgos son capaces de prosperar ya que su cuerpo puede secarse mucho sin llegar a morir. Cuando el tiempo dificulta la fotosíntesis, los individuos se secan y se inactivan (**Figura 30.35a**). Cuando la lluvia llega o las temperaturas son más cálidas, las plantas se hidratan y empieza la fotosíntesis y la reproducción (**Figura 30.35b**).

Adaptaciones a la tierra Un subgrupo de musgos contiene tejidos conductores simples formados por células que están especializadas en el transporte de agua y alimentos. Pero como estas células no tienen paredes que estén reforzadas por lignina, no están consideradas como verdaderos tejidos vasculares. ● Deberías ser capaz de marcar el origen de las células y tejidos sencillos conductores de agua en este subgrupo de musgos en la Figura 30.34. Debido a que no tienen tejidos vasculares verdaderos, la mayoría de los musgos no son capaces de crecer más alto que unos pocos centímetros.

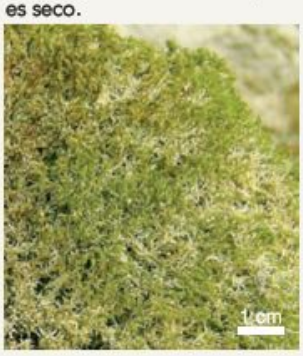
Reproducción La reproducción asexual tiene lugar a menudo por la fragmentación, lo que significa que las piezas de los gametofitos que están descompuestas por el viento o los animales pueden empezar a crecer de forma independiente. En muchas especies, la reproducción sexual no puede involucrar la autofertilización ya que los sexos están separados, es decir, que una planta individual produce solo huevos en los arquegonios o solo esperma en los anteridios. Un esporofito típico produce más de 50 millones de esporas diminutas. El viento suele distribuir las esporas.

Ciclo vital El ciclo vital de los musgos es parecido al de las hepáticas y antocerotas: el esporofito es retenido en el gametofito más largo y con una vida más larga y obtiene la mayoría de sus nutrientes del gametofito.

Impacto humano y ecológico Las especies en el género *Sphagnum* son a menudo abundantes en las plantas que viven en lugares húmedos del norte. Sin embargo, como los lugares ricos en *Sphagnum* tienen una temporada de crecimiento excepcionalmente corta, la descomposición de los musgos muertos y de otras plantas es lenta. Como resultado, se acumulan grandes depósitos de materia orgánica semidescompuesta, conocida como **turba.** Los investigadores estiman que las tierras de turba de todo el mundo almacenan unos 400.000 millones de toneladas métricas de carbono. Si las tierras de turba empiezan a quemarse o a decaer rápidamente debido al calentamiento global, el CO_2 liberado empeorará la tendencia a calentarse (véase Capítulo 54).

La turba se utiliza como un calentador tradicional y un combustible para cocinar en algunos países. Se utiliza mucho también como aditivo para la tierra de los jardines ya que el *Sphagnum* puede absorber más de 20 veces su peso en agua. Esta alta capacidad de contener agua se debe a la presencia de un gran número de células muertas en las hojas de estos musgos, que se llenan fácilmente con agua por los poros de sus paredes.

(a) Musgo cuando el tiempo es seco.



(b) Musgo cuando el tiempo es húmedo.

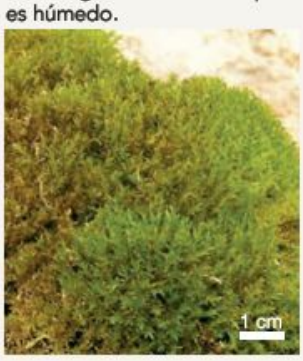


FIGURA 30.35 La mayoría de las especies de musgos pueden entrar en latencia cuando el ambiente es seco.

Plantas no vasculares > Hepaticophyta (Hepáticas)

Las hepáticas recibieron este nombre porque algunas especies nativas de Europa tienen hojas con forma de hígado. Según la *Teoría de las signaturas* medieval, Dios indicó que ciertas plantas deberían ser utilizadas al darles una apariencia distintiva. Así, se realizaron hipótesis sobre que las hepáticas eran beneficiosas para las enfermedades del hígado. (No lo son). Se conocen unas 6.500 especies. Se suelen encontrar creciendo en los suelos u orillas de los ríos de bosques húmedos, a menudo en esteras densas (**Figura 30.36**), o en los troncos o ramas de árboles tropicales.

Adaptaciones a la tierra Las hepáticas están cubiertas de cutícula. Algunas especies tienen poros que permiten el intercambio gaseoso; en especies que no tienen poros, la cutícula es muy delgada.

Reproducción La reproducción asexual tiene lugar cuando los fragmentos de las plantas están descompuestos y empiezan a crecer de forma independiente. Algunas especies producen también pequeñas estructuras llamadas **gemas** asexuales, durante la fase del gametofito. Las gemas maduras se caen de la planta madre por la lluvia y crecen en gametofitos independientes. Durante la reproducción sexual, el esperma y los huevos se producen en los gametangios.

Ciclo vital El gametofito es la fase del ciclo vital más larga y con más vida. Los esporofitos son pequeños, crecen directamente del gametofito y dependen del gametofito para nutrirse. Las esporas se despojan del esporofito y son llevadas por la lluvia y el viento.

Impacto humano y ecológico Cuando las hepáticas crecen en rocas sin hojas o en la corteza de un árbol, la muerte y descomposición de partes de sus organismos contribuye a las fases iniciales de formación de tierra.

Marchantia bryophyta

FIGURA 30.36 Las hepáticas crecen bien en hábitats húmedos.

Plantas no vasculares > Anthocerophyta (Antocerotas)

Las antocerotas recibieron su nombre porque sus esporofitos tienen un aspecto parecido a un cuerno (**Figura 30.37**). Han sido descritas unas 100 especies hasta la fecha.

Adaptaciones a la tierra Los esporofitos de las antocerotas tienen estomas. Se están llevando a cabo investigaciones para determinar si pueden abrir sus poros para permitir el intercambio de gases o cerrar sus poros para evitar la pérdida de agua durante intervalos de sequías.

Reproducción Depende de la especie, los gametofitos pueden contener solo arquegonios que producen huevos, solo anteridios que producen esperma, o ambos. Dicho de otro modo, los individuos de algunas especies son tanto femeninos como masculinos, mientras que en otras especies cada individuo posee ambos tipos de órganos reproductores.

Ciclo vital El gametofito es la fase con más vida del ciclo vital. Aunque los esporofitos crecen directamente del gametofito, son verdes porque sus células contienen cloroplastos. Los esporofitos fabrican algunos de sus propios alimentos pero también obtienen nutrición de los gametofitos. Las esporas se dispersan de la planta madre por el viento o la lluvia.

Impacto humano y ecológico Algunas especies esconden cianobacterias simbióticas que aseguran el nitrógeno.

Phaeocerus leavis

FIGURA 30.37 Las antocerotas tienen esporofitos con forma de cuerno.

Plantas vasculares sin semillas

Las plantas vasculares sin semillas son un grupo parafilético que constituye un nivel entre las plantas no vasculares y las plantas con semillas (**Figura 30.38**). Todas las especies de plantas vasculares sin semillas tienen tejidos y células conductoras que están reforzadas con lignina, formando tejidos vasculares. Los licofitos y colas de caballo del tamaño de un árbol abundan en el registro fósil, y los helechos de los árboles son todavía habitantes comunes de ciertos hábitats, como en las laderas montañosas o en los trópicos.

El esporofito es la fase más larga y con más vida del ciclo vital en todas las plantas vasculares sin semillas. Sin embargo, el gametofito es físicamente independiente del esporofito. Los huevos están retenidos en el gametofito, y el esperma nada hacia el huevo con la ayuda de los flagelos. Así, las plantas vasculares sin semilla dependen de la presencia de agua para reproducirse, necesitan bastante agua para formar una capa continua que «conecte» los gametofitos y permita que el esperma nade a los huevos. Los esporofitos se desarrollan en el gametofito y son alimentados por el gametofito cuando son pequeños.

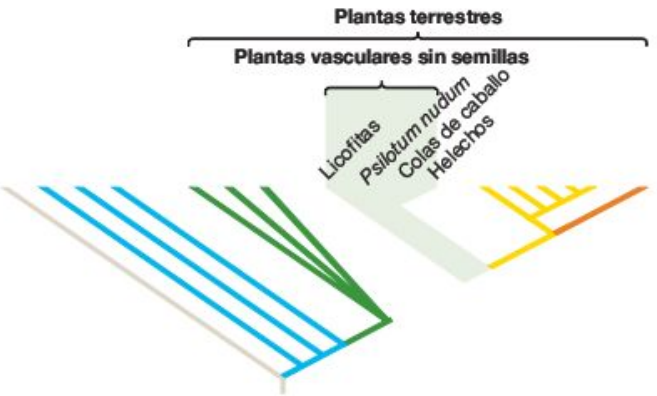


FIGURA 30.38 Las plantas vasculares sin semillas son parafiléticas.

Plantas vasculares > Lycophyta (Licofitas)

Aunque el registro fósil documente que las licofitas tenían 2 m de ancho y 40 m de alto, las 1.000 especies de licofitas que viven hoy son todas de estatura baja (**Figura 30.39**). La mayoría viven en el suelo de los bosques o en las ramas o troncos de árboles tropicales. Debido a su apariencia, suelen denominarse **pinos del suelo,** aunque no son pinos.

Adaptaciones a la tierra Las licofitas son el linaje de plantas terrestres más antiguo que tiene **raíces,** un sistema subterráneo de tejidos y órganos que sostiene la planta y es responsable de la absorción de agua y minerales nutritivos. Las raíces se diferencian de los rizoides observados en las briofitas porque las raíces contienen tejidos vasculares y así son capaces de conducir agua y nutrientes desde lugares subterráneos hasta las partes más altas de la planta. Las licofitas se distinguen por las estructuras con forma de hoja pequeñas llamadas micrófilos que se extienden desde los tallos. Deberías ser capaz de marcar el origen de los micrófilos en la Figura 30.38.

Reproducción La reproducción asexual puede tener lugar por fragmentación o gemas. Durante la reproducción sexual, las esporas de algunas especies se convierten en gametofitos bisexuales, es decir, que cada gametofito produce tanto huevos como esperma. En los géneros llamados *Selaginella* e *Isoetes,* sin embargo, las heterosporas tienen lugar y los gametofitos son masculinos o femeninos. No obstante, la autofertilización es muy rara en la mayoría de estas especies. Algunas licofitas tienen gametofitos masculinos y femeninos diferentes.

Especie *Lycopodium*

FIGURA 30.39 Las licofitas que viven hoy son de estatura baja.

Ciclo vital El gametofito de algunas especies vive totalmente bajo tierra y consigue sus nutrientes de hongos simbióticos. En algunas especies, los gametofitos viven de 6 a 15 años y dan lugar a un gran número de esporofitos con el tiempo.

Impacto humano y ecológico Las licofitas del tamaño de un árbol eran abundantes en los bosques donde se formó el carbón durante el periodo Carbonífero. En las plantas donde se quema el carbón, se genera electricidad al quemar troncos y hojas de licofitas fosilizadas.

Plantas vasculares > Psilotophyta (Psilotum nudum)

Solo dos géneros de *Psilotum nudum* están vivos hoy y existen quizá seis especies distintas. Los *Psilotum nudum* están restringidos a regiones tropicales y no tienen registro fósil. Su morfología es muy simple, con partes que están por encima de la tierra formadas por tallos ramificados que tienen extensiones diminutas y con forma de escama en vez de hojas (**Figura 30.40**).

Adaptaciones a la tierra Los *Psilotum nudum* no tienen raíces. Algunas especies obtienen la mayoría de sus nutrientes de los hongos que crecen en asociación con los amplios tallos subterráneos de los *Psilotum nudum* llamados **rizomas.** Otras especies crecen en grietas rocosas o son **epífitos** («sobre las plantas»), es decir, que crecen en los troncos o en las ramas de otras plantas, en este caso, en las ramas de los árboles con helechos. Después de analizar dónde se originan las hojas y las raíces durante la evolución de las plantas terrestres (véase Figura 30.12), deberías ser capaz de marcar la pérdida de hojas y raíces en *Psilotum nudum* en la Figura 30.38.

Especies de *Tmesipteris*

FIGURA 30.40 Los *Psilophyta* poseen morfologías bastante sencillas.

Reproducción La reproducción asexual es común en los esporofitos por la extensión de rizomas y la producción de tallos nuevos por encima de la superficie. Cuando las esporas maduran, el viento las dispersa y germinan en gametofitos que contienen tanto arquegonios como anteridios.

Ciclo vital Los esporofitos pueden medir más de 30 cm, pero los gametofitos tienen menos de 2 mm de largo y viven bajo la superficie de la tierra. Los gametofitos absorben nutrientes directamente de la tierra que les rodea y de hongos simbióticos. La fertilización tiene lugar dentro del arquegonio y el esporofito se desarrolla directamente en el gametofito.

Impacto humano y ecológico Algunas especies de *Psilotum nudum* son plantas familiares en el paisaje, particularmente en Japón. Las mismas especies pueden ser un agente nocivo grave en invernaderos.

Plantas vasculares > Sphenophyta (o Equisetophyta) (Cola de caballo)

Aunque las colas de caballo son prominentes en el registro fósil de las plantas terrestres, solo se conocen 15 especies hoy en día. Las 15 están dentro del género *Equisetum*; el filo en conjunto a veces se denomina *Equisetophyta*. La traducción literal de *Equisetum* es «cola de caballo». Tanto el nombre científico como el nombre común, cola de caballo, viene de la apariencia de cepillo de los tallos y ramas en algunas especies (**Figura 30.41**). Las colas de caballo pueden ser localmente abundantes en lugares húmedos como en las orillas de los arroyos o de los pantanos.

Adaptaciones a la tierra Las colas de caballo tienen una adaptación interesante que les permite florecer en tierras inundadas y con poco oxígeno. Los tallos de las colas de caballo están huecos, por lo que el oxígeno se difunde fácilmente hacia abajo del tallo para alcanzar la raíz que no puede obtener oxígeno de la tierra que la rodea. Las colas de caballo se distinguen también por tener hojas y ramas en espiral. Deberías de ser capaz de marcar el origen de los tallos huecos, y de las ramas y hojas en espiral en la Figura 30.38.

Reproducción La reproducción asexual es común en los esporofitos que tienen lugar a través de la fragmentación o la extensión de rizomas. Desde estos rizomas, pueden crecer dos tipos de tallos erguidos y especializados, tallos que contienen hojas diminutas y ramas ricas en cloroplastos y que están especializadas en realizar la fotosíntesis, o tallos que soportan matas de esporangios y producen enormes números de esporas por meiosis (Figura 30.41).

Ciclo vital Los gametofitos realizan la fotosíntesis pero son pequeños y viven durante poco tiempo. Normalmente producen tanto anteridios como arquegonios, pero en la mayoría de los casos la estructura productora de esperma madura antes. Se cree que este modelo es una adaptación que minimiza la autofertilización y maximiza la fertilización cruzada.

Impacto humanos y ecológico Los tallos de las colas de caballo son ricos en gránulos de sílice. Los depósitos parecidos al cristal no solo refuerzan el tallo sino también hacen que estas plantas sean útiles para limpiar cazuelas y sartenes, de ahí que se llamen a menudo «limpiajuncos».

Equisetum arvense

FIGURA 30.41 Las colas de caballo tienen reproductores distintos y tallos vegetativos.

Plantas vasculares > Pteridophyta (Helechos)

Los helechos, con 12.000 especies, son con mucho el grupo con más especies de plantas vasculares sin semillas. Son particularmente abundantes en los trópicos. Alrededor de un tercio de las especies tropicales son epifitos, que crecen normalmente en los troncos o en las ramas de los árboles. Las especies que pueden crecer de forma epifita viven bastante por encima del suelo del bosque, donde la competencia por la luz es reducida, sin tener que desarrollar madera y crecer altos por sí mismos. Sin embargo, los hábitos de crecimiento de los helechos varían mucho entre especies y se clasifican por tamaño desde rosetas del tamaño de la uña del dedo meñique hasta árboles de 20 m de altura (**Figura 30.42a**).

Adaptaciones a la tierra Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semillas que tienen hojas largas y bien desarrolladas, llamadas comúnmente **frondas.** Las hojas le dan a la planta una gran área de superficie, permitiéndole capturar la luz del sol para la fotosíntesis de forma eficiente.

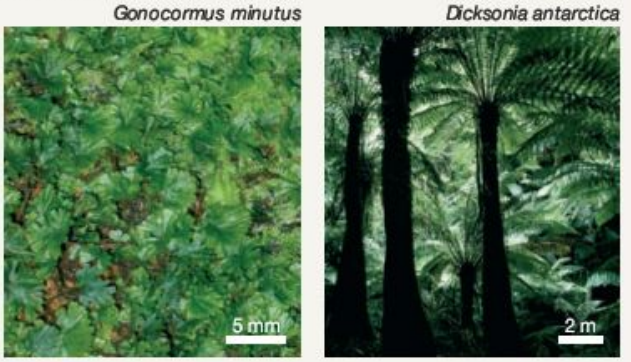
Reproducción En pocas especies, los gametofitos se reproducen asexualmente a través de la producción de gemas. Típicamente, las especies que se pueden reproducir a través de gemas no producen nunca gametos o esporofitos. En la mayoría de las especies, sin embargo, la reproducción sexual es la norma.

Ciclo vital Aunque los gametofitos de los helechos contienen cloroplastos y son fotosintéticos, el esporofito suele ser la fase más larga y con más vida del ciclo vital. En los esporofitos maduros, los esporangios se encuentran normalmente en grupos llamados **soros** en las partes bajas de las hojas (**Figura 30.42b**). La estructura de los esporangios es una característica distinta de los helechos: surge de una única célula y tiene una pared compuesta por una única capa celular.
● Deberías ser capaz de marcar la evolución característica de los esporangios de los helechos en la Figura 30.38.

Impacto humano y ecológico En muchas partes del mundo, las personas recogen las frondas jóvenes y sin doblar de los helechos en primavera como comida. Los helechos se utilizan también habitualmente como plantas decorativas.

(a) Los helechos pueden ser tanto pequeños como del tamaño de un árbol.

Gonocormus minutus *Dicksonia antarctica*



(b) Los esporangios de los helechos se localizan a menudo en las partes bajas de las frondas.

Polypodium vulgare

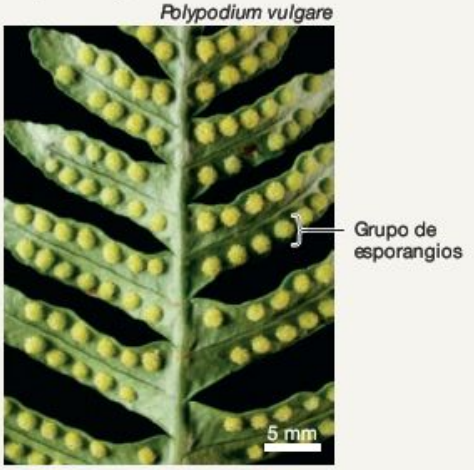


FIGURA 30.42 Los helechos son el grupo de plantas vasculares sin semillas con más especies.

Plantas con semillas

Las plantas con semillas son un grupo monofilético formado por gimnospermas (cícadas, ginkgo, coníferas, gnetofitas y pinos) y por angiospermas (**Figura 30.43**). Las plantas con semillas están definidas por la producción de semillas y la producción de granos de polen. Recuerda de la Sección 30.3 que las semillas son una estructura especializada para dispersar esporofitos embriónicos a lugares nuevos. Las semillas son la forma madura de un óvulo fertilizado, la estructura reproductora femenina que encierra el gametofito femenino y la célula del huevo. Recuerda también de la Sección 30.3 que los granos de polen son diminutos, gametofitos que producen esperma que se dispersan fácilmente por el aire en vez de por agua. La estructura y la función de las plantas con semillas es el tema central desde el Capítulo 36 hasta el 40.

Las plantas con semillas se encuentran prácticamente en cada tipo de hábitat, y adoptan cada hábito de crecimiento conocido en las plantas terrestres. Sus formas van desde esteras con forma de musgo hasta arbustos y parras de 100 m de altura. Las plantas con semillas pueden ser anuales o perennes, con esperanzas de vida que van desde unas pocas semanas hasta casi 5.000 años.

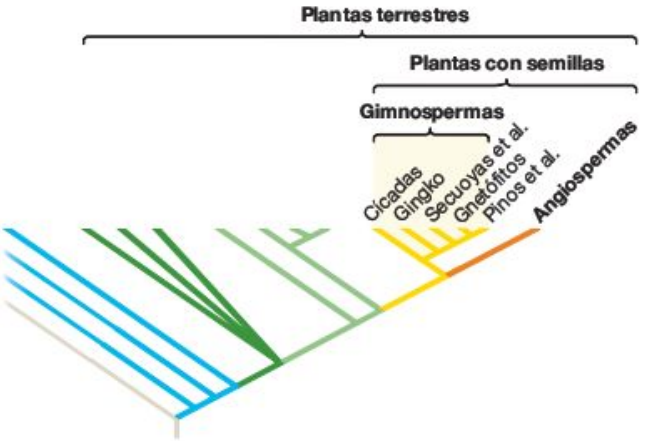


FIGURA 30.43 Las plantas con semillas son un grupo monofilético.

Plantas con semillas > Gimnospermas > Cycadophyta (Cícadas)

Las cícadas son muy parecidas, en aspecto, a las palmeras, que son angiospermas, por lo que se llaman a veces «palmeras sagú». Aunque las cícadas eran muy abundantes en la época en la que los dinosaurios vivían en la Tierra, hace unos 150-65 millones de años, solo unas 140 especies viven hoy en día. La mayoría se encuentran en los trópicos (**Figura 30.44**).

Cycas revoluta

FIGURA 30.44 Las cícadas se parecen a las palmeras pero no están estrechamente relacionadas con ellas.

Adaptaciones a la tierra Las cícadas tienen tallos leñosos; muchas son del tamaño de un árbol. Son únicas entre las gimnospermas al tener hojas compuestas, es decir, que cada hoja está dividida en pequeñas hojitas. ● Deberías ser capaz de marcar el origen de las peculiares hojas de las cícadas en la Figura 30.43.

Reproducción y ciclo vital Al igual que otras plantas con semillas, las cícadas son heterosporas. Cada esporofito soporta o microsporangios o megasporangios, pero no los dos. Los insectos transportan el polen (normalmente escarabajos o gorgojos) o, en algunas especies, el viento. Las semillas de las cícadas son largas y a menudo de colores brillantes. Los colores atraen a aves y mamíferos, los cuales comen y transportan las semillas.

Impacto humano y ecológico Las cícadas colectan grandes números de cianobacterias simbióticas en estructuras de raíces subterráneas y especializadas. Las cianobacterias son fotosintéticas y aseguran el nitrógeno. El nitrógeno actúa como un nutriente importante para las plantas cercanas así como para las propias cícadas. Las cícadas son plantas paisajísticas populares en algunas partes del mundo.

Plantas con semillas > Gimnospermas Ginkgophyta (Ginkgos)

Aunque los ginkgos tienen un registro fósil muy extenso, hoy en día solo vive una especie. Las hojas de los árboles de los ginkgos son prácticamente idénticas en forma y tamaño a aquellas observadas en los ginkgos fósiles que tienen 150 millones de años (**Figura 30.45**).

(a) Ginko fósil.

Ginkgo huttoni

(b) Gingko vivo

Ginkgo biloba

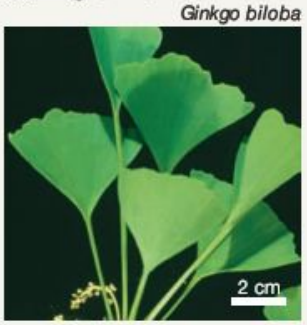


FIGURA 30.45 El árbol del ginkgo es un «Fósil viviente».

Adaptaciones a la tierra Al contrario que la mayoría de las gimnospermas, el ginkgo es de **hoja caduca,** es decir que pierde sus hojas en otoño. Esta adaptación permite que las plantas estén inactivas durante el invierno, cuando la fotosíntesis y el crecimiento son difíciles.

Reproducción y ciclo vital Los sexos están separados, los individuos son masculinos o femeninos. El polen es transportado por el viento. Sin embargo, el esperma tiene flagelos. Una vez que los granos de polen llegan cerca del gametofito femenino maduro, las células de esperma dejan los granos de polen y nadan hacia las células huevo.

Impacto humano y ecológico Aunque los árboles de los ginkgos de hoy son nativos del sudeste de China, están plantados en muchos lugares del mundo como plantas de decoración. Son especialmente populares en áreas urbanas ya que soportan la contaminación del aire. En algunos países, la parte interior de la semilla se considera un manjar.

Plantas con semillas > Gimnospermas > Gnetophyta (Gnetofitas)

Las gnetofitas comprenden unas 70 especies dentro de tres géneros. Un género está formado por parras y árboles de los trópicos. Un segundo género está compuesto por arbustos que viven en el desierto, incluso el que podría ser la gnetofita más familiar, el arbusto llamado *Mormon tea*, que es común en los desiertos del suroeste de EE.UU. (véase Figura 30.7c). El tercer grupo contiene unas especies únicas que probablemente estén clasificadas como la plantas más raras (**Figura 30.46**),

Welwitschia mirabilis

FIGURA 30.46 *Welwitschia* es una planta inusual.

Welwitschia mirabilis, que es nativa de los desiertos del suroeste de África. Aunque tiene grandes estructuras subterráneas, las partes que están por encima del terreno están formadas por solo dos hojas con forma de correa, que crecen de forma continua desde la base y mueren en la punta. Las hojas se dividen a medida que crecen y envejecen.

Adaptaciones a la tierra Las gnetofitas tienen elementos de los vasos además de traqueidas. Todas las especies con vida hacen de la madera una estructura de apoyo.

Reproducción y ciclo vital Los microsporangios y megasporangios están ordenados en grupos al final de los troncos, parecidos a la forma en que las flores están agrupadas en algunas angiospermas. El polen se traspasa por el viento o por los insectos. La fertilización doble tiene lugar en dos de los tres géneros. Como en otras gimnospermas, las semillas no forman dentro una estructura encapsulada.

Impacto humano y ecológico La medicina efedrina fue originalmente identificada en especies de gnetofitas del género *Ephredra*, que proviene del norte de China y Mongolia. La efedrina se utiliza como tratamiento para la alergia al polen, resfriados y asma.

Plantas con semillas > Gimnospermas > Pinophyta (Pinos, píceas, abetos)

Las gimnospermas incluyen dos grandes linajes de especies que tienen piñas: los pinos y especies parecidas analizadas aquí, y un grupo que incluye secuoyas, enebros, tejos y cipreses, presentados más abajo. Las especies en ambos linajes tienen una estructura reproductora llamada piña, en la que se producen los microsporangios y los megasporangios (**Figura 30.47**).

Las pinofitas incluyen a los conocidos pinos, píceas, abetos, abeto de Douglas y cedros. Estos están entre los árboles más grandes y abundantes del planeta, así como entre algunos de los más longevos. Uno de los primeros pinos con piñas que provienen del suroeste de EE.UU. tiene al menos 4.900 años.

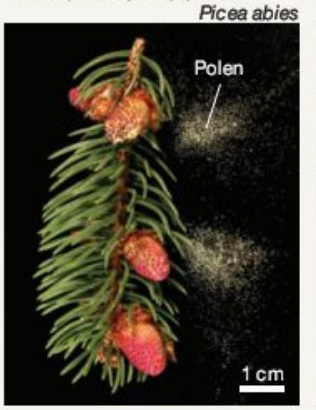
Adaptaciones a la tierra Las pinofitas tienen hojas que parecen agujas, con una pequeña área de superficie que les permite crecer en lugares donde el agua es escasa. Los pinos son comunes en tierras arenosas que tienen una capacidad pobre para contener agua, y las píceas y los abetos son comunes en lugares fríos donde el agua está a veces congelada. Todas las especies con vida tienen como estructura que les mantiene la madera.

Reproducción y ciclo vital El polen se traspasa por el viento.

Impacto humano y ecológico Los pinos, píceas, abetos y otras especies de este grupo dominan bosques que crecen en grandes latitudes y en lugares muy elevados. Sus semillas son unos recursos clave para que una variedad de pájaros, ardillas y ratas se alimenten, y su madera es la base de los productos de construcción y de las industrias de papel en muchas partes del mundo. El papel de este libro se hizo de una de las especies de este grupo.

(a) Piñas que producen microsporangios y polen.

Picea abies



(b) Piñas que producen macrosporangios y huevos.

Picea abies

FIGURA 30.47 Las piñas que tienen polen producen microsporangios; las piñas con óvulos producen megasporangios.

Plantas con semillas > Gimnospermas > Otras coníferas (secuoyas, enebros, tejos)

Las especies de este linaje varían en la forma del crecimiento desde arbustos de enebro extendidos hasta las plantas más grandes del mundo. Las secuoyas que crecen a lo largo de la costa del Pacífico en EE.UU. pueden alcanzar alturas de más de 115 m y troncos con un diámetro de más de 11 m.

Adaptaciones a la tierra Todas las especies de este linaje son árboles o arbustos grandes. La mayoría tienen hojas estrechas, que en muchos casos están ordenadas en escalas superpuestas (**Figura 30.48**). Las hojas estrechas tienen pequeñas cantidades de superficie de área, lo que no es muy bueno para capturar la luz del sol y realizar la fotosíntesis. Sin embargo, como la pequeña superficie de área reduce la pérdida de agua de las hojas, muchas especies de este linaje crecen en lugares secos o fríos donde el agua está a menudo congelada.

Reproducción y ciclo vital Las especies de este grupo son polinizadas por el viento. Al igual que en todas las plantas con semillas, el gametofito femenino está retenido por la planta madre. Así, la fertilización y el desarrollo de las semillas tienen lugar en las piñas de la hembra. Como otras gimnospermas, las semillas no se forman dentro de una estructura encapsulada. Dependiendo de las especies, las semillas son dispersadas por el viento o por los pájaros o mamíferos que comen semillas.

Impacto humano y ecológico Las secuoyas, cedros rojos, cedros blancos y cedros amarillos poseen una madera que es muy resistente a la descomposición y por eso son apreciados para hacer muebles, cubiertas, casas, u otras aplicaciones donde la madera esté expuesta a la climatología. La madera del tejo se prefiere a menudo para hacer arcos y las bayas de los enebros se utilizan para dar sabor a la ginebra.

Thuja plicata

FIGURA 30.48 Algunas especies de este grupo tienen hojas parecidas a las escamas.

Plantas con semillas > Anthophyta (Angiospermas)

Las plantas con flor, o angiospermas, son con mucho el linaje más rico en especies de las plantas terrestres. Ya han sido descritas más de 250.000 especies. Se clasifican por tamaño desde *Lemma gibba*, una especie acuática que flota y cuya extensión es de menos de 1 mm, hasta los enormes robles. Las angiospermas crecen tanto en desiertos como en agua dulce y selvas tropicales, y se hallan en prácticamente en casi todos los lugares menos en profundidades oceánicas. Son las plantas más comunes y abundantes de los lugares de la tierra que no sean bosques de coníferas del norte y muy elevados.

La adaptación definitoria de las angiospermas es la flor. Las flores son estructuras reproductoras que mantienen tanto microsporangios que producen polen, como megasporangios que producen megasporas y huevos, o ambas. Las células que producen néctar están presentes a menudo en la base de la flor, y el color de los pétalos ayuda a atraer insectos, pájaros o murciélagos que llevan el polen de una flor a otra (**Figura 30.49a**). No obstante, algunas angiospermas se polinizan por el viento. Las flores polinizadas por el viento no tienen pétalos de colores ni células que produzcan néctar (**Figura 30.49b**).

Adaptaciones a la tierra Además de las flores, las angiospermas desarrollaron vasos, las células conductoras que hacen que el transporte del agua sea especialmente eficiente. La mayoría de las angiospermas contiene tanto traqueidas como vasos.

Reproducción y ciclo vital Al contrario que las gimnospermas, las angiospermas tienen un carpelo, una estructura interna de la flor que contiene un ovario. El ovario encierra al óvulo, que a su vez encierra el gametofito femenino. En la mayoría de los casos, los gametofitos masculinos son llevados hasta los gametofitos femeninos por polinizadores que son espolvoreados con polen sin que se den cuenta cuando visitan flores o buscan alimento. Dependiendo de las especies de angiospermas, la autofertilización puede ser común o no. Cuando se fertiliza el huevo producido por el gametofito femenino el óvulo se convierte en una semilla. Cuando el ovario madura forma una fruta, que contiene la semilla o semillas.

Impacto humano y ecológico Es casi imposible exagerar la importancia de las angiospermas para los seres humanos y otros organismos. En la mayoría de los lugares terrestres de nuestros días, las angiospermas proveen los alimentos que mantienen prácticamente a todas las otras especies. Por ejemplo, muchos insectos comen plantas con flor. Históricamente, la diversificación de las angiospermas se relacionó de cerca con la diversificación de los insectos, que son con mucho el linaje con más especies en los árboles. No es normal que un único árbol tropical mantenga docenas o incluso cientos de especies de insectos. Las semillas y las frutas de las angiospermas también han satisfecho la primera necesidad de alimentos de prácticamente todas las culturas humanas que han existido.

(a) Flor polinizada por animales (esta especie produce tanto polen como huevos en la misma flor).

Ornithogalum dubium

(b) Flor polinizada por el viento (esta especie tiene flores masculinas y femeninas separadas).

Acer negundo *Acer negundo*

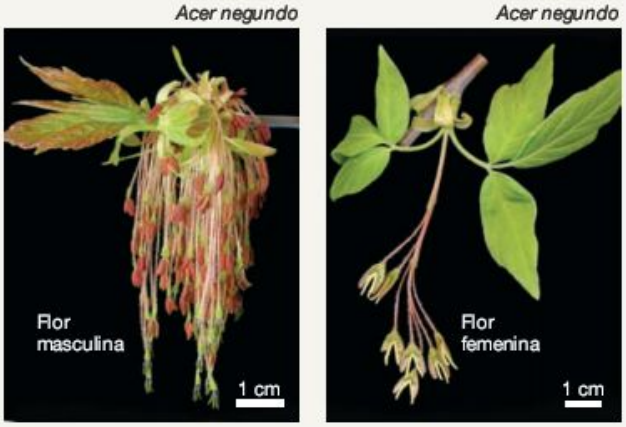


FIGURA 30.49 Las flores polinizadas por el viento no tienen pétalos de colores ni néctar.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las plantas verdes incluyen tanto algas verdes como plantas terrestres. Las algas verdes son una fuente importante de oxígeno y suministran alimentos a los organismos acuáticos; las plantas terrestres mantienen la tierra y el agua en su sitio, construyen tierra, moderan temperaturas y vientos extremos, y suministran alimentos para otros organismos.

Las plantas mejoran la calidad del entorno, y los humanos dependen de ellas para alimentarse y para tener combustibles. Esta dependencia se hizo extrema después de la domesticación de las especies de plantas que empezaron hace unos 10.000 años. Las técnicas de selección artificial han producido enormes aumentos en los campos y cambios drásticos en las características de las plantas domésticas.

Deberías ser capaz de predecir cómo la pérdida actual y masiva de especies y comunidades de plantas afectará al entorno.

Las plantas terrestres fueron los primeros organismos multicelulares capaces de vivir con la mayoría de sus tejidos expuestos al aire. Una serie de adaptaciones clave les permitieron sobrevivir en la tierra. En términos de masa total, las plantas dominan los entornos terrestres hoy en día.

Las plantas terrestres evolucionaron de las algas verdes y colonizaron entornos terrestres junto con los hongos. La evolución de la cutícula permitió que los tejidos de las plantas estuviesen expuestos al aire sin que se muriesen. La evolución de los poros dio lugar a fracturas en la cutícula y facilitó el intercambio gaseoso, al difundir CO_2 dentro de las hojas y O_2 fuera. Más tarde, la evolución de las células protectoras permitieron que las plantas controlasen la apertura y el cierre de los poros de forma que maximizasne el intercambio gaseoso y minimizasen la pérdida de agua.

Los tejidos vasculares evolucionaron en una serie de fases, empezando por células y tejidos simples que conducían agua como los observados en los musgos de nuestros días. Los verdaderos tejidos vasculares tienen células que se mueren cuando maduran y que tienen paredes celulares secundarias reforzadas con lignina. Como resultado, los tejidos vasculares conducen el agua y proporcionan un apoyo estructural que hace que el crecimiento erguido sea posible. El crecimiento erecto es importante porque reduce la competencia por la luz. Las traqueidas tienen células que conducen agua en todas las plantas vasculares; además, las angiospermas y las gnetofitas tienen células conductoras de agua llamadas vasos.

Deberías ser capaz de describir las adaptaciones de las plantas que resuelven los siguientes problemas planteados por la vida terrestre: mantener tejidos húmedos, mantener el cuerpo erecto, transportar agua e intercambiar gases. Basándote en tu respuesta, explica por qué es lógico que las algas hicieran la transición a la vida terrestre solo una vez.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Plant Evolution and the Phylogenetic Tree

Una vez que las plantas pudieron crecer en la tierra, una secuencia de importantes cambios evolutivos hizo posible que se reprodujesen de forma eficaz, incluso en entornos extremadamente secos.

Todas las plantas son embriofitas, es decir, que los huevos y los embriones están retenidos por la planta madre. Como consecuencia, el embrión desarrollado puede nutrirse de su madre. Los embriones de las plantas con semillas son entonces dispersados por la planta madre hacia lugares nuevos, encerrados en lugares protegidos, y con los nutrientes necesarios.

Todas las plantas terrestres tienen una alternancia de generaciones. Durante el curso de la evolución de las plantas terrestres, la fase del gametofito se redujo en tamaño y el periodo de vida y la fase del esporofito se hizo más prominente. En las plantas con semillas, los gametofitos masculinos están reducidos a granos de polen y los gametofitos femeninos se reducen a estructuras diminutas que producen huevos. La evolución del polen fue un suceso importante en la historia ya que el esperma no necesitó tener que nadar hasta el huevo, pequeños gametofitos masculinos podían transportarse a través del aire, el viento o los insectos.

Deberías ser capaz de describir las adaptaciones de las plantas que solucionaron los siguientes problemas planteados por la vida terrestre: transporte de esperma, nutrición de los embriones y dispersión de los embriones. Explica las desventajas de tener esporas que sirvan como fases de dispersión en el ciclo vital de una planta.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de los siguientes grupos es totalmente monofilético?
   a. Plantas no vasculares.
   b. Algas verdes.
   c. Plantas verdes.
   d. Plantas vasculares sin semillas.
2. ¿Cuál es una diferencia entre traqueidas y vasos?
   a. Las traqueidas se mueren en su madurez; los vasos están vivos y llenos de citoplasmas.
   b. Los vasos tienen agujeros en las paredes celulares primarias y secundarias; las traqueidas tienen agujeros solo en las paredes celulares secundarias.
   c. Solo las traqueidas tienen una pared celular secundaria gruesa que contiene lignina.
   d. Solo los vasos tienen una pared celular secundaria gruesa que contiene lignina.
3. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es verdadera?
   a. Las algas verdes en el linaje llamado Charales son los parientes vivos más cercanos a las plantas terrestres.
   b. «Briofitas» es un nombre dado a los linajes de plantas terrestres que no tienen tejidos vasculares.
   c. Las colas de caballo y los helechos forman clados, o linajes, distintos. Tienen tejidos vasculares pero se reproducen a través de las esporas y no de las semillas.
   d. Según el registro fósil y los análisis filogenéticos, las angiospermas evolucionaron antes que las gimnospermas. Las angiospermas son las únicas plantas terrestres con vasos.

4. La aparición de la cutícula y los estomas ¿con qué evento de la evolución de las plantas terrestres está relacionada?
   a. Las primeras formas de crecimiento erguido.
   b. Los primeros tejidos leñosos.
   c. Crecimiento en la tierra.
   d. La evolución de los primeros tejidos que conducen agua.
5. ¿Qué contienen las semillas?
   a. Gametofitos masculinos y tejidos nutritivos.
   b. Gametofitos femeninos y tejidos nutritivos.
   c. Embriones y tejidos nutritivos.
   d. Esporofitos maduros y tejidos nutritivos.
6. ¿Qué es un grano de polen?
   a. Gametofitos masculinos.
   b. Gametofitos femeninos.
   c. Esporofitos masculinos.
   d. Esperma.

Respuestas: 1. c 2. b 3. d 4. c 5. c 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. La tierra, el agua y la atmósfera son los componentes más importantes de los entornos abióticos (sin vida). Describe cómo afectan las plantas verdes a los entornos abióticos de forma que sean beneficiosos para los seres humanos.
2. La evolución de la cutícula supuso un reto para las plantas terrestres que amenazó su capacidad para vivir en la tierra. Describe este reto y explica por qué los estomas suponen una solución. Compara y contrasta los estomas con los poros encontrados en las antocerotas. Explica por qué es lógico que las antocerotas que no tienen poros tengan una cutícula muy delgada.
3. Haz un diagrama de las cuatro fases de la evolución de los tejidos vasculares ¿Por qué fue importante la evolución de las paredes celulares reforzadas con lignina? En hábitats secos, ¿por qué son más comunes las plantas vasculares que las no vasculares, y por qué son la mayoría más altas?
4. Las plantas terrestres pueden tener estructuras reproductoras que (1) protegen los gametos cuando se desarrollan; (2) nutren los embriones que se están desarrollando, (3) permiten que el esperma sea transportado cuando no hay agua, (4) proporcionan nutrientes almacenados y una capa protectora por lo que las crías pueden dispersarse de la planta madre, y (5) proporcionan tejidos nutritivos alrededor de las semillas que facilitan la dispersión por los animales. Nombra cada una de estas cinco estructuras, y di qué grupo o grupos de plantas terrestres tiene cada estructura.
5. ¿Qué significa decir que un ciclo vital está dominado por un gametofito en vez de que está dominado por un esporofito? Da ejemplos para cada tipo de ciclo vital.
6. Explica la diferencia entre las plantas homosporas y las heterosporas. ¿Dónde se hallan los microsporangios y los megasporangios en los tulipanes? ¿Qué le pasa a las esporas que están producidas por estas estructuras?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Cuál es la importancia de la observación de que algunos miembros de los coleochaetes y charales sintetizan la esporopolenina o la lignina?
2. Los elementos de los vasos transportan el agua de forma más eficiente que las traqueidas, pero son mucho más susceptibles que las traqueidas a bloquearse por burbujas de aire. Sugiere una hipótesis que explique por qué los tejidos vasculares de las angiospermas están formados por una combinación de elementos de los vasos y traqueidas.
3. Las angiospermas como las hierbas, encinas y arces son polinizadas por el viento. Sin embargo, los antepasados de estos subgrupos fueron probablemente polinizados por insectos. Como una ventaja para la adaptación, ¿por qué una especie puede «retroceder» a la polinización por el viento? (Pista: piensa en los costes y beneficios de ser polinizado por insectos en vez de por el viento). ¿Por qué es lógico observar que las especies polinizadas por el viento crezcan normalmente en puestos densos que contienen muchos individuos de la misma especie? ¿Por qué es lógico observar que en los árboles de hoja caduca que han sido polinizados por el viento las flores se forman a comienzos de la primavera, antes de que se formen las hojas?
4. Has sido contratado como ayudante de campo para realizar una investigación interesada en la evolución de las características de las flores en las orquídeas. Diseña un experimento para determinar si el color, el tamaño, la forma, el olor o la cantidad de néctar es el factor más importante para atraer a los polinizadores hacia especies concretas. Supón que puedes cambiar el color de una flor con un tinte y que puedes quitar los pétalos o el néctar que está almacenado, añadir aromas particulares, inyectar néctar o cambiar partes entre las especies al cortar y pegar.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

31 Hongos

CONCEPTOS CLAVE

- Los hongos son importantes en parte porque muchas especies viven en estrecha asociación con las plantas terrestres. Proporcionan a las plantas nutrientes esenciales y descomponen la madera muerta. En los medios terrestres, son los organismos que más reciclan.
- Todos los hongos se sustentan absorbiendo nutrientes de los organismos vivos o muertos. Los hongos segregan enzimas de forma que la digestión tiene lugar fuera de sus células. Su extensa área de superficie les dota para una absorción eficaz.
- Muchos hongos tienen un ciclo vital inusual. Es normal que las especies tengan una fase heterocariótica prolongada en la que las células contienen núcleos haploides de dos individuos diferentes. Aunque la mayoría de las especies se reproducen sexualmente, son pocas las que producen gametos.

Amanita muscaria vive en asociación con las raíces de los árboles. Las setas que ves son solo las estructuras reproductivas; la mayor parte de estos individuos se encuentra bajo tierra. Las setas de *Amanita muscaria* contienen moléculas que pueden producir alucinaciones en animales. Algunas culturas indígenas las han utilizado en ceremonias religiosas, pero se considera altamente tóxica.

Los hongos son eucariontes que crecen como células aisladas o como redes de trabajo con ramas de filamentos pluricelulares. Los hongos más conocidos son las setas que pueden verse en maderas y prados, los hongos de tu casa, los organismos que provocan el pie de atleta y las levaduras que se usan en repostería.

Junto con las plantas terrestres y los animales, los **hongos** son uno de los tres linajes principales de eucariontes grandes y pluricelulares que ocupan los medios terrestres. En cuanto a su medio de vida, las especies de estos tres grupos utilizan estrategias radicalmente diferentes. Las plantas terrestres producen su propia comida a través de la fotosíntesis. Los animales comen plantas, protistas, hongos u otros animales. Los hongos absorben sus nutrientes de otros organismos, ya estén vivos o muertos.

Los hongos que extraen los nutrientes de organismos muertos son los saprofitos más importantes del planeta. Aunque son pocos los tipos de organismos que pueden digerir la celulosa de las paredes celulares de las plantas, los hongos y unas cuantas especies bacterianas son los únicos que dirigieron completamente tanto la lignina como la celulosa que forman parte de la madera. Sin los hongos, la superficie de la Tierra estaría atestada de troncos de árboles muertos y ramas que casi no dejarían espacio para que se moviesen los animales o creciesen las plantas.

Otros hongos se especializan en la absorción de nutrientes a partir de organismos vivos. Cuando los hongos absorben esos nutrientes sin facilitar ningún beneficio a cambio, disminuyen la eficacia biológica de sus organismos huésped y actúan como parásitos. Si alguna vez has tenido pie de atleta o candidiosis vaginal, has albergado hongos parasitarios.

Sin embargo, la gran mayoría de los hongos que viven en asociación con otros organismos benefician a sus huéspedes. En ese caso, los hongos no son parásitos sino **mutualistas.** Las raíces de casi todas las plantas terrestres del planeta están colonizadas por una gran variedad de hongos mutualistas. A cambio de los azúcares que sintetizan las plantas huésped, los hongos proveen a la planta de nutrientes esenciales como nitrógeno y fósforos. Sin estos nutrientes, las plantas huésped crecen de forma mucho más lenta o incluso mueren de hambre. No es posible pasar por alto la importancia de estas relaciones entre las plantas terrestres vivas y los hongos que viven en sus raíces. En el subsuelo de cada pradera, bosque y desierto, florece una economía bajo tierra. Las plantas comercializan el azúcar que manufacturan a cambio de átomos de nitrógeno o fósforos de los que disponen gracias a los hongos. Estas asociaciones entre plantas y hongos son el sistema de trueque de mayor alcance del planeta. El suelo que pisas está vivo y posee una enorme red de trabajo de hongos que fertilizan las plantas que ves en la superficie terrestre.

En resumen, los hongos son los grandes comerciantes que reciclan en los ecosistemas terrestres. Algunos hongos liberan nutrientes que obtienen a partir de plantas y animales muertos, y otros transfieren nutrientes que consiguen de las plantas vivas. Debido a que reciclan los elementos clave como el carbono, el nitrógeno y los fósforos, y que transfieren nutrientes esenciales a las plantas, los hongos tienen una gran influencia sobre la productividad y la biodiversidad. En términos del ciclo de nutrientes de los continentes, los hongos hacen que el sistema funcione.

31.1 ¿Por qué los biólogos estudian los hongos?

Dada su importancia para la vida en la tierra y sus intrincadas relaciones con otros organismos, no es de sorprender que los hongos fascinen a los biólogos. Pero hay motivos prácticos importantes para que el hombre también estudie los hongos. Estos alimentan a las plantas que nos alimentan a nosotros. Afectan al calentamiento global, ya que son fundamentales para el ciclo del carbono en la superficie terrestre. Por desgracia, unas cuantas especies pueden provocar enfermedades debilitantes en el ser humano y en las plantas de cultivo. Veamos más de cerca algunas de las formas en que los hongos afectan la salud y el bienestar humanos.

Los hongos proporcionan nutrientes a las plantas terrestres

Los hongos que viven en estrecha relación con las raíces de las plantas se llaman **micorrizales** (literalmente, «raíz fúngica»). Cuando los biólogos descubrieron por primera vez lo estrecha que era la relación hongos-plantas se hicieron una pregunta obvia: ¿sufrirá el crecimiento de las plantas en caso de que los hongos micorrizales estuviesen ausentes? La **Figura 31.1** muestra un resultado común de muchos experimentos y proporciona una respuesta convincente. En este caso, se observa el crecimiento de las semillas de patata en presencia o ausencia de hongos en sus raíces. Las fotografías documentan que estas especies crecen tres o cuatro veces más rápido en presencia de una asociación normal con hongos que si lo hacen sin ellos. Para los granjeros, silvicultores y agricultores, la presencia de hongos micorrizales puede representar la diferencia entre beneficios y pérdidas. Los hongos son críticos en la productividad de bosques, cultivos y pastos.

Los hongos aceleran el ciclo del carbono en la tierra

La introducción a este capítulo señala que los hongos son los principales descomponedores y recicladores. Para respaldar esta afirmación considera dos hechos fundamentales documentados en fósiles. Un episodio se basa en la carencia de hongos, y el otro en su abundancia:

FIGURA 31.1 Las plantas crecen mejor en presencia de hongos micorrizales. (Izquierda) Los resultados típicos de experimentos cuando las plantas crecen con o sin hongos micorrizales (los hongos no se ven en la fotografía). (Derecha) El sistema de raíces de un alerce semillero con micelios visibles de hongos micorrizales.

1. Los investigadores que examinan los fósiles presentes en forma de carbón del periodo Carbonífero encuentran, increíblemente, pocos hongos capaces de degradar material de las plantas muertas. Los hongos que se alimentan de material vegetal muerto se denominan **saprofitos** («plantas podridas»). Apreciando la «desinfección» de hongos saprofitos en los fósiles, los investigadores plantearon la hipótesis de que la ausencia de estos hongos era la responsable del enorme acúmulo de material vegetal muerto durante el periodo Carbonífero. Recordemos del Capítulo 30 que los depósitos de material vegetal parcialmente podrido y comprimido se llama turba, y que el carbón se formó cuando el serrín producido durante el periodo Carbonífero fue enterrado bajo otros sedimentos y sometido a calor y presión. Debido a que las tierras abundantes en turba que existen hoy son húmedas, leñosas y con alta acidez, los biólogos han lanzado la hipótesis de que los hongos no crecieron en el periodo Carbonífero debido a que el pH era muy bajo. El mensaje es que el carbón existe hoy en día porque las condiciones fueron demasiado ácidas para que los hongos desempeñasen su labor.

2. Al final del periodo Pérmico, hace 250 millones de años, tuvo lugar la mayor extinción masiva de la historia. Se estima que, en algo menos de un millón de años, el 90 por ciento de los organismos pluricelulares desaparecieron. Cuando se descubrió la extinción masiva del final del Pérmico, los biólogos pensaron que se inició en los organismos marinos. Pero otros descubrimientos documentaron que hubo un «pico fúngico» en las rocas que se formaron en el medio terrestre. Tal como muestra la **Figura 31.2,** el pico es un enorme pero corto incremento del número de hongos fósiles que coincide con la extinción masiva. La explosión de los hongos fósiles fue el primer indicador de que las plantas terrestres sufrieron también la devastación durante este periodo. La hipótesis es que una muerte masiva en los árboles y arbustos produjo gran cantidad de madera podrida y propició la explosión demográfica de los hongos documentada en el pico.

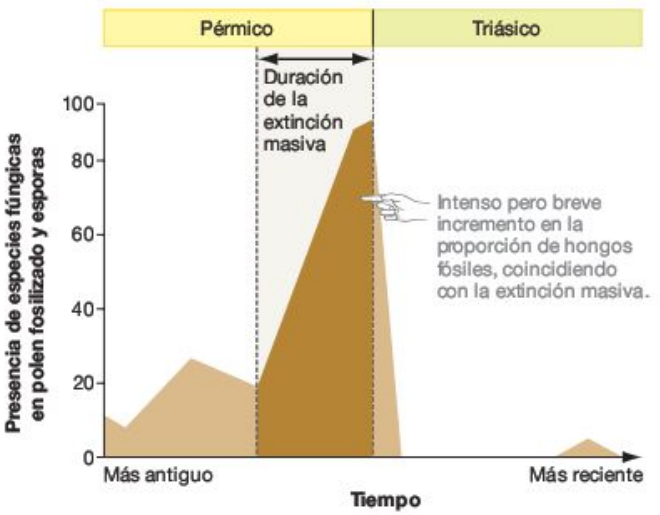


FIGURA 31.2 Pico de fósiles de hongos durante la extinción del final del periodo Pérmico. Los intervalos de tiempo muestran cambios en la abundancia de hongos antes, durante y después de la extinción masiva que tuvo lugar en el límite entre los periodos Pérmico y Triásico hace 250 millones de años.

Los hongos saprofitos también desempeñan un papel fundamental en el medio ambiente terrestre. Para entender la razón, recordemos del Capítulo 30 que las células del tejido vascular vegetal tienen una pared celular secundaria que contiene tanto lignina como celulosa. La madera se forma cuando el tallo crece circunferencialmente por la adición de láminas de tejido vascular rico en lignina. Cuando mueren los árboles, los hongos son los organismos que degradan la madera a azúcares y otros pequeños compuestos orgánicos que tanto ellos como otros organismos pueden usar como alimento.

La **Figura 31.3** ilustra las consecuencias de estos hechos destacando el papel de los hongos como átomos de carbono en el medio ambiente terrestre actual. Advierte que hay dos componentes básicos en el **ciclo del carbono** en la tierra: (1) la fijación del carbono por las plantas (lo que significa que el carbono en el CO_2 atmosférico es transformado en celulosa, lignina y otros compuestos orgánicos complejos en el cuerpo de las plantas); y (2) la liberación de CO_2 desde las plantas, animales y hongos como resultado de la respiración celular (esto es, la oxidación de glucosa y la producción del ATP que sustenta la vida). El punto fundamental es que, para la mayoría de los átomos de carbono, los hongos conectan los dos componentes: si los hongos no hubiesen desarrollado la capacidad de digerir la lignina y la celulosa tan pronto después de

FIGURA 31.3 Los hongos aceleran el ciclo del carbono en la tierra. Los átomos de carbono sufren un ciclo en los ecosistemas terrestres. Si los hongos no pudiesen degradar la lignina en CO^2 y la celulosa en glucosa, la mayoría del carbono estaría ligado a los tejidos difícilmente digeribles de la madera. Como consecuencia, el ciclo del carbono se enlentecería enormemente.

EJERCICIO Dibuja una X en las flechas que no existirían si los hongos no pudiesen digerir la lignina y la celulosa.

que las plantas desarrollasen la capacidad de sintetizar estos compuestos, los átomos de carbono se hubieran fijado a la madera durante milenios en lugar de ser rápidamente reciclados en glucosa y moléculas de CO_2. El medio ambiente terrestre sería totalmente diferente del actual y, probablemente, mucho menos productivo. En la tierra, los hongos aceleran el ciclo del carbono en relación a cómo sería en caso de no existir los hongos. Los nutrientes liberados por los hongos alimentan a otros organismos.

Impacto económico de los hongos

En el hombre, los hongos parásitos causan pie de atleta, vaginitis, dermatitis del pañal, tiña, neumonía, aftas, entre otras alteraciones. Aunque estas enfermedades pueden ser importantes, en realidad solo 31 especies de hongos –de entre los cientos de miles que existen– provocan habitualmente enfermedades en el hombre. Comparado con la frecuencia de enfermedades infecciosas causadas por bacterias, virus o protozoos, la incidencia de infecciones fúngicas es baja. Además, los hongos terrestres han sido el origen de los principales antibióticos que se prescriben actualmente para las infecciones bacterianas. Haciendo balance, los hongos han sido más beneficiosos que perjudiciales para los humanos en medicina y veterinaria.

El mayor impacto destructivo que tienen los hongos sobre el ser humano es en el suministro de alimentos. Los hongos conocidos como óxidos, tiznes, marchiteces, mohos y plagas, causan anualmente pérdidas en cosechas que alcanzan millones de dólares. Estos hongos son especialmente problemáticos para el trigo, el maíz, la cebada y otras cosechas de gramíneas (**Figura 31.4a**). Los hongos saprofitos son también responsables de enormes pérdidas debidas a deterioro, principalmente en los cultivos de frutas y hortalizas (**Figura 31.4b**).

(a) Los hongos parásitos infectan el maíz y otras plantas gramíneas.

(b) Los hongos saprofitos pudren la fruta y la verdura.

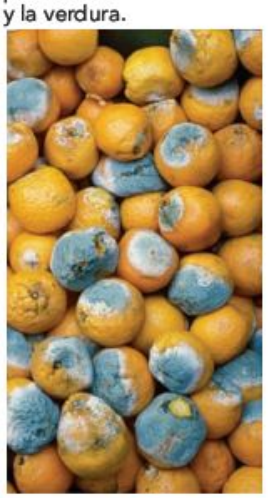


FIGURA 31.4 Los hongos causan problemas durante el cultivo y el almacenamiento. (a) Los hongos parasitan a una gran cantidad de cereales. La *corn smut* es una grave enfermedad que afecta al maíz dulce, aunque en México el hongo *smut* se considera un manjar. **(b)** Los hongos descomponen tanto frutas y verduras como hojas y troncos de árboles.

Los hongos tienen también un importante impacto positivo en el suministro de alimentos al hombre. Las setas se consumen en muchas culturas; en los países industrializados se suelen utilizar en salsas, ensaladas y pizzas. La levadura *Saccharomyces cerevisiae* fue domesticada hace miles de años; en la actualidad esta y otros hongos son esenciales en la fabricación del pan, salsa de soja, tofu, queso, cerveza, vino, güisqui y otros productos. En la mayoría de los casos, los productores de comida y bebida utilizan los hongos domésticos en condiciones en las cuales las células crecen mediante fermentación, creadas mediante productos como el CO_2 que hacen que el pan crezca o que la cerveza y champán espumen. Además, algunas enzimas derivadas de hongos se usan para mejorar las características de algunas comidas, desde zumos de fruta y caramelo hasta carne.

En la naturaleza, epidemias recientes causadas por hongos han matado a cuatro mil millones de castaños y diez millones de olmos americanos en Norteamérica. Las especies de hongos responsables de estas epidemias fueron importadas accidentalmente en castaños y olmos nativos de otras regiones del mundo. Cuando los hongos llegaron a Norteamérica y empezaron a crecer en castaños y olmos, la población de estos árboles no tenía resistencia genética a los patógenos, por lo que sucumbieron rápidamente. Las epidemias alteraron radicalmente la composición de las tierras altas y las llanuras aluviales en el este de los Estados Unidos. Antes de estas epidemias, los castaños y los olmos dominaban este hábitat.

Los hongos son organismos modelo clave en genética eucariota

Cuando los biólogos quieren responder a preguntas básicas sobre cómo funcionan las células eucariotas, a menudo recurren a los hongos. El hongo filamentoso llamado *Neurospora crassa* se estudió en el Capítulo 15 porque era el organismo de estudio en experimentos clásicos que respaldaban la hipótesis de un gen-una enzima. La levadura *Saccharomyces cerevisiae* ha sido incluso más importante en las principales investigaciones de biología celular y genética molecular.

Saccharomyces cerevisiae es unicelular y relativamente fácil de cultivar y manipular en el laboratorio. En buenas condiciones, las células de la levadura crecen y se dividen casi igual de rápido que las bacterias. Como resultado, estas especies se convierten en los organismos ideales para realizar experimentos relacionados con el control del ciclo celular y la expresión génica en eucariotas. La morfología de estos organismos es tan sencilla que constituye un ejemplo de un tipo de célula eucariota «pura», adecuada para realizar experimentos sobre cómo se produce la división celular, y cómo determinados genes se activan y desactivan. Del mismo modo que *Escherichia coli* sirve como modelo bacteriano, *S. cerevisiae* se utiliza como modelo de célula eucariota. Por ejemplo, algunas investigaciones han confirmado que varios genes que controlan la división celular y la reparación del DNA en levaduras tienen sus homólogos en el ser humano; cuando mutan, estos genes contribuyen a la aparición de cáncer. La variedad de la levadura que porta esta mutación se usa actualmente para probar fármacos contra el cáncer.

Saccharomyces cerevisiae incrementa su importancia a medida que se secuencian cada vez más genomas eucariotas (véase Capítulo 20). Para comenzar a interpretar el genoma de

algunos organismos como arroz, ratones, pez cebra y seres humanos, los investigadores miran a las levaduras. Es más fácil investigar la función de genes particulares en *S. cerevisae* creando mutaciones o transfiriendo alelos específicos entre individuos que hacer lo mismo en ratones o peces cebra. Una vez establecida la función de un gen en la levadura, los biólogos pueden buscar su homólogo en otro eucariota. Si tal gen existe, generalmente pueden concluir que desempeña un papel similar que en *S. cerevisiae*. De este modo, la levadura es un recurso indispensable en el campo de la genómica proteómica y funcional. *Saccharomyces cerevisiae* fue también la primera eucariota cuya secuencia genómica se completó.

En resumen, los biólogos estudian los hongos porque son un importante recurso para comprender la célula eucariota y porque afectan a un amplio rango de especies en la naturaleza, incluyendo el ser humano. ¿Cómo los estudian los biólogos? Más específicamente, ¿qué herramientas ayudan a los investigadores a comprender la diversidad de los hongos?

31.2 ¿Cómo estudian los biólogos los hongos?

Se han descrito, bautizado y datado alrededor de 80.000 especies de hongos, y cada año se descubren aproximadamente 1.000 más. Pero se han estudiado poco y se cree que las especies conocidas representan una pequeña parte del total. Para predecir el número total de especies vivas en la actualidad, David Hawksworth se fijó en la proporción entre especies vegetales vasculares y hongos en las islas británicas, el área donde los dos grupos se han estudiado más en profundidad. De acuerdo con los análisis de Hawksworth, hay un promedio de seis especies de hongos por cada especie de planta vascular en estas islas. Si esta relación se mantuviese en todo el mundo, entonces se estima un total de 275.000 plantas vasculares, lo que implica que hay 1,65 millones de especies de hongos.

Aunque esta estimación parece exagerada, datos recientes sobre la diversidad fúngica sugieren que puede ser una estimación baja. Consideremos lo que los investigadores han descubierto recientemente cuando analizaron el crecimiento de los hongos en la isla Barro Colorado, en Panamá: en las hojas sanas de dos especies de árboles tropicales vivían 418 especies morfológicas distintas de hongos. (Recordemos del Capítulo 26 que cada especie morfológica se diferencia de la otra por algún aspecto morfológico.) Teniendo en cuenta que en Barro Colorado hay alrededor de 310 especies de árboles y arbustos, los datos sugieren que decenas de miles de hongos deben ser nativos solo de esta isla. Si se realizan más estudios que apoyen estas conclusiones sobre la diversidad fúngica en los trópicos, tal vez descubramos que hay millones de especies fúngicas.

Este punto de vista de la diversidad fúngica se ha visto reforzado por recientes análisis de la vida de los hongos de las raíces de especies simples de hierba natural de Eurasia. En este estudio, los investigadores usaron la aproximación secuencial directa, introducida en el Capítulo 28, para analizar el gen que codifica la molécula del RNA en la subunidad pequeña de los ribosomas fúngicos. Los datos muestran que un total de 49 especies filogenéticas vivían en las raíces de la hierba. (El concepto de especie filogenética fue ya introducida en el Capítulo 26.) La mayoría de estas especies no se habían descrito hasta entonces, y algunas representaban linajes completamente nuevos de hongos. Los biólogos están comenzando a darse cuenta de la extensa diversidad de las especies fúngicas.

Veamos a continuación cómo trabajan los biólogos para dar sentido a toda esta diversidad, empezando por una revisión de la morfología fúngica.

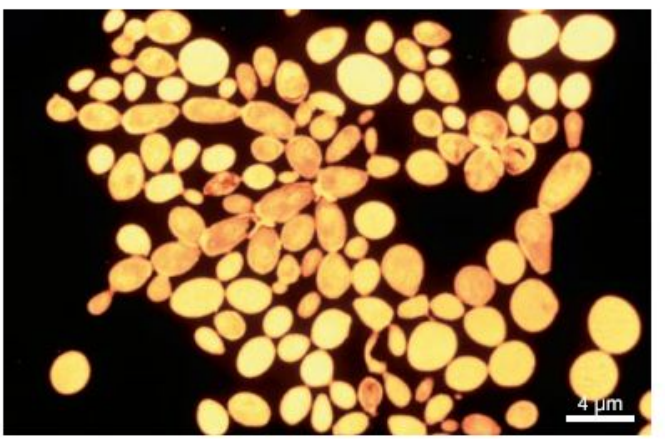
Análisis de los rasgos morfológicos

En comparación con animales y plantas terrestres, los hongos tienen un cuerpo muy simple. Solo crecen de dos formas distintas:

1. Formas unicelulares denominadas **levaduras** (**Figura 31.5a**).
2. Estructuras filamentosas pluricelulares llamadas **micelios** (**Figura 31.5b**).

Muchas especies de hongos crecen solo como levaduras o como micelio, aunque algunas especies adoptan con frecuencia las dos formas.

(a) Los hongos unicelulares se llaman levaduras.



(b) Los hongos pluricelulares tienen el cuerpo en forma de red denominado micelios.

FIGURA 31.5 Los hongos solo crecen de dos formas diferentes. Crecen **(a)** como levaduras unicelulares y/o **(b)** como micelio pluricelular hecho de filamentos largos y finos muy ramificados.

Debido a que la mayoría de hongos forman micelios y este tipo de organismo es fundamental para el modo de vida absortivo, una gran parte de los estudios de morfología fúngica se han centrado en ellos. Miremos más de cerca la estructura y la función de los micelios fúngicos.

Naturaleza de los micelios fúngicos Si las fuentes de alimento son abundantes, los micelios pueden tener una larga vida, y crecer hasta ser extremadamente grandes. Los investigadores han descubierto recientemente micelios que han crecido a lo largo de 6,5 km^2 en Oregón. Es un área sustancialmente mayor que la mayoría de los campus universitarios. Los biólogos estiman que su peso puede cifrarse en cientos de toneladas y su edad en cientos de años, convirtiéndolo en uno de los mayores y más antiguos organismos conocidos.

Aunque la mayoría de los micelios son mucho más pequeños y viven menos que el de Oregón, todos los micelios son dinámicos. Los micelios crecen constantemente en dirección a las fuentes de alimentos y mueren en áreas en las que el alimento escasea. La forma corporal de los hongos puede cambiar continuamente a lo largo de su vida.

El filamento individual que fabrica un micelio se llama **hifa.** La mayoría de las hifas son haploides, por tanto, **heterocariotas** («distinta semilla»), lo que significa que cada célula contiene dos núcleos haploides, uno de cada progenitor. Tal y como muestra la **Figura 31.6a,** las hifas son largos y estrechos filamentos que se ramifican frecuentemente. En la mayoría de los hongos, cada filamento se divide en compartimentos pseudocelulares mediante paredes gruesas denominadas **tabiques** (**Figura 31.6b**). Los tabiques no cierran completamente todos los segmentos de la hifa. Entre ellos, unos huecos denominados poros permiten que una gran variedad de materiales, incluso organelas y núcleo, fluyan de un compartimento al contiguo. Los tabiques pueden tener una única gran apertura o una serie de pequeños huecos que le confieren su aspecto tamizado. Debido a que nutrientes, mitocondrias, incluso genes pueden fluir entre los micelios, los micelios fúngicos son un estadio intermedio entre plantas terrestres pluricelulares o animales y un enorme organismo unicelular. Incluso algunas especies fúngicas son **cenocíticas,** es decir, carecen totalmente de tabiques. Los hongos cenocíticos tienen muchos núcleos diseminados a lo largo del micelio. En efecto, son células gigantes individuales.

También es importante apreciar cómo son de delgadas las hifas. Las raíces de las plantas miden entre 100 y 500 micrómetros de ancho, pero por lo general las hifas fúngicas miden menos de 10 micrómetros de diámetro. Esto es equivalente a comparar la anchura de un espagueti con la de un vagón de tren. Los micelios fúngicos pueden penetrar en pequeñas fisuras de la tierra y absorber nutrientes que son inaccesibles para las raíces de las plantas.

Quizá el aspecto más importante de micelios e hifas, sin embargo, sea su forma. Debido a que los micelioss se componen de complejas, ramificadas redes de hifas extremadamente delgadas, el cuerpo de un hongo tiene la mayor proporción superficie-volumen posible en organismos pluricelulares. Para familiarizarnos con este punto, considera que la hifa de un puñado de tierra rica suele tener la superficie de media página de este libro. Esta superficie es importante porque hace que la absorción sea extremadamente eficiente, y porque los hongos viven gracias a la absorción.

La superficie extraordinariamente extensa en un micelio tiene, sin embargo, un inconveniente: los hongos son propensos a la desecación, debido a que la cantidad de agua que se evapora de un organismo va en función de su superficie. Debido a la extensa superficie de los micelioss, los hongos son más abundantes en ambientes húmedos. Los hongos a menudo aguantan condiciones de sequedad en forma de duras y herméticas esporas.

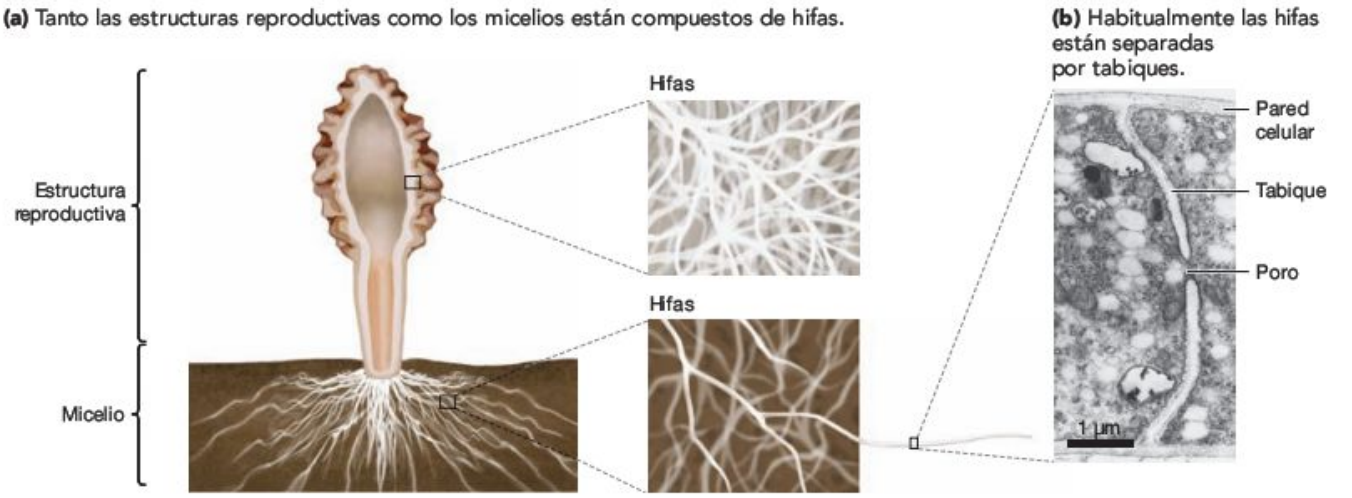


FIGURA 31.6 los hongos pluricelulares tienen cuerpos inusuales. (a) La estructura alimenticia de un hongo es el micelio, que está hecho de hifas. En algunas especies, las hifas se unen para formar estructuras pluricelulares como las setas, hongos en repisa o colmenillas que surgen del suelo. **(b)** Las hifas a menudo se dividen en compartimentos celulares por particiones llamadas tabiques que tienen poros. Como consecuencia, el citoplasma de los diferentes compartimentos es continuo.

EJERCICIO La estructura reproductiva del apartado (a) es en realidad una pequeña porción de todo el cuerpo fúngico. Para hacerte una idea de la escala correcta, dibuja hifas que se extiendan desde debajo de la estructura reproductiva a todo lo ancho de las dos páginas de este texto.

Los micelios son una adaptación que mantiene el estilo de vida absortivo de los hongos. Las únicas estructuras gruesas y carnosas que producen los hongos son sus órganos reproductivos, no estructuras para la alimentación. Setas, bejines y otras estructuras densas que surgen del micelio no absorben alimento. En cambio, tienen función reproductiva. Por lo general, son la única parte de los hongos que está expuesta a la atmósfera, donde la sequedad es un problema. La masa de filamentos interiores de las setas se protege de la desecación gracias al denso conjunto de hifas que forman la superficie. Sin embargo, unas pocas especies de hongos forman sus estructuras reproductivas denominadas setas. En cambio, cada especie fúngica produce una de las cuatro estructuras reproductivas características, solo una de las cuales se encuentra en las setas.

Estructuras reproductivas Cuando los biólogos estudian la diversidad en un linaje, normalmente comienzan comparando la morfología de varias especies. Debido a que el micelio fúngico es muy simple y muy similar entre especies, los investigadores se han centrado en distinguir la morfología característica de los hongos durante la reproducción sexual. Basándose en estas estructuras reproductoras, la mayoría de los hongos pertenecen a cuatro grupos principales.

1. Miembros de Chytridiomycota o **quitridios,** viven principalmente en el agua y suelos húmedos, y son los únicos hongos que tienen células móviles. Las esporas que los quitridios producen durante la reproducción asexual tienen flagelos, tal y como ocurre en los gametos producidos por este grupo durante la reproducción sexual. Estas células nadadoras son estructuras reproductoras que distinguen a los quitridios de otros hongos (**Figura 37.1a**). Estructuralmente, el flagelo de los quitridios es similar al flagelo de los espermatozoides animales.
2. Las hifas que pertenecen al Zygomicota son haploides, y presentan distintos tipos de apareamiento. En vez de ser morfológicamente distintos los componentes masculinos y femeninos que producen esperma y huevos, las hifas de distinto género parecen idénticas, pero no se unirán a no ser que tengan distintos alelos para uno o más genes implicados en el apareamiento. Si los mensajeros químicos liberados por dos hifas indican que son de distinto género, los individuos se unen tal y como se muestra en la **Figura 31.7b.** (La raíz griega *zygos* significa ponerse un yugo como un buey; literalmente Zygomicota significa «conjugación fúngica».) Las células de la conjugación de las hifas se fusionan para formar una espora produciendo una estructura denominada **zigosporangio.** Las hifas conjugadas que forman un zigosporangio son estructuras reproductoras únicas en este grupo.
3. Las setas, hongos en colmenilla y bejines están entre las más complejas estructuras reproductoras producidas por miembros de Basidiomycota, u **hongos basidiomicetes.** Dentro de estas estructuras, células especializadas denominadas **basidia** («pequeños pedestales») situadas al final de la hifa, producen esporas (**Figura 31.7c**). Solo los miembros de Basidiomycota producen basidia. Es común para las distintas formas de apareamiento de estas especies; los que forman setas *Schizophyllum commune,* se estima que tienen 28.000 tipos de apareamiento distintos.
4. Los miembros de Ascomycota, también llamados **ascomicetes,** producen estructuras reproductivas complejas, las más grandes tienen forma de copa. Los extremos de las hifas en el interior de estas estructuras producen células sacciformes denominadas **asci** (plural de **ascus**; **Figura 31.7d**). Un ascus es una estructura productora de esporas que se encuentra solo en Ascomycota.

En resumen, los estudios morfológicos permiten a los biólogos describir e interpretar los hábitos de crecimiento de los micelios como una adaptación que hace que la absorción sea extremadamente eficiente. Análisis cuidadosos de aspectos morfológicos también permiten a los investigadores identificar cuatro linajes principales de hongos, basados en la naturaleza de sus estructuras reproductoras. ¿Representan los quitridios, zigomicetes, basidiomicetes y ascomicetes cada uno un grupo monofilético? Si eso es así, ¿cómo están relacionados estos cuatro grupos principales? ¿Y cómo se relacionan los hongos con otros eucariotas?

Evaluación de la filogenia molecular

Los investigadores han secuenciado y analizado un conjunto de genes para ver dónde encajan los hongos en el árbol de la vida. La parte superior de la **Figura 31.8** muestra dónde surgen los hongos entre los numerosos linajes de eucariotas; el detalle de la parte inferior de la figura destaca que los hongos están mucho más estrechamente relacionados con los anima-

FIGURA 31.7 En los hongos se pueden observar cuatro estructuras reproductivas distintas.

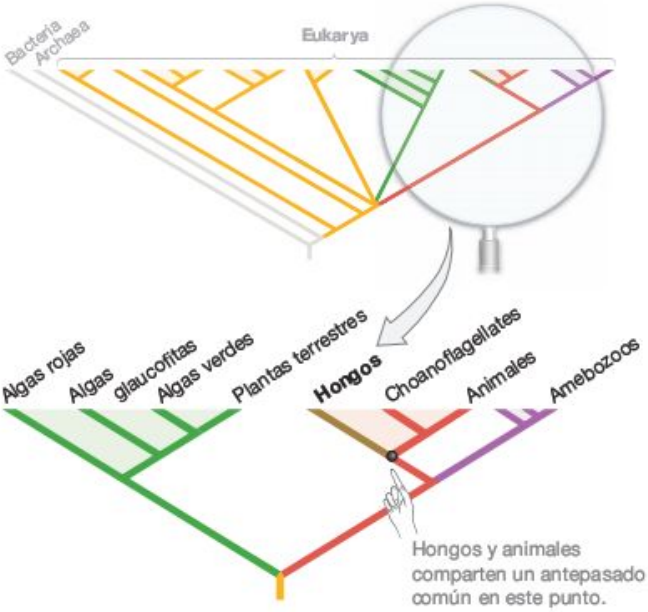


FIGURA 31.8 Los hongos están más estrechamente relacionados con los animales que con las plantas terrestres. Los árboles filogenéticos muestran las relaciones evolutivas entre las plantas verdes, los animales, los hongos y otros grupos de protistas (los coanoflagelados son protistas solitarios o en colonia que se encuentran en aguas dulces, se estudian en el Capítulo 32).

les que con las plantas. Además de los datos de la secuenciación del DNA, varios rasgos morfológicos vinculan a animales y hongos. Por ejemplo, la mayoría de animales y hongos sintetizan la dura estructura material denominada **quitina** (véase Capítulo 5). La quitina es componente importante de la pared celular de los hongos. Además, los flagelos que se desarrollen en las esporas de los quitridios y en sus gametos son muy similares a los observados en animales: los flagelos son únicos y localizados en la parte trasera del cuerpo, y se mueven a latigazos. Además, ambos, animales y hongos, almacenan alimento sintetizando el polisacárido glucógeno. Las plantas verdes, en cambio, sintetizan almidón como producto de almacenamiento.

Para entender la relación entre quitridios, zigomicetes, basidiomicetes, y ascomicetes, los biólogos han secuenciado una serie de genes de un conjunto de especies de hongos y usan la información para estimar la filogenia del grupo. Los resultados mostrados en la **Figura 31.9** apoyan varias conclusiones importantes:

- Los quitridios incluyen la mayoría de los grupos fundamentales de hongos. El resultado es consecuente con la hipótesis de los biólogos de que los hongos evolucionaron de antepasados acuáticos. Y también sugiere que los hongos hicieron su transición a tierra firme muy temprano en su evolución.
- Los Chytridiomycota y los Zygomycota son parafiléticos. Ninguno de los dos grupos ni sus descendientes presentan un único ancestro común. Este resultado significa que tampoco los gametos nadadores o las hifas conjugadas evolucionaron más de una vez, o ambos estuvieron presentes en un ancestro común, pero se perdieron en ciertos linajes.
- Aunque el trabajo inicial en filogenética molecular sugiere que los organismos denominados microsporidios son las formas de vida más estrechamente relacionadas con los hongos, análisis posteriores apuntan a que en realidad se incluyen en el grupo monofilético llamado hongos. Esto fue un resultado importante porque los microsporidios

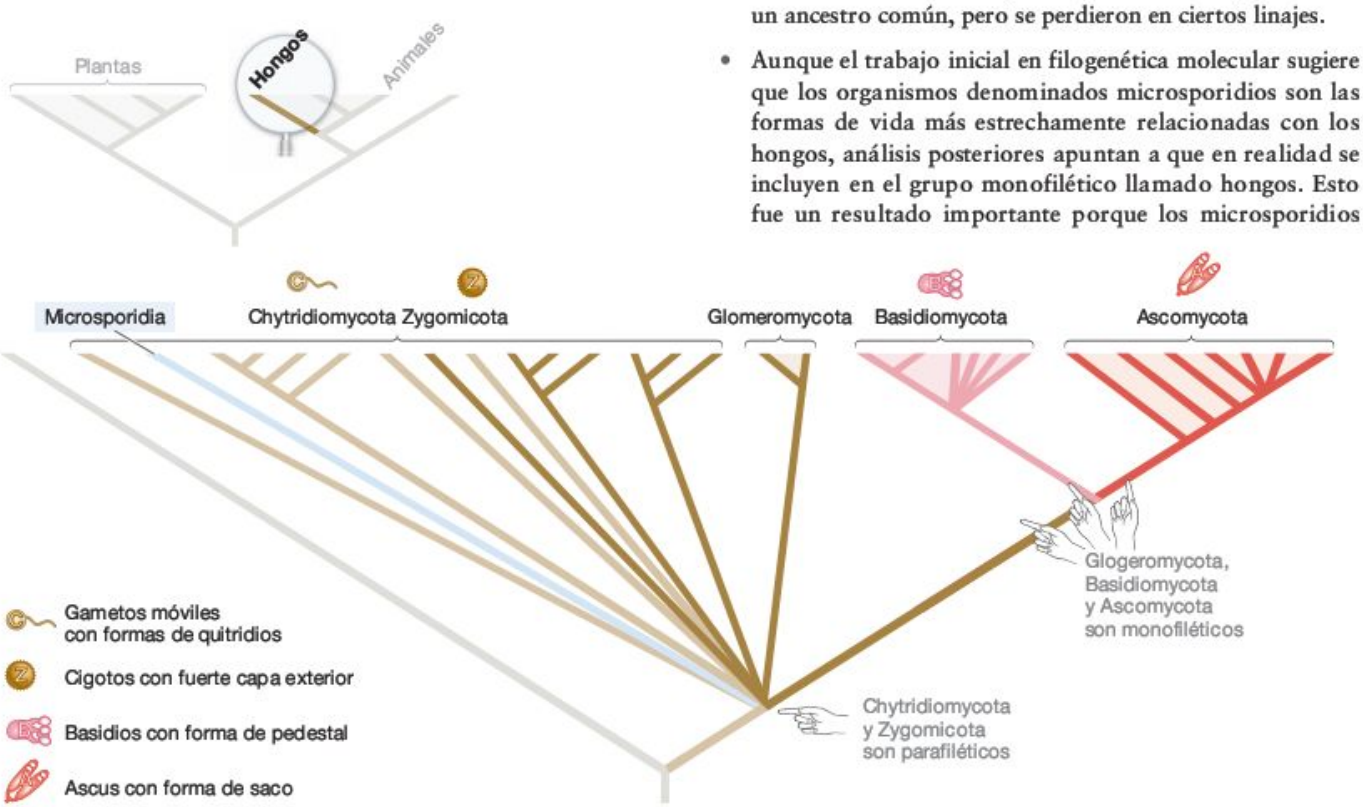


FIGURA 31.9 Filogenia de los hongos. Árbol filogénico reciente basado en análisis de la secuencia de datos del DNA. La clave indica los tipos de estructuras reproductivas sexuales que se han observado en cada uno de los linajes principales.

causaron enfermedades importantes en colonias de abejas, gusanos de seda y personas con sida. Basándose en la filogenética molecular, los investigadores están probando la hipótesis de que los **fungicidas** -moléculas letales para los hongos– podrían ser efectivos para combatir las infecciones por microsporidios.

- Un importante grupo denominado Glomeromycota es monofilético. No se ha observado reproducción sexual en este linaje, luego no se conoce si forman esporas a través de meiosis dentro del zigosporangio.
- Los basidiomicetes y ascomicetes son monofiléticos y son los grupos que más probablemente deriven de hongos.

Aunque el progreso en la comprensión de la historia de la evolución de los hongos ha sido rápido, todavía se está construyendo el árbol filogenético de la Figura 31.9. Por ejemplo, no está aún claro dónde se encuadran los microsporidios con respecto a los diferentes linajes de quitridios y zigomicetes. (Microsporidios carentes de ambos gametos nadadores e hifas conjugadas.) Además, los esfuerzos para comprender la relación entre los subgrupos de Basidiomycota y Ascomycota están aún comenzando. Futuros trabajos deberán esclarecer exactamente cómo se diversifican los maestros del estilo de vida absortivo, y cómo esa diversificación de los hongos se relaciona con la diversificación de las plantas.

Estudios experimentales sobre mutualismo

Se estima que el 90 por ciento de las plantas terrestres viven en estrecha asociación física con hongos. Planteado de otra manera, los hongos y las plantas a menudo tienen una relación **simbiótica** (vida juntos). Aunque algunas especies de hongos viven en asociación con diferentes especies de plantas terrestres, muchas asociaciones documentadas hongo-planta son específicas. No es infrecuente que los hongos vivan en un tipo de tejido específico, en una especie de plantas. Basándose en esta observación, los biólogos lanzaron la hipótesis de que la evolución de la asociación simbiótica de los hongos ha desempeñado un papel importante en su diversificación. Los científicos describieron esta asociación simbiótica como **mutualista,** esto es, que ambas especies obtienen beneficio mutuamente; **parasitaria,** es decir, una especie se beneficia a expensas de la otra; o **comensal,** en la que una especie obtiene beneficio mientras la otra no se ve afectada.

Para comprender la naturaleza de esta asociación, los biólogos recurren a aproximaciones experimentales. Recordemos de la sección 31.1 que en experimentos iniciales, los investigadores hicieron crecer patatas, árboles y otros tipos de plantas terrestres con o sin la normal presencia de hongos micorrizales. En estos experimentos, el medio carente de hongos se consiguió esterilizando suelos húmedos con calor o con fungicidas. Los experimentos de presencia-ausencia han mostrado que, como norma general, las plantas crecen más en presencia de organismos simbióticos que si lo hacen sin ellos. De manera similar, los hongos son simbióticos y generalmente incapaces de crecer y reproducirse si su planta huésped está ausente.

Para analizar la naturaleza de la simbiosis hongo-planta con mayor detalle, los investigadores han usado isótopos como trazadores para elementos específicos (**Figura 31.10**). Por ejemplo, para comprobar que la hipótesis de que los hongos obtienen alimentos ricos en carbono de las plantas a las que se asocian, los biólogos introdujeron carbono radiomarcado que liberaba dióxido de carbono al aire alrededor de las plantas que contuvieran o no hongos simbióticos. Las plantas experimentales crecían en macetas dentro de cámaras de ensayo de los laboratorios. Las moléculas de CO_2 marcadas se incorporaban a los azúcares producidos durante la fotosíntesis, y la localización de los átomos radiactivos se podía seguir en el tiempo mediante un dispositivo que detectaba radiactividad. Si las plantas alimentaban a sus hongos simbiontes, el carbono marcado debería transferirse de las plantas a los hongos.

Para probar la hipótesis de que las plantas reciben nutrientes de sus hongos simbiontes a cambio de azúcares, los investigadores añadieron átomos de fósforo radiactivo o de isótopos pesados de nitrógeno (^{15}N) al colocar las plantas en macetas que contuviesen o no hongos simbiontes. Si los hongos facilitaban la transferencia de nutrientes de la tierra húmeda a las plantas, entonces las plantas que creciesen en presencia de hongos simbióticos recibirían mucho más fósforo radiactivo o nitrógeno pesado que las plantas que creciesen sin ellos.

Como muestra el apartado de «Resultados» de la Figura 31.10, los experimentos usando isótopos como trazadores han demostrado que los azúcares y otros compuestos carbonados producidos por plantas vía fotosíntesis se transfieren a sus hongos simbiontes. En algunos casos, hasta el 20 por ciento de los azúcares producidos por una planta termina en los hongos simbiontes. En el intercambio, el hongo simbionte facilita la transferencia de fósforo o nitrógeno o ambos del suelo húmedo a la planta. Debido a que el fósforo y el nitrógeno escasean en la gran mayoría de los ambientes, los nutrientes aportados por los hongos simbiontes desempeñan un papel fundamental en el adecuado crecimiento de la planta. De este modo, los estudios con isótopos han apoyado la hipótesis de que la mayoría de las relaciones entre hongos y plantas son beneficiosas para ambos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El cuerpo de los hongos puede ser una levadura unicelular o un micelio pluricelular.
- Durante la reproducción sexual, diferentes grupos de hongos producen distintas estructuras reproductoras.

Deberías ser capaz de...

1) Describir la naturaleza del micelio y explicar por qué el micelio se interpreta como una adaptación a un estilo de vida absortivo.
2) Identificar los cuatro tipos de estructuras reproductivas de los hongos.
3) Explicar si los Chytridiomycota, Zigomycota, Basidiomycota y Ascomycota son parafiléticos o monofiléticos.

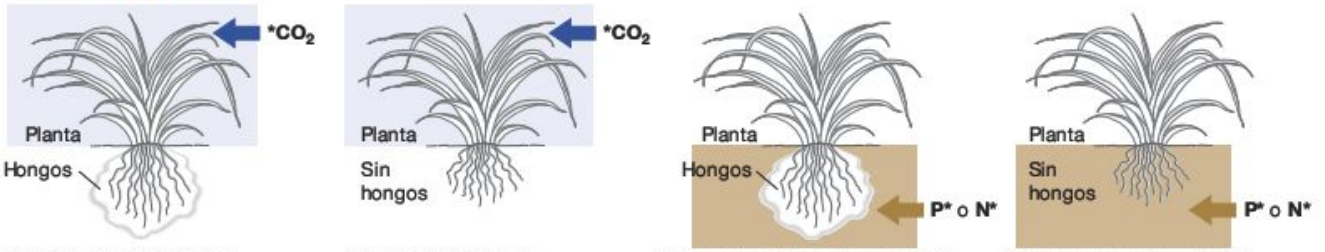
Experimento

Pregunta: ¿Son los micorrizales hongos mutualistas?

Hipótesis: Las plantas hospedadoras proporcionan azúcares y otros productos de la fotosíntesis a los hongos micorrizales. Los hongos micorrizales proveen a las plantas de fósforo y nitrógeno del suelo.

Hipótesis nula: No se produce intercambio de alimento o nutrientes entre plantas y hongos micorrizales. La relación no es mutualista.

Diseño del experimento:



Intercambio de carbono marcado: Las hojas de las plantas están expuestas a CO_2 radiactivo. Hongos micorrizales presentes.

Control del carbono marcado: Las hojas de las plantas están expuestas a CO_2 radiactivo. Hongos micorrizales ausentes.

Intercambio de P o N marcado: Las raíces de las plantas están expuestas a fósforo radiactivo (P) o a isótopos pesados de nitrógeno (N). Hongos micorrizales presentes.

Control de P o N marcado: Las raíces de las plantas están expuestas a fósforo radiactivo o a isótopos pesados de nitrógeno. Hongos micorrizales ausentes.

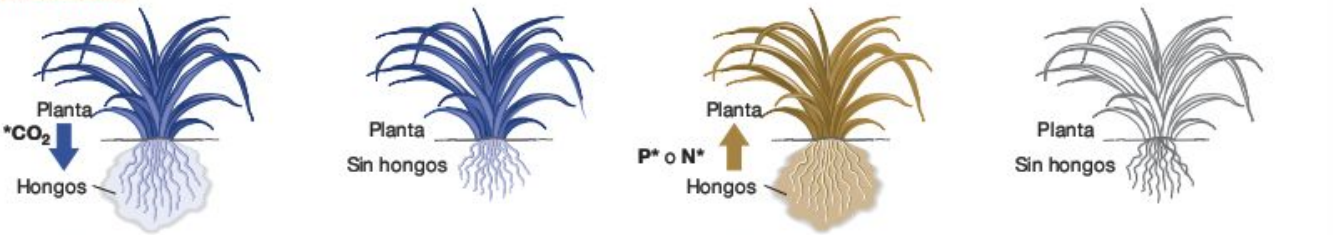
Predicción para el carbono marcado: Una gran cantidad de este carbono marcado tomado de la planta será transferido a los hongos micorrizales. En el control, una pequeña cantidad de carbono marcado estará presente en el suelo que rodea a las raíces.

Predicción de la hipótesis nula, carbono marcado: No habrá diferencia entre la cantidad de carbono marcado según la presencia o no de hongos micorrizales en el suelo.

Predicción para el P marcado o N: Un gran porcentaje de P marcado o N tomado por los hongos se transferirá a la planta. En el control, pequeñas cantidades de P no marcado o N serán tomadas por la planta.

Predicción de hipótesis nula, fósforo marcado o nitrógeno: No habrá diferencia entre las cantidades de P marcado o N según la presencia o no de hongos micorrizales en el suelo.

Resultados:



Tratamiento con carbono marcado: Hasta el 20 por ciento del carbono tomado por la planta es transferido a los hongos micorrizales.

Control del carbono marcado: Pequeña cantidad de carbono no marcado se encuentra en el suelo que rodea las raíces de las plantas.

Tratamiento con P marcado o N: Gran cantidad de P marcado o N se encuentra en la planta hospedadora.

Control de P marcado o N: Pequeña cantidad de P o N se encuentra en la planta hospedadora.

Conclusión: La relación entre plantas y hongos micorrizales es mutualista. Las plantas proporcionan a los hongos micorrizales hidratos de carbono. Los hongos micorrizales aportan nutrientes a las plantas hospedadoras.

FIGURA 31.10 Demostración experimental de que los hongos micorrizales y las plantas son mutualistas.
Experimentos de transferencia de nutrientes demuestran el flujo de azúcares de las plantas a los hongos micorrizales y que los nutrientes clave fluyen de los hongos micorrizales a las plantas.

31.3 Variaciones en la diversificación de los hongos

¿Por qué hay tantas especies diferentes de hongos? Esta cuestión es particularmente extraña, dado que los hongos comparten una cualidad común: su forma de vida se basa en la absorción del alimento directamente de su entorno. En contraste con la diversidad de los mecanismos de obtención de alimentos observados en las bacterias, arqueas y protistas, todos los hongos se mantienen vivos básicamente de la misma manera. En este aspecto, los hongos son como las plantas, prácticamente todas obtienen su alimento mediante la fotosíntesis.

El Capítulo 30 expuso que la diversificación de las plantas no fue dirigida por nuevas formas de obtener alimento, sino por adaptaciones que permiten a las plantas crecer y reproducirse en diversos hábitats terrestres. ¿Qué condujo a esta di-

versificación? La respuesta es la evolución de nuevos métodos de absorber nutrientes de un diverso conjunto de fuentes de alimento.

Esta sección analiza algunos mecanismos que tienen los hongos de absorber nutrientes de diferentes fuentes de alimento, además de cómo producen descendencia. Exploremos los distintos mecanismos que usan los hongos para ello.

Los hongos participan en diversos tipos de mutualismo

No mucho después de que se descubriese y demostrase la asociación mutualista entre hongos y raíces de plantas terrestres, los investigadores encontraron que dos tipos de interacciones micorrizales eran especialmente comunes. Los dos tipos principales de micorrizales tienen distinta morfología, distribución geográfica y función. Un tipo engloba especies de Glomeromycota; la otra, generalmente engloba especies de Basidiomycota, aunque también participan algunos ascomicetes. Pero los micorrizales no son los únicos hongos simbiontes que se encuentran en las plantas. Los investigadores se han interesado también en los hongos que viven en estrecha asociación con tejidos vegetales de plantas terrestres, con sus hojas y tallos. Los hongos que viven en las partes de las plantas en la superficie terrestre se denominan **endofíticos** («dentro de las plantas»). Descubrimientos recientes han demostrado que los hongos endofíticos son mucho más comunes y diversos de lo que se creía. Además, los datos indican que algunas especies de endofitos son mutualistas.

Estos resultados apoyan la idea general de que las plantas están recubiertas de hongos, desde la punta de las ramas hasta la base de las raíces. Muchas, o incluso la mayoría de las plantas, están implicadas en distintos tipos de relaciones mutualistas con hongos.

Hongos ectomicorrizales El tipo de hongo micorrizal ilustrado en la **Figura 31.11a** se encuentra en muchas especies de árboles en latitudes templadas de ambos hemisferios, así como en especies de árboles de bosques de coníferas del norte. En este tipo de asociación, las hifas forman una densa red que

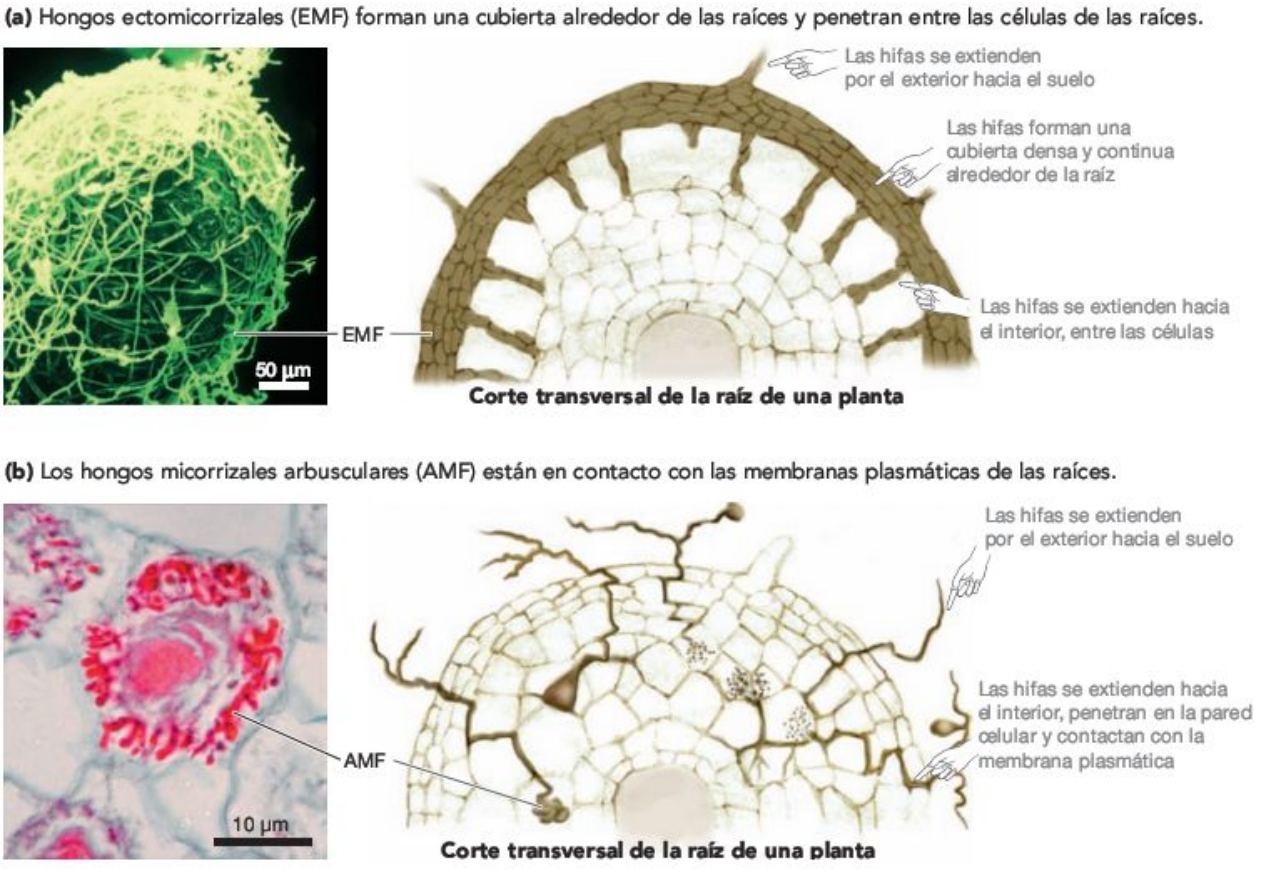


FIGURA 31.11 Los hongos mutualistas interactúan con las raíces de las plantas de dos formas diferentes. (a) Los hongos ectomicorrizales forman una densa red alrededor de las raíces de las plantas. Sus hifas penetran en los espacios intercelulares de las raíces, pero no entran en sus células. **(b)** Las hifas de los hongos micorrizales arbusculares (AMF) penetran en las paredes de las células de las raíces, donde se ramifican en tupidas estructuras o vesículas en forma de globo que están en contacto con la membrana plasmática de las células de las raíces.

EJERCICIO En los cortes transversales, añade flechas y etiquetas que indiquen la dirección del movimiento del N (compuestos que contienen nitrógeno), P (que contienen fósforo) y C (compuestos que contienen carbono).

cubre la punta de las raíces de la planta. Como muestra el corte transversal de la Figura 31.11a, hifas individuales penetran entre las células de la capa externa de la raíz, pero las hifas no penetran en las células de la raíz. Los hongos que presentan este tipo de crecimiento se denominan **hongos ectomicorrizales (EMF)**. La raíz griega *ecto-*, que significa «exterior», es apropiada porque los hongos forman una lámina exterior que suele medir 0,1 mm de ancho. Las hifas solo se extienden fuera de esta porción laminar del micelio hacia el interior del suelo húmedo. La mayoría de los EMF son basidiomicetes, y solo algunos son ascomicetes.

¿Cómo y por qué interactúan estos árboles y los hongos? En los fríos hábitats norteños, donde los hongos son abundantes, la estación de crecimiento es tan corta que la descomposición de hojas, ramas y troncos puede ser extremadamente lenta. Como consecuencia, los átomos de nitrógeno tienden a permanecer unidos a aminoácidos y ácidos nucléicos dentro de los tejidos muertos en lugar de estar disponibles en el suelo. Por fortuna, las hifas de EMF penetran degradando el material y liberando enzimas llamadas peptidasas que rompen los enlaces peptídicos entre aminoácidos en los tejidos muertos. El nitrógeno liberado durante esta reacción es absorbido por la hifa y luego transportado a los espacios entre las células de las raíces de los árboles, donde pueden ser absorbidos por las plantas. Los EMF también pueden tomar iones de fosfato que están ligados a las partículas del suelo y transferirlos a las plantas huésped. A cambio, los hongos reciben azúcares y otros compuestos carbonados complejos procedentes del árbol.

Los investigadores encontraron que cuando las especies norteñas como las plantas de semillero de abedules crecen con y sin EMF en macetas con suelo del bosque, solo las que tienen EMF son capaces de tomar cantidades significativas de nitrógeno y fósforo. Inspirado por estos datos, un biólogo se refirió a los EMF como «los órganos dominantes en la extracción de alimentos en la mayoría de los ecosistemas de clima templado». Las hifas de los EMF son como un ejército de mineros que descubren, excavan y distribuyen importantes porciones de nitrógeno a los árboles de los bosques norteños.

Hongos micorrizales arbusculares (AMF) En contraste con las hifas de los EMF, las de los **hongos micorrizales arbusculares (AMF)** crecen *dentro* de las células titulares de las raíces. El nombre *arbuscular* («árbol pequeño») fue inspirado por las hifas con forma de arbusto muy ramificadas, que se muestran en la **Figura 31.11b,** que se forman dentro de las raíces de las células. Los AMF también se llaman hongos endomicorrizales, porque penetran en el interior de las paredes celulares de las raíces, o micorrizales vesículo-arbusculares (VAM), porque las hifas de algunas especies forman grandes vesículas baloniformes intracelularmente.

La clave de las hifas de los AMF es que penetran en la pared celular y contactan directamente con la membrana plasmática de la raíz. Se cree que las hifas ramificadas se comportan dentro de la pared celular de la planta como una adaptación que incrementa la superficie disponible para el intercambio de moléculas entre hongos y hospedadores. Sin embargo, los AMF no forman apretadas capas alrededor de las raíces, tal y como hacen los EMF. En lugar de eso, forman una especie de tubos que se extienden desde el interior de las células de la planta en la raíz hacia el suelo que está debajo.

La mayoría de las especies de AMF pertenecen al linaje denominado Glomeromycota (veáse Figura 31.9). Los AMF se encuentran en un 80 por ciento de las plantas terrestres, y son muy comunes en pastizales y en bosques tropicales o templados. Del mismo modo que los EMF son predominantes en climas fríos, de altas latitudes, los AMF son el tipo dominante en pastizales y trópicos.

Además de ser muy comunes, los AMF son antiquísimos. Los investigadores encontraron AMF en raíces fosilizadas de hace 400 millones de años. Este descubrimiento confirma que la asociación micorrizal ya se producía en las plantas terrestres más antiguas. También respalda la hipótesis de que las plantas y los hongos colonizaron juntos ambientes terrestres, lo que significa que los hongos llevan alimentando a las plantas desde que estas surgieron.

¿Qué hacen los AMF? Los tejidos vegetales se descomponen rápidamente en pastizales y bosques tropicales donde florecen los AMF debido a que la estación de crecimiento es larga y cálida. Como consecuencia, el nitrógeno suele estar disponible para que lo usen las plantas. El fósforo a menudo se encuentra en pocas cantidades, esto es así porque hay una carga negativa de iones fosfato que se aferran fuertemente a partículas minerales. Basándose en estas observaciones, los biólogos plantearon la hipótesis de que los AMF transferían átomos de fósforo desde el suelo a las plantas hospedadoras. Experimentos con átomos radiactivos confirmaron la hipótesis de la transferencia de fósforo mostrando que, mientras los AMF aportan fósforo a las plantas, éstas aportan carbono reducido a los hongos. Los EMF obtienen nitrógeno y fósforo en el norte, los AMF, obtienen fósforo en el sur.

¿Son mutualistas los endofitos? Aunque los hongos endofíticos son relativamente nuevos para la ciencia, se están convirtiendo en bastante comunes y diversos. Biólogos en Brasil que examinaron por rutina hojas de árboles para descubrir la presencia de hongos encontraron especies de endofitos desconocidas hasta entonces. Recordemos de la sección 31.2 que en un estudio de hongos realizado en Panamá se encontraron cientos de morfoespecies de hongos viviendo en las hojas de solo dos especies de árboles. Estas nuevas especies descubiertas son los endofitos.

Descubrimientos recientes han demostrado que los endofitos encontrados en algunos pastos producen componentes que disuaden o incluso matan herbívoros a cambio de absorber azúcares de la planta. Basándose en estos resultados, los biólogos concluyeron que la relación entre hongos endofitos y pastos era mutualista. En otros tipos de plantas, sin embargo, los investigadores no han sido capaces de documentar beneficios para las plantas hospedadoras. El consenso actual es que algunos hongos endofíticos pueden ser comensales, es decir, que los hongos y las plantas coexisten sin efecto beneficioso observable, ni beneficioso ni perjudicial, en la planta hospedadora. Aunque la investigación sobre los endofitos continúa, está claro que la mayoría de las plantas está colonizada por un amplio conjunto de hongos y que los hongos se engloban en un conjunto de relaciones con sus plantas simbiontes.

¿Qué adaptaciones hacen que los hongos sean unos descomponedores tan efectivos?

Los hongos saprofitos son maestros recicladores. Aunque las bacterias y las arqueas también son importantes descomponedores en el medio ambiente terrestre, los hongos y algunas bacterias son los únicos organismos que pueden digerir la madera por completo. Dado el tiempo necesario, los hongos pueden hacer que los árboles más grandes y robustos pasen a convertirse en suelos húmedos que sirvan de alimento a las plantas (**Figura 31.12**). Ya has analizado lo finas que son las hifas y la gran superficie absortiva del micelio y lo excepcionalmente efectivo que es. Los hongos saprofitos son también capaces de crecer incluso una vez muertos los tejidos que los alimentan. ¿Qué otras adaptaciones ayudan a los hongos a descomponer tejidos vegetales?

Digestión extracelular Moléculas grandes como el almidón, la lignina, la celulosa, las proteínas y el RNA no pueden difundirse a través de la membrana plasmática de las hifas. Solo los azúcares, los aminoácidos, los ácidos nucleicos y otras pequeñas moléculas son capaces de penetrar en el citoplasma. Como consecuencia, los hongos tienen que digerir su alimento antes de absorberlo.

En lugar de digerir el alimento en el estómago o en las vacuolas, como hacen la mayoría de los animales y algunos protistas, los hongos sintetizan enzimas digestivas y posteriormente las secretan al exterior de la hifa, en su alimento. Los hongos llevan a cabo una **digestión extracelular,** es decir, que se produce fuera del organismo. Los componentes simples que resultan de la acción enzimática son luego absorbidos por las hifas.

Como en un estudio sobre cómo se desarrolla este proceso, las enzimas son responsables de digerir lignina y celulosa. Estas son dos de las moléculas orgánicas más abundantes en la tierra. El término **lignina** se refiere a una familia de complejos y extremadamente fuertes polímeros formados por monómeros con un anillo de seis átomos de carbono. Recordemos del Capítulo 30 que la lignina se encuentra en la pared celular secundaria de los tejidos vasculares vegetales, donde realiza importantes funciones estructurales. La **celulosa** es un polímero de glucosa y se encuentra en células primarias y secundarias de la pared celular vegetal. Los basidiomicetes pueden degradar la lignina completamente –a CO_2– además de digerir celulosa. Analicemos con más atención cómo se hace.

FIGURA 31.12 Los hongos reciclan nutrientes. Los hongos que descomponen el tronco de este árbol toman sus proteínas, ácidos nucleicos, lignina y celulosa. Al hacerlo, los hongos liberan nitrógeno, fósforo y otros nutrientes que pueden utilizar otros organismos.

EJERCICIO En esta fotografía habitan al menos dos especies de basidiomicetes. Rodea sus estructuras reproductoras.

Degradación de la lignina Los biólogos han mostrado mucho interés en estudiar cómo los basidiomicetes digieren la lignina. La industria papelera está también interesada en el proceso porque necesitan mecanismos eficientes y seguros de degradar lignina para fabricar productos de papel suaves y absorbentes.

Para averiguar cómo los hongos degradan la lignina, los biólogos comenzaron a analizar las proteínas que estas especies secretan al espacio extracelular. Tras purificar estas moléculas, los investigadores valoraron la habilidad de cada proteína para degradar lignina. Utilizando este método, los investigadores de dos laboratorios independientes descubrieron una enzima denominada lignina peroxidasa.

Los investigadores que continuaron con este descubrimiento, observaron que la enzima cataliza el desplazamiento de un simple electrón de un átomo en el anillo de la molécula de lignina. Esta oxidación crea radicales libres, esto es, un átomo al que le falta un electrón (véase Capítulo 2). Esta configuración del electrón extremadamente inestable desencadena una serie de reacciones incontrolables e impredecibles que terminan fragmentando el polímero en unidades más pequeñas.

Los biólogos se han referido al mecanismo de degradación de lignina como combustión. La afirmación es adecuada porque las reacciones de oxidación incontrolada catalizadas por la lignina peroxidasa son análogas de la oxidación incontrolada que ocurre cuando se quema la gasolina en un motor. La naturaleza inespecífica de la reacción es destacable porque el resto de las reacciones catalizadas por enzimas son extremadamente específicas. La carencia de especificidad en la degradación de la lignina en realidad cobra sentido, sin embargo, dada la naturaleza del componente. A diferencia de proteínas, ácidos nucleicos y otros muchos polímeros con estructura regular predecible, la lignina es extremadamente heterogénea. En torno a diez tipos de enlaces covalentes se encuentran rutinariamente entre los monómeros que forman la lignina. Pero una vez que la lignina peroxidasa ha creado un radical libre en el anillo aromático, cualquiera de estos enlaces puede romperse.

La naturaleza incontrolada de estas reacciones tiene una consecuencia importante. En lugar de ser bajados por una cadena transportadora de electrones ordinaria, tal y como la que se describe en el Capítulo 9, los electrones implicados en estas reacciones pierden su energía potencial en grandes e impredecibles saltos. Como consecuencia, la oxidación de la lignina puede no ser aprovechada para la producción de ATP y combustible para el crecimiento de las hifas. Esta conclusión se ve respaldada por una observación experimental: los hongos no pueden crecer con la lignina como su única fuente de alimento.

Si los hongos descomponedores de madera no usan lignina como fuente de alimento, ¿por qué producen enzimas para digerirla? La respuesta es sencilla. En la madera, la lignina forma densas matrices en torno a las columnas de celulosa. Al degradar las matrices de lignina, las hifas tienen acceso al gran aporte de energía que supone la celulosa. Los hongos saprofitos son como mineros. Pero en vez de buscar extraños y valiosos átomos de nitrógeno y fósforo tal y como hacen EMF y AMF, los saprofitos usan la lignina peroxidasa para quitar de en medio las enormes moléculas de lignina, dejando expuestos vasos ricos en celulosa que les sirven de combustible para su crecimiento y reproducción.

Digestión de la celulosa Una vez que la lignina peroxidasa ha suavizado la madera deshaciéndose de la matriz de lignina, las largas columnas de celulosa que quedan pueden ser atacadas por enzimas denominadas celulasas. Al igual que la lignina peroxidasa, las celulasas se secretan al medio extracelular. Pero a diferencia de la lignina peroxidasa, las celulasas son extremadamente específicas en su acción. Por ejemplo, los biólogos han purificado siete tipos de celulasas distintas en los hongos *Trichoderma reesei*. Dos de estas enzimas catalizan el paso inicial que resulta crítico en la digestión: fragmentan grandes cantidades de celulosa en un disacárido denominado celobiosa. Las otras celulasas son igualmente específicas y también catalizan acciones hidrolíticas. En combinación, el conjunto de los siete tipos de celulasas en *T. reesei* transforma largas columnas de celulosa en simples monómeros de glucosa que los hongos usan como fuente de alimento.

Ahora que las enzimas responsables de la degradación de la lignina y la celulosa han sido descritas, a los investigadores les gustaría continuar con la siguiente pregunta práctica: ¿Pueden utilizarse la lignina peroxidasa y las celulasas para hacer el procesamiento del papel más eficiente o quizá reducir los esfuerzos y aumentar la velocidad de trabajo en los aserraderos? Si la respuesta es afirmativa, los hongos podrían usarse junto con bacterias y arqueas en el intento de biorremediación introducido en el Capítulo 29.

Variación en los ciclos vitales

Los hongos desarrollaron un conjunto de mecanismos de absorción de nutrientes a medida que se diversificaban. Pero, además, los hongos desarrollaron una serie de mecanismos de reproducción. Recordemos de la sección 31.2 que los hongos pueden producir gametos nadadores y esporas, hifas conjugadas cuyos núcleos procedentes de diferentes individuos se fusionan para formar un cigoto que quedará incluido en una estructura protectora, o células especializadas en la producción de esporas denominadas basidia y asci.

La **espora** es, de hecho, la célula reproductora fundamental en el hongo. Las esporas son un estado disperso en todo el ciclo vital de los hongos y se producen tanto en la reproducción sexual como asexual. (Recordemos del Capítulo 12 que la reproducción asexual se basa en la mitosis, mientras que la reproducción sexual se basa en la meiosis.) Los hongos producen esporas en tal cantidad que no es inusual para ellos superar en número a los granos de polen en una muestra de aire. Si una espora cae en una fuente de alimento y es capaz de germinar, se empieza a formar un micelio. A medida que los hongos se expanden, las hifas crecen en la dirección en la que el alimento es más abundante. Si el alimento comienza a desaparecer, el micelio responde formando esporas, que se dispersarán mediante el viento y los animales. ¿Por qué se reproduce el micelio cuando el alimento escasea? Para responder a esta pregunta, los biólogos plantearon la hipótesis de que la producción de esporas se ve favorecida por la selección natural cuando los individuos se someten a estrés nutricional. Lo lógico es que la producción de esporas permita al micelio hambriento dispersar su descendencia a nuevos hábitats donde haya más alimento.

Aspectos únicos del ciclo vital de los hongos Comparado con el estilo de vida de las plantas verdes, los protistas y los animales, el ciclo vital de los hongos tiene aspectos únicos. Por ejemplo, solo los miembros de Chytridiomycota producen gametos, y ninguna especie de hongos produce gametos que se diferencien tanto en tamaño para que puedan denominarse huevo y esperma. Además, la fertilización se produce en dos pasos distintos en muchos hongos: 1) fusión celular y 2) fusión nuclear de las células fusionadas. Estos dos pasos pueden estar separados por largos periodos de tiempo e incluso grandes distancias.

En muchos hongos, el proceso de la reproducción sexual comienza cuando las hifas de dos individuos se fusionan para formar una hifa híbrida. Cuando el citoplasma de dos individuos se fusiona de esa manera, tiene lugar la **plasmogamia** (**Figura 31.13a**). Pero en algunos casos, el núcleo de dos o más individuos permanece independiente y crece en un micelio **heterocariota.** Los distintos núcleos que están presentes en la hifa heterocariota funcionan independientemente, incluso aunque la expresión genética debe ser coordinada para que tenga lugar un adecuado crecimiento y desarrollo. Por ejemplo, los dos núcleos se dividen mientras las hifas se expanden, por lo tanto cada compartimento está dividido por un tabique que contiene cada uno de los dos núcleos. Cómo se coordina la actividad de los dos núcleos es todavía un misterio. Finalmente, sin embargo, una o más parejas de distintos núcleos pueden fusionarse para formar cigotos diploides. La fusión de los núcleos se llama **cariogamia.** El núcleo que se produce por cariogamia se divide luego por meiosis en esporas haploides.

Como muestra la Figura 29.20, la mayoría de los eucariotas tienen ciclos vitales dominados por células haploides o formas diploides. Muchos hongos, en contraste, tienen un ciclo vital dominado por células heterocariotas. Si entiendes la relación entre plasmogamia, heterocariosis y cariogamia, serás capaz de comparar y contrastar estos acontecimientos con el ciclo vital de otros eucariotas. Por ejemplo, ¿qué células humanas llevan a cabo plasmogamia y cariogamia? ¿Tiene lugar la heterocariosis?

La mayoría de las especies de hongos se pueden reproducir tanto sexual como asexualmente. Hay, de hecho, un gran número de ascomicetes en los que nunca se ha observado la reproducción sexual. Durante la reproducción asexual, las estructuras formadoras de esporas se producen por un micelio haploide, y las esporas se generan por mitosis. Como consecuencia, la descendencia es genéticamente igual a sus progenitores.

Entre las especies de hongos que se reproducen sexualmente, la presencia de un estadio heterocariota y la morfología de las estructuras formadoras de esporas varía. Observemos con más atención cada uno de los tipos principales de ciclos vitales que se han descrito en hongos:

1. Los Chytridiomycota son el único grupo de hongos con una especie que muestra alternancia entre generaciones. La **Figura 31.13b** muestra cómo ocurre esa alternancia de generaciones en el *Allomyces*, un quitridio muy bien estudiado. Los puntos clave están en que los gametos nadadores se producen en adultos haploides por mitosis, y en que los gametos de un mismo individuo o diferentes individuos se fusionan para formar un cigoto diploide, que crece en los esporofitos. El ciclo vital se completa cuando se produce la meiosis en el esporofito, dentro de una estructura celular denominada **esporangio.** Las esporas haploides producidas por meiosis se dispersan por flotación.
2. En los Zygomycota, la reproducción sexual comienza cuando las hifas de diferentes individuos se fusionan, tal y como se muestra en la **Figura 31.13c.** La plasmogamia forma un zigosporangio que desarrolla una cubierta resistente, y es seguido por la cariogamia. El zigosporangio puede soportar condiciones frías y de alta sequedad y seguir creciendo. Cuando la temperatura y las condiciones

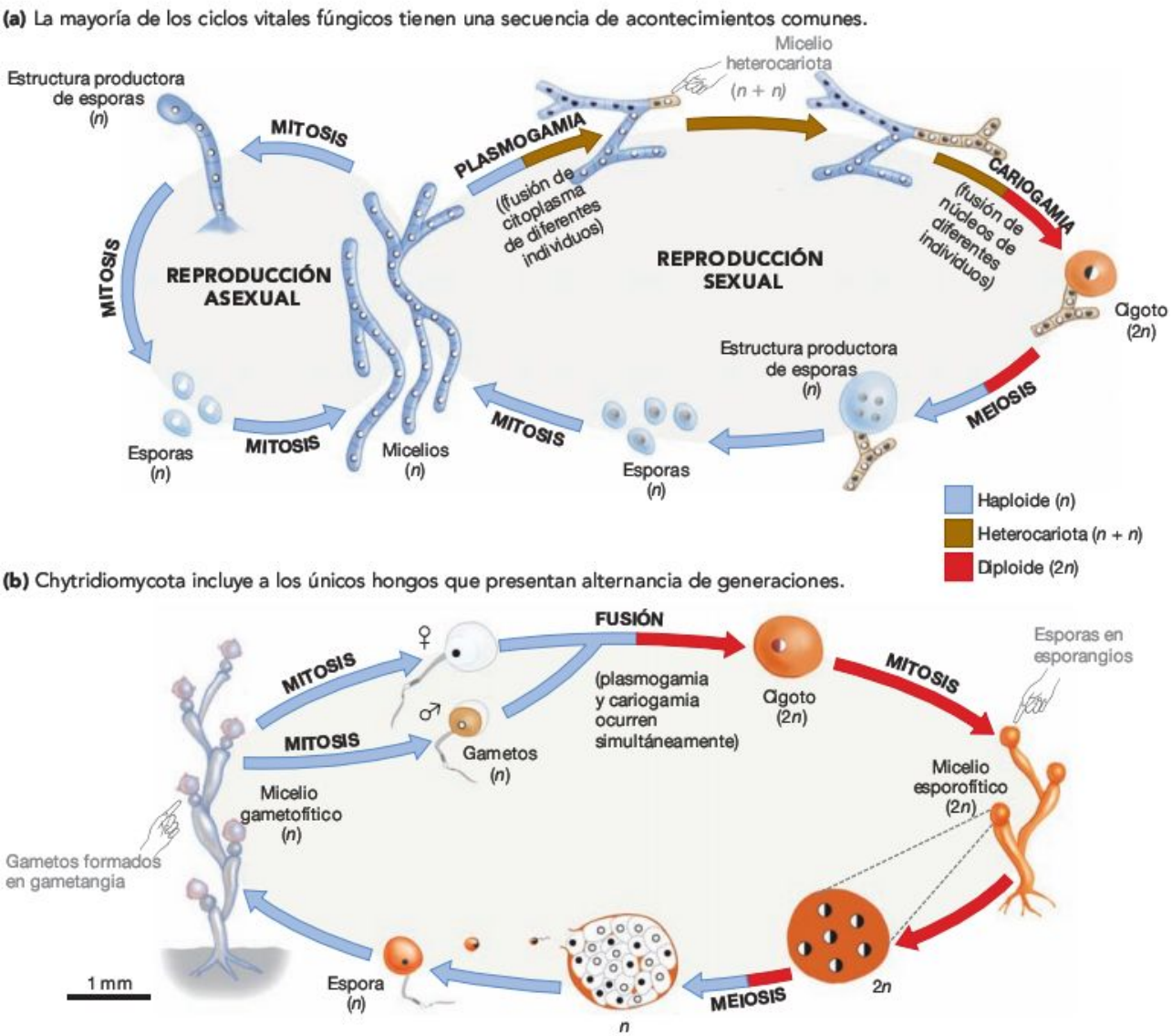
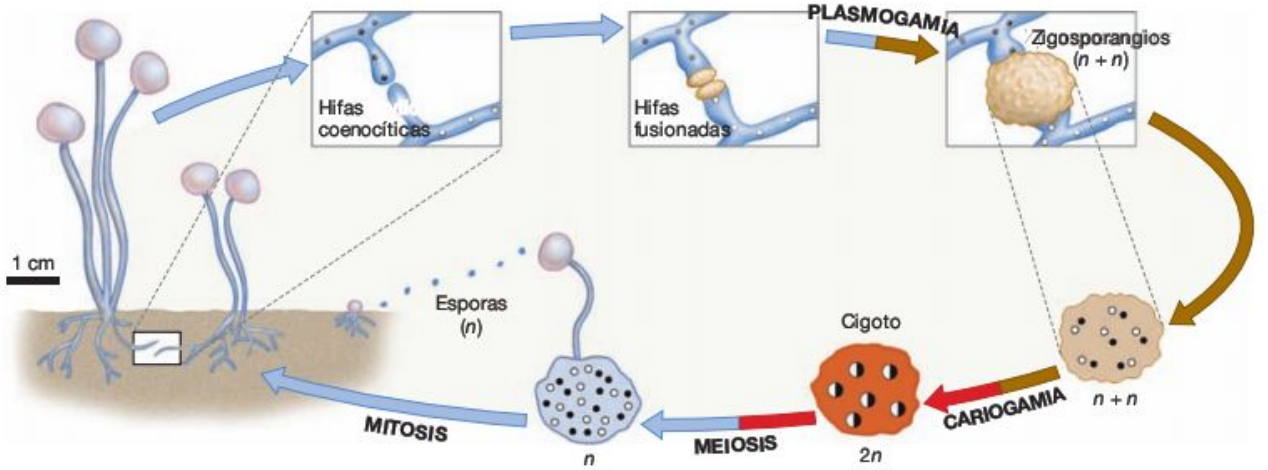


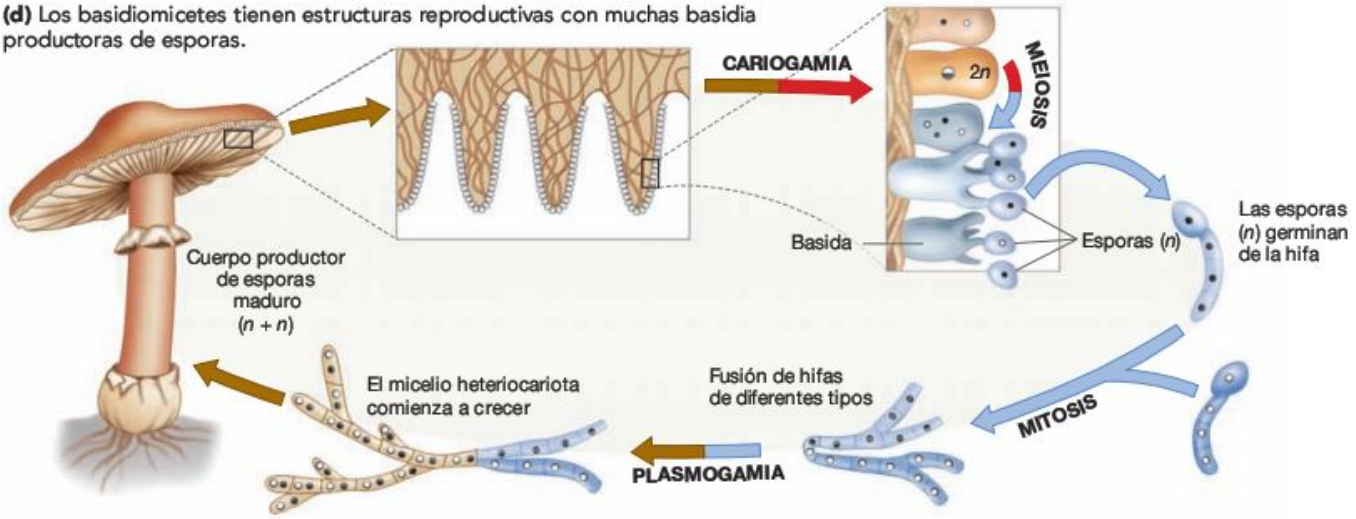
FIGURA 31.13 Los hongos tienen ciclos vitales inusuales. (a) Ciclo vital fúngico generalizado, mostrando ambos tipos de reproducción, sexual y asexual. **(b-e)** Parte sexual del ciclo vital de los cuatro grupos principales de hongos. **(b)** Chytridiomycota, **(c)** Zygomycota, **(d)** Basidiomycota y **(e)** Ascomycota. La reproducción asexual es particularmente común en Zygomycota y Ascomycota, y es la única forma de reproducción que actualmente se conoce en Glomeromycota.

EJERCICIO Los hongos pasan la mayor parte de su vida alimentándose. En el dibujo, indica cuál es el componente más largo del ciclo. En los apartados (c) y (e), añade un bucle de «Reproducción asexual» similar al del apartado (a). Este bucle debe empezar y acabar en el micelio, recorriendo el crecimiento de las esporas producidas asexualmente.

(c) Zygomycota procedente de hifas conjugadas que producen estructuras formadoras de esporas (zigosporangios).



(d) Los basidiomicetes tienen estructuras reproductivas con muchas basidia productoras de esporas.



(e) Los Ascomycota tienen estructuras reproductivas con muchos asci productores de esporas.

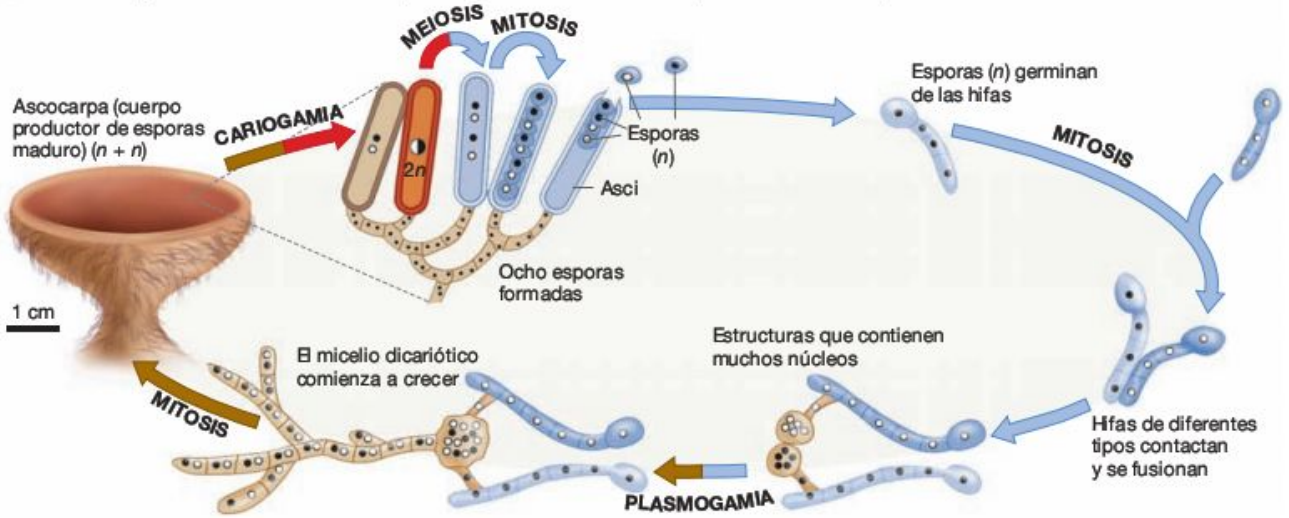


FIGURA 31.13 ***(continuación)***

ambientales vuelven a ser favorables, se produce la meiosis. Los productos de la meiosis en el zigosporangio son esporas haploides. Cuando las esporas se liberan y germinan, crecen dentro de un nuevo micelio. Este micelio puede reproducirse asexualmente formando un esporangio, con esporas producidas por mitosis y dispersadas por el viento.

3. Las setas, hongos en colmenilla y bejines son estructuras reproductivas propias de los basidiomicetes (**Figura 31.13d**). Incluso a pesar de que su tamaño, forma y color varían enormemente de unas especies a otras, todas las estructuras reproductoras de los Basidiomycota se originan en hifas heterocariotas de individuos emparejados. Dentro de la seta, colmenilla o bejín, están las células con forma de pedestal productoras de esporas denominadas basidia situadas en el extremo de la hifa. La cariogamia tiene lugar dentro de la basidia. Los núcleos diploides resultantes entran en meiosis, y las esporas haploides maduran. Las esporas se lanzan desde el final de la basidia y se dispersan con el viento. No es infrecuente que un solo bejín o seta produzca millones de esporas.

4. El aparato reproductor de los Ascomycota se produce por una hifa dicariótica, es decir, que contiene dos núcleos distintos. Como muestra la **Figura 31.13e,** el proceso comienza habitualmente cuando la hifa o estructura especializada de la misma especie de Ascomycota pero de diferente tipo se fusionan, formando una célula que contiene núcleos independientes. Una pequeña hifa dicariótica, que contiene núcleos de cada progenitor, surge y finalmente crece en una compleja estructura reproductiva cuya hifa tiene una estructura en forma de saco productora de esporas denominada asci en su extremo. Después de que ocurra la cariogamia dentro de cada ascus, tiene lugar la meiosis y las esporas haploides se producen. Cuando el ascus madura, las esporas de su interior son expulsadas con fuerza. Las esporas son transportadas por el viento y se dispersan.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Life Cycle of a Mushroom

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La mayoría de los hongos viven en estrecha asociación con las plantas terrestres.
- Cuando las plantas están vivas, los hongos micorrizales se asocian con sus raíces y muchas especies de hongos crecen como endofitos.
- Cuando mueren las plantas, los hongos saprofitos degradan sus tejidos y liberan nutrientes.
- En lugar de basarse en la fusión de gametos, la reproducción sexual de los hongos a menudo se basa en la fusión de hifas.

Deberías ser capaz de...

1) Describir evidencias de que el mutualismo tiene lugar en EMF, AMF y endofitos de los pastos.
2) Explicar cómo funciona la digestión extracelular, usando la descomposición de la lignina y la celulosa como ejemplo.
3) Dibujar un ciclo vital general de los hongos.
4) Explicar la diferencia entre plasmogamia y cariogamia, y relacionarlas en el proceso de fecundación de plantas y animales.
5) Explicar qué es un micelio heterocariota.

31.4 Linajes clave de hongos

Basándose en la actual estimación de la filogenia fúngica, está claro que los Chytridiomycota y Zygomycota no son monofiléticos y por tanto no deberían nombrarse como filum (**Figura 31.14**). Los biólogos continúan usando los nombres antiguos, debido a que la nueva nomenclatura para estos grupos todavía está en proceso. Aunque los siguientes resúmenes traten a los quitridios y a los zigomicetes como grupos coherentes, ten en cuenta que no lo son y que serán renombrados pronto.

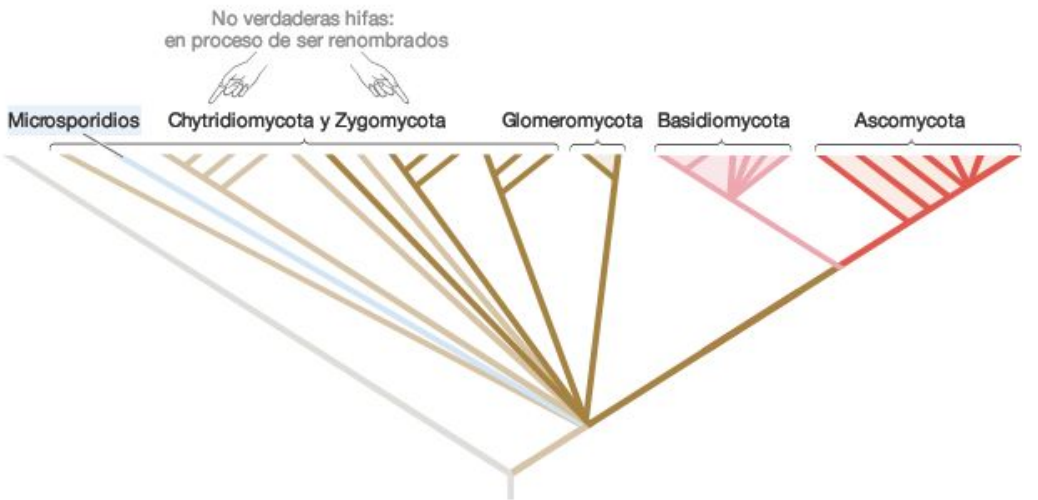


FIGURA 31.14 Principales linajes de hongos.

EJERCICIO Marca el origen de los patrones de crecimiento micelar, ascus y asociación de EMF.

Chytriodiomycotas

Los quitridios son sobre todo animales acuáticos, y son especialmente comunes en ambientes de aguas dulces. Algunas especies viven en suelos húmedos y se han encontrado algunas en suelos desérticos, que son húmedos solo durante una estación lluviosa corta. Las especies que se encuentran en los suelos secos tienen esporas en periodo de latencia, que les permiten soportar condiciones muy duras. Las esporas en estado de latencia de los quitridios germinan normalmente después de un periodo de reposo de 31 años. Los miembros de este grupo son los únicos hongos que producen células móviles. En cada caso estas células móviles utilizan flagelos para nadar.

Estilo de vida absortivo Muchas especies de quitridios tienen enzimas que les permiten digerir la celulosa, por lo tanto estas especies son descomponedores importantes de material vegetal en suelos húmedos, estanques y lagos. Muchas de las especies de aguas dulces son parásitos, y a veces los quitridios parásitos causan enfermedades epidémicas en algas e insectos acuáticos (incluso en mosquitos). Otras especies parasitan musgos, helechos o plantas en floración. Los quitridios comensales son quizá los organismos más importantes de todos los que viven en el intestino de los ciervos, vacas, alces y otros mamíferos herbívoros, porque ayudan a estos mamíferos a digerir su alimento (**Figura 31.15**). Los quitridios producen celulasas que degradan las paredes celulares de pastos y otras plantas ingeridas por el animal, liberando azúcares que son utilizados tanto por los quitridios como por el hospedador.

Ciclo vital Durante la reproducción asexual, la mayoría de las especies de quitridios producen esporas que nadan hacia su nuevo hábitat gracias al flagelo. Algunas especies se reproducen tanto sexuada como asexuadamente, presentando una alternancia de generaciones (recordemos de la sección 31.3 que estos quitridios son la única especie fúngica en hacerlo). En las especies que se reproducen sexualmente, la plasmogamia y la cariogamia se pueden producir de diversas formas: a través de la fusión de hifas, estructura de formación de gametos o gametos.

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico Los quitridios son unos importantes descomponedores en hábitats acuáticos, y mutualistas en el intestino de los grandes mamíferos herbívoros. Los quitridios parásitos son también habituales. Los biólogos están investigando la posibilidad de utilizar un quitridio que parasita las larvas del mosquito como un agente de control biológico. Los tubérculos de la patata se ven a veces invadidos y dañados por un quitridio parásito que causa la enfermedad de la verruga negra. Los quitridios pueden ser también responsables del catastrófico descenso que viene sucediendo últimamente en la población de ranas de todo el mundo.

Especie *Neocallimastix*

FIGURA 31.15 Quitridio que vive en el intestino de las vacas y digiere la celulosa de las hojas de hierba.

Microsporidios

Las 1.200 especies de microsporidios que se estima que existen son unicelulares y parásitos. Se caracterizan por una estructura única denominada tubo polar (**Figura 31.16**), que les permite penetrar en el interior de las células que parasitan. El tubo brota del microsporidio, penetra en la membrana de la célula hospedadora, y actúa como un conducto para que el contenido de la célula microsporidiana penetre en la célula hospedadora. Una vez dentro, el microsporidio se duplica y produce una generación de células hijas que van a infectar otras células hospedadoras. ● Deberías ser capaz de marcar el origen del tubo polar en la Figura 31.14.

Los microsporidios tienen un genoma muy reducido, el menor conocido de los eucariontes, y carecen de mitocondrias funcionantes. Como otros hongos, el polisacárido quitina es un destacado componente de su pared celular.

Estilo de vida absortivo La mayoría de los microsporidios parasitan insectos o peces. Puesto que pueden penetrar en el interior de las células hospedadoras, se denominan parásitos intracelulares.

Nosema tractabile

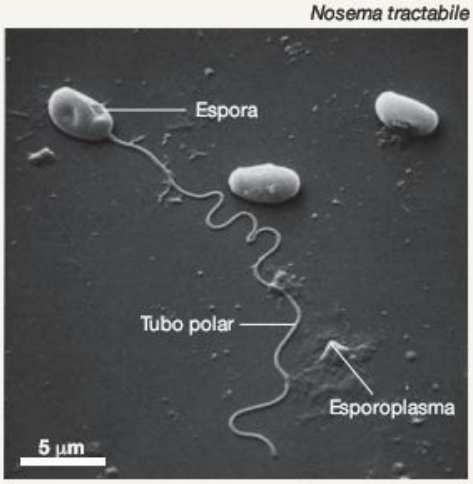


FIGURA 31.16 Microsporidia infecta otras células a través del tubo polar.

(Continúa en la página siguiente)

Microsporidios *(continuación)*

Ciclo vital La variación en el estilo de vida es bastante amplia. Algunas especies parecen reproducirse solo asexualmente. Otras producen diferentes tipos de esporas sexuales y asexuales, y algunas deben infectar con éxito diversas especies hospedadoras para realizar su ciclo vital.

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico Especies de ocho géneros diferentes pueden infectar al ser humano. En la mayoría de los casos, sin embargo, los microsporidios causan importantes infecciones solo en pacientes con sida y en otros individuos cuyo sistema inmunitario no funciona correctamente. Algunos microsporidios causan graves plagas en colonias de abejas y gusanos de seda, mientras que otras provocan importantes infecciones en escarabajos y sirven como agentes de control biológico.

Zygomycota

Los Zygomycota («hongos conjugados») viven principalmente en suelos húmedos. Sus hifas se conjugan y fusionan durante la reproducción sexual y forman un zigosporangio duradero de gruesas paredes que es característico de este grupo.

Estilo de vida absortivo Muchos miembros de linajes de Zygomycota son saprofitos y viven en detritus de plantas. Algunos parasitan otros hongos, o son importantes parásitos de insectos y arácnidos.

Ciclo vital La reproducción asexual es bastante común. Los esporangios con forma de bola se producen en los extremos de las hifas que forman tallos, y la mitosis desencadena la producción de esporas, que son dispersadas por el viento. Durante la reproducción sexual, la fusión de las hifas se produce únicamente entre individuos de diferente género. No se produce fusión de hifas entre individuos del mismo micelio.

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico El moho común del pan, *Rhizopus stolonifer*, es una plaga doméstica habitual; probablemente sea el zigomicetes que te resulte más familiar. Los miembros saprofitos y parásitos de estos linajes son responsables de la putrefacción de fresas y otras frutas y verduras, causando graves pérdidas en esta industria. El moho negro del pan representado en la **Figura 31.17** es un conocido ejemplo de zigomicete saprofito. Algunas especies de Mucor se usan en la producción de esteroides para uso médico. Especies de *Rhizopus* y *Mucor* se utilizan en la producción comercial de ácidos orgánicos, pigmentos, alcoholes y alimentos fermentados.

(a) Crecimiento del moho negro. Se observan hifas conjugadas y esporangios.

Rhizopus nigricans

(b) Esporangio con esporas.

Rhizopus nigricans

FIGURA 31.17 El moho negro del pan lo forman cigomicetes.

Glomeromycota

Recientes análisis filogenéticos han demostrado que los hongos arbusculares micorrizales (AMF) forman una rama distinta, e indican que son un grupo monofilético principal. Antes de que estuviese disponible la filogenética basada en caracteres moleculares, el linaje que actualmente se llama Glomeromycota se llamaba Glomales, y se consideraba parte de Zygomycota.

● Deberías ser capaz de marcar la asociación de AMF en la Figura 31.14.

Estilo de vida absortivo Recordemos de la sección 31.3 que los AMF absorben iones fosfato o moléculas del suelo y los transfieren a las raíces de los árboles, pastos y arbustos en pastizales y hábitats tropicales (**Figura 31.18**). En el intercambio, la planta huésped provee al hongo simbionte de azúcares y otros compuestos orgánicos.

Ciclo vital La mayoría de las especies forman esporas bajo tierra. Los glomeromicetes crecen difícilmente en el laboratorio, de modo que no se conoce bien su estilo de vida. Nadie ha descubierto aún una fase sexual en estas especies.

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico Aunque los pastizales y bosques tropicales están entre los hábitats más productivos de la Tierra, los AMF son muy importantes tanto en economía humana como natural.

FIGURA 31.18 AMF penetra las paredes celulares de las plantas.

Basidiomycota (hongos en garrote)

Aunque la mayoría de los Basidiomycota forman micelios y producen estructuras reproductoras pluricelulares, algunas especies tienen una forma de crecimiento unicelular. El grupo se denomina basidia, las células en forma de garrote o de pedestal donde tiene lugar la meiosis y la formación de esporas. ● Deberías ser capaz de marcar el origen de los basidios en la Figura 31.14. Se han descrito alrededor de 31.000 especies, y cada año se descubren más especies.

Estilo de vida absortivo Los basidiomicetes son saprofitos importantes. Junto con algunas bacterias que viven en los suelos húmedos, son organismos capaces de sintetizar lignina peroxidasa y completar la digestión de la madera. Algunos basidiomicetes son hongos ectomicorrizales (EMF) que se asocian con árboles en bosques templados y del norte. Un subgrupo está compuesto de parásitos llamados óxidos, e incluyen especies que causan infecciones en campos de trigo y centeno. Los parásitos de vegetales llamados hongos tizne son también basidiomicetes. Por tanto, todos los estilos de vida absortiva de los hongos –saprofitos, mutualistas y parásitos– se encuentran en los Basidiomycota.

Ciclo vital La reproducción asexual a través de la producción de esporas es común en los basidiomicetes, aunque no tan prevalente como en otros tipos de hongos. La reproducción asexual también se lleva a cabo a través del crecimiento y fragmentación del micelio en el suelo o en madera en putrefacción, lo que conlleva que los individuos genéticamente idénticos son físicamente independientes. Durante la reproducción sexual, todos los basidiomicetes –incluso los unicelulares– producen basidia. En el grupo más amplio de este linaje, las basidia se forman en grandes estructuras reproductivas situadas en la superficie terrestre denominadas setas, colmenillas o bejines (**Figura 31.19**).

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico Debido a que los bosques templados y norteños proporcionan la mayoría de la madera tanto dura como fina usada en la industria del mueble, papelera y de la construcción, los EMF son muy importantes en silvicultura. En todo el mundo, las setas se cultivan o recogen del medio salvaje como fuente de alimento. El botón blanco, y setas crimini y portabella, que habrás podido ver en las fruterías, son variedades de la misma especie, *Agaricus bisporus*. Algunas de las toxinas encontradas en hongos venenosos se usan en investigación científica, otras tienen efectos alucinógenos y son objeto de tráfico ilegal.

FIGURA 31.19 Las estrellas terrestres pueden producir millones de esporas.

Ascomycota (hongos en saco)

Alrededor de la mitad de los hongos conocidos pertenecen al género Ascomycota. Este grupo se llama así por sus células sacciformes, o asci, donde tienen lugar la meiosis y la formación de esporas.

Los Ascomycota son muy grandes y diversos, y las relaciones filogenéticas entre los principales subgrupos todavía se están investigando. Como consecuencia, el debate sobre los «linajes clave» se basa en dos estilos de vida observados en ascomicetes y no en otros grupos monofiléticos. El trabajo para establecer las relaciones monofiléticas entre los Ascomycota continúa.

Ascomycota > Formadores de liquen

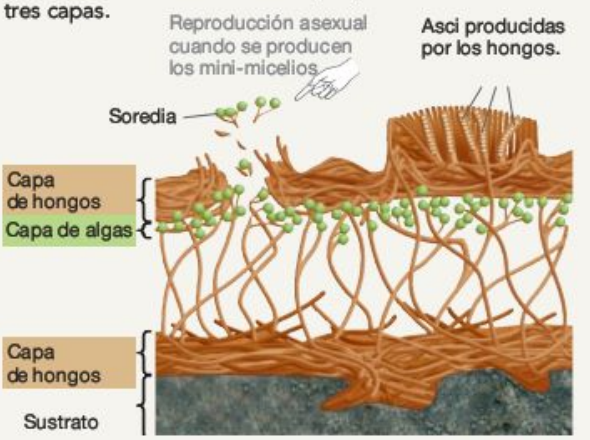
En torno a la mitad de los Ascomycota crecen en asociación simbiótica con cianobacterias y/o miembros unicelulares de algas verdes, formando estructuras denominadas **líquenes**. Hasta la fecha, se han descrito alrededor de 15.000 líquenes diferentes; en la mayoría, los hongos implicados son los ascomicetes (aunque también participan algunos basidiomicetes). Para nombrar a un liquen, los biólogos usan el género y la especie del hongo que participa en la asociación.

Estilo de vida absortivo No está aún claro si todas las relaciones observadas en los líquenes son mutualistas. En hábitats donde son habituales los líquenes, ningún miembro puede existir como organismo independiente. Los hongos en los líquenes aparecen como protectores de bacterias fotosintéticas o de las algas verdes. Las hifas de los hongos forman una densa capa protectora que envuelve a las especies fotosintéticas y reduce su pérdida de agua. A cambio, las cianobacterias y algas proporcionan hidratos de carbono a los hongos que estos usan como fuente de carbono y energía. Sin embargo, se ha observado que las hifas de algunos hongos formadores de líquenes invaden las células de las algas y las matan. Este hecho sugiere que puede existir una relación parásita parcial, al menos en algunos líquenes. La naturaleza de las asociaciones de los formadores de líquenes es aún materia de investigación.

Ciclo vital Como muestra la **Figura 31.20a,** muchos líquenes se reproducen asexualmente a través de la producción de pequeñas estructuras liquenoides denominadas **soredia** que contienen ambos simbiontes. Las soredias se dispersan a nuevas localizaciones gracias al viento o al agua, desarrollando un nuevo individuo maduro gracias al crecimiento de algas, bacterias y hongos simbiontes. Además, los compañeros de los hongos pueden formar asci. Las esporas que se refugian en los asci germinan para formar pequeños micelios. Si el crecimiento de las hifas encuentra algas suficientes, se puede formar un nuevo liquen.

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico En términos de abundancia y diversidad, los líquenes dominan las tundras del ártico y el antártico y son muy comunes en bosques boreales (véase Capítulo 50). Son el principal alimento de los caribúes, así como los colonizadores más comunes de la superficie de las rocas en todo el mundo (**Figura 31.20b**). Los líquenes que viven en las rocas son importantes, porque rompen partículas minerales de las rocas mientras crecen, siendo este el primer paso en la formación de suelos húmedos. Alrededor de 10.000 toneladas de líquenes se procesan anualmente para la producción de perfumes, tanto como moléculas para fragancias como para moléculas que ayudan a mantener el buen olor y evitar que el perfume se evapore demasiado rápido.

(a) Sección transversal de un liquen; se muestran tres capas.



(b) Vista superior de líquenes en una roca.

FIGURA 31.20 Los líquenes son una asociación entre un hongo y una cianobacteria o un alga. (a) En un liquen, las cianobacterias o las algas verdes están integradas en una densa red de hifas fúngicas. **(b)** A menudo, los líquenes colonizan superficies como la corteza de árboles y rocas superficiales, donde es raro que lo hagan otros organismos.

Ascomycota > No formadores de líquenes

Los Ascomycota que no forman líquenes se encuentran prácticamente en cualquier hábitat terrestre, además de en algunos ambientes de agua dulce y marinos. Aunque la mayoría de los ascomicetes forman micelios, muchos son levaduras individuales.

Estilo de vida absortivo Algunos miembros de Ascomycota forman EMF mutualistas en las raíces de los árboles. Los ascomicetes son también los hongos endofíticos más comunes en tejidos superficiales. Un gran número de ellos son saprofitos y abundan en suelos forestales y suelos húmedos de pastizales. Los parásitos también son comunes. El conjunto completo de estilos de vida absortivos de los hongos ha evolucionado tanto en Ascomycota como en Basidiomycota.

Ciclo vital La estructura reproductora superficial de estos hongos puede tener forma de taza o copa llamada **ascocarpa** (**Figura 31.21**). Por este motivo, estos ascomicetes son conocidos como **hongos en copa.** Es también habitual que las esporas denominadas conidias se reproduzcan asexualmente en el extremo de hifas especializadas llamadas conidioforas.

Impacto sobre el ser humano e impacto ecológico Algunos ascomicetes saprofitos pueden crecer en el combustible de los aviones y en la pintura, y por ello se usan para mantenerlos descontaminados. La *penicilina* es una importante fuente de antibióticos, y los *Aspergillus* producen ácido cítrico que se utiliza para dar sabor a bebidas y golosinas. Las trufas y las colmenillas son muy caras, y las multimillonarias industrias cerveceras y del vino se colapsarían sin *Saccharomyces cerevisiae*. Algunos ascomicetes parásitos causan infecciones en el ser humano y en otros animales. En plantas terrestres, los parásitos que forman este grupo son causantes de la enfermedad del olmo holandés y la plaga de los castaños.

Sarcoscypha coccinea

FIGURA 31.21 Los ascomycetes a veces se denominan hongos en copa.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los hongos son importantes porque muchas especies viven en estrecha asociación con plantas terrestres. Proporcionan a las plantas nutrientes esenciales y descomponen la madera muerta. Son importantes recicladores de nutrientes en ecosistemas terrestres.

Las plantas vivas son colonizadas por hongos. Las raíces de los pastos y árboles que crecen en hábitats templados y tropicales son infiltradas por glomeromicetes simbiontes que proveen a la planta de fósforo. Se han encontrado asociaciones micorrizales similares, basadas en el intercambio de nitrógeno y azúcares y otros productos de la fotosíntesis, entre los basidiomicetes y las raíces de los árboles en hábitats fríos del norte. Muchos hongos también viven en hojas y en tallos; en algunos pastos, estos hongos endofíticos segregan toxinas que disuaden a los animales herbívoros.

Aunque las asociaciones mutualistas entre hongos y plantas vivas son comunes, también lo son las relaciones parasitarias. Los hongos parásitos son responsables de plagas devastadoras en cosechas y otras plantas.

Una vez muertas las plantas, los hongos saprofitos degradan la lignina y la celulosa de la madera y liberan nutrientes del material restante de la planta. Debido a que liberan átomos de carbono que de otra manera se quedarían en la madera, los hongos aceleran el ciclo del carbono en hábitats terrestres.

Deberías ser capaz de predecir los resultados de usar fungicidas en experimentos excluyendo hongos de 10 × 10 m en bosques norteños, bosques tropicales y pastizales.

Todos los hongos se mantienen vivos gracias a la absorción de nutrientes de organismos vivos o muertos. Los hongos secretan enzimas, por lo que la digestión tiene lugar fuera de las células. Su morfología las dota de una gran cantidad de superficie de absorción eficiente.

Varias adaptaciones hacen a los hongos especialmente eficientes en la absorción de nutrientes del medio ambiente. Las finas hifas pueden penetrar en aperturas del suelo húmedo, y los dos hábitos de crecimiento observados en los hongos –levaduras individuales o micelios compuestos por largos filamentos de hifas– le dan a los hongos una superficie extremadamente grande en relación área-volumen. La digestión extracelular, cuyas enzimas son secretadas en las fuentes de alimento, es otra importante adaptación de los hongos. Tal vez las reacciones más importantes catalizadas por estas enzimas son la degradación de la lignina y la celulosa de la madera. La lignina se descompone a través de una serie de incontroladas reacciones de óxido-reducción mediadas por la enzima lignina peroxidasa. Esta «combustión enzimática» contrasta en gran medida con la digestión de la celulosa, que se desarrolla en una delicada cadena de pasos regulados, cada uno catalizado por una celulasa específica.

Deberías ser capaz de dibujar un micelio penetrando en el suelo húmedo o en la madera podrida y marcar la localización de la digestión extracelular y de la absorción de nutrientes.

Muchos hongos tienen estilos de vida atípicos. Es común en las especies tener un largo estadio heterocariota, en cuyas células se

contengan núcleos haploides de dos individuos diferentes. Aunque la mayoría de las especies se reproducen sexualmente, muy pocas producen gametos.

Hay muchas especies de hongos a las que nunca se las ha visto reproducirse sexualmente, aunque la mayoría de ellas pueden producir esporas haploides, ya sea sexual o asexualmente. La reproducción sexual generalmente empieza cuando hifas de diferentes individuos se fusionan; a este tipo de reproducción se le llama plasmogamia. Si la fusión de los núcleos, o cariogamia, no se produce inmediatamente se forma un micelio heterocariótico. Más tarde, las células heterocarióticas producen estructuras con forma de esporas, donde tienen lugar la cariogamia y meiosis.

Las cuatro clasificaciones tradicionales de los hongos se basan en su estructura reproductiva: (1) Chytridiomycota, que son hongos acuáticos con gametos móviles; (2) Zygomycota, que son hongos que viven en la tierra con fuertes esporangios; (3) Basidiomycota, que tienen estructuras que forman esporas con aspecto de bastón; (4) y Ascomycota, que forman estructuras de esporas con forma de saco. Recientes análisis de la secuencia de datos del DNA han revelado que solo los Basidiomycota y los Ascomycota son monofiléticos. Sin embargo, los investigadores todavía están intentando comprender cómo los distintos grupos de quitridios y zigomicetes se relacionan entre sí y con los microsporidios.

Deberías ser capaz de explicar por qué la mayoría de los hongos no necesitan tener gametos para realizar una reproducción sexual.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Life Cycle of a Mushroom

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Por qué es importante la relación entre la superficie y el volumen en el crecimiento del micelio?
   a. Los micelios tienen una gran superficie de absorción.
   b. Las hifas que construyen los micelios son tubos estrechos y largos.
   c. La mayor parte de las hifas se descomponen en compartimentos de paredes llamadas tabiques, aunque algunas existan como cuerpos unicelulares gigantes.
   d. Las hifas pueden infiltrarse en tejidos muertos o vivos.
2. ¿Cuál creen los investigadores que fue la causa de la expansión de los hongos al final del periodo Pérmico?
   a. Condiciones inusuales del suelo que favorecieron la fosilización de esporas de hongos e hifas.
   b. Un ambiente húmedo y ácido que ralentizó la descomposición y permitió la formación de turba.
   c. Un cambio hacia modos de vida saprofita.
   d. Una extinción masiva que generó gran cantidad de material vegetal muerto.
3. La raíz griega *ecto* significa «exterior». ¿Por qué a los hongos ectomicorrizales o EMF se les ha denominado así?
   a. Sus hifas forman estructuras con forma de rama de árbol dentro de las paredes celulares de la planta.
   b. Son interdependientes.
   c. Sus hifas forman densas cubiertas que envuelven a las raíces pero que no penetran las paredes celulares que están dentro de la raíz.
   d. Transfieren nitrógeno del exterior de la planta huésped al interior.
4. Las hifas del AMF forman estructuras con forma de arbusto o globo tras tomar contacto con la membrana del plasma de una célula de la raíz. ¿Por qué?
   a. Fijan el hongo dentro de la raíz para que su asociación sea más permanente.
   b. Aumentan la superficie para la transferencia de nutrientes.
   c. Producen toxinas que protegen a las células de la planta contra animales herbívoros.
   d. Descomponen la celulosa y la lignina en las paredes celulares de la planta.
5. ¿Qué significa cuando decimos que una hifa es dicariótica o heterocariótica?
   a. Dos núcleos se fusionan durante la reproducción sexual para formar un cigoto.
   b. Están presentes dos o más grupos de núcleos independientes provenientes de diferentes individuos.
   c. El núcleo es diploide o polioploide, no haploide.
   d. Está muy ramificado, lo cual aumenta la superficie y por tanto su capacidad de absorción.
6. Hay muy pocos organismos aparte de los hongos que tengan una etapa heterocariótica en su ciclo vital. ¿Cuáles de los siguientes son aspectos inusuales en el ciclo de vida de los hongos?
   a. Algunos hongos presentan alternancia de generaciones, lo que significa que hay una etapa diploide multicelular y una etapa haploide pluricelular.
   b. Producen aproximadamente la misma cantidad de huevos y de esperma, en vez de mucho esperma y pocos huevos.
   c. Las esporas tienen que fusionarse entre sí antes de convertirse en un nuevo micelio.
   d. La mayoría de las variedades sufren una reproducción sexual sin producir huevos o esperma.

Respuestas: 1. a; 2. d; 3. c; 4. b; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica por qué los hongos que degradan los materiales de las plantas muertas son tan importantes en el ciclo global del carbono. ¿Estás de acuerdo con la afirmación de que «sin estos hongos el medioambiente terrestre habría sido completamente distinto del actual y probablemente mucho menos productivo». ¿Por qué? o ¿por qué no?
2. La lignina y la celulosa dotan de rigidez a las paredes celulares de las plantas, pero en la mayoría de los hongos es la quitina la que desempeña este papel. ¿Por qué es lógico que la mayoría de los hongos no tengan lignina o celulosa en su pared celular?
3. Los biólogos afirman que las especies EMF y AMF son más eficaces que las plantas para adquirir nutrientes porque tienen una superficie mayor y porque absorben el fósforo (P) y/o el nitrógeno (N) de una forma más efectiva. Compara y contrasta la superficie de los hongos interdependientes con las raíces de las plantas. Explica por qué los hongos son más eficaces que las plantas para adquirir fósforo o nitrógeno.
4. Utilizando información de los Capítulos 3 a 6, enumera tres macromoléculas que se encuentren en plantas que contengan fósforo. Explica por qué el crecimiento de las plantas se puede ver limitado por su acceso al fósforo.
5. Compara y contrasta la forma en que los hongos degradan la lignina con la forma en que digieren la celulosa.
6. En la mayoría de los eurocariontes que se reproducen sexualmente, existen solo dos sexos; sin embargo, en algunas especies de hongos existen miles de tipos de emparejamientos. Explica por qué se puede producir este contraste.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El apartado sobre los quitridios en la sección 31.4 menciona que ellos pueden ser los responsables de la muerte masiva que se está produciendo actualmente entre las ranas. Revisa los postulados de Koch en el Capítulo 28, y después diseña un estudio que demuestre cómo utilizarías estos postulados para probar la hipótesis de que las infecciones por quitridios son las responsables de la muerte de las ranas.
2. Algunos biólogos sostienen que en el mundo la proporción de especies vegetales frente a la de especies de hongos es de 1:6. Razona si estás de acuerdo o en desacuerdo con esta afirmación. Al hacerlo ten en cuenta el análisis de las estrategias endofítica, parasitaria de formación de liquen, micorrizal y saprofita. También considera la diversidad de tejidos y órganos de las plantas.
3. Los experimentos indican que los genes de la celulasa se transcriben y traducen conjuntamente. Si las células son seleccionadas para ser especialmente eficaces en la digestión de la celulosa, ¿es este el resultado lógico? ¿Dirías que el gen que codifica la lignina peroxidasa se transcribe junto con los genes de la celulasa? ¿Comó podrías comprobar tu predicción?
4. Las setas pueden ser de muchos colores. Los hongos no ven, por tanto no es probable que las setas se comuniquen unas con otras. Una hipótesis sostiene que los colores sirven como advertencia para los animales que comen setas, como las rayas amarillas y negras de las avispas. Diseña un experimento capaz de probar esta hipótesis.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas; más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

32 Introducción a los animales

CONCEPTOS CLAVE

- Los animales son un linaje de organismos multicelulares con una gran diversidad a nivel morfológico y muy rico en especies.
- Los grandes grupos animales se reconocen por su plan corporal, que difiere en el número de tejidos de los embriones, simetría, presencia o ausencia de una cavidad corporal, y modo en que tienen lugar acontecimientos tempranos en el desarrollo embrionario.
- Recientes análisis filogenéticos demuestran que hubo tres separaciones fundamentales en la diversificación animal, resultando en dos grupos de protóstomos (Ecdysozoa y Lophotrochozoa) y en los deuteróstomos.
- En los grandes grupos de animales, la diversificación evolutiva se basó en formas innovadoras de alimentación y locomoción. Muchos animales consiguen nutrientes comiendo otros organismos, y muchos animales pueden moverse por sí mismos en algún momento de su ciclo vital.
- Los métodos de reproducción sexual varían mucho entre los grupos de animales, y muchas especies pueden reproducirse de manera asexual. Es común que los individuos sufran metamorfosis durante su ciclo vital.

Las medusas se encuentran entre los animales más antiguos, aparecen en el registro fósil hace 560 millones de años. Comparadas con la mayoría de los animales vivos hoy en día, tienen cuerpos relativamente simples. Pero como muchos otros animales, pasan su vida comiendo otros organismos y son capaces de desplazarse por sí mismas.

Los **animales** son un grupo monofilético de eucariotas que pueden reconocerse por tres rasgos: son multicelulares, ingieren su comida, y se mueven por sí mismos en algún momento de su ciclo vital. Muchos protistas unicelulares también ingieren otros organismos o material orgánico muerto (detritos) pero son pequeños, así que están limitados a comer presas microscópicas. Por el contrario, los animales, son los depredadores, herbívoros y detritívoros más grandes y abundantes en casi todos los ecosistemas, de las profundidades del océano a los gélidos campos alpinos; y de las selvas tropicales a las tundras árticas. Los animales encuentran comida cavando túneles, nadando, filtrando, arrastrándose, reptando, deslizándose, andando, corriendo o volando. Se comen prácticamente a todos los organismos del árbol de la vida.

Hasta la fecha, aproximadamente 1,2 millones de especies de animales han sido descritas y bautizadas con un nombre científico, y los biólogos prevén que aún esperan descubrir decenas de millones. Para analizar la abrumadora cifra y la diversidad de animales, este capítulo presenta una visión general sobre la forma en que se diversificaron. También facilita información sobre los rasgos de los primeros grupos que evolucionaron. Los dos capítulos siguientes proporcionan una exploración más detallada de dos grupos filogenéticos animales principales: los protóstomos y los deuteróstomos.

El Capítulo 33 explora los protóstomos, que incluyen organismos como insectos, crustáceos (cangrejos y gambas) y moluscos (almejas y caracoles). El Capítulo 34 nos presenta a los deuteróstomos, entre los que encontramos desde estrellas de mar hasta vertebrados, humanos inclusive.

32.1 ¿Por qué los biólogos estudian a los animales?

La respuesta mayoritaria entre biólogos sería: «porque son fascinantes». Es difícil discutir este argumento. Por ejemplo, las hormigas viven en colonias que contienen millones de individuos, pero los compañeros de colonia cooperan tan a fondo en tareas como la recolección de comida, la defensa de la colonia o el cuidado de los jóvenes, que cada hormiga parece una célula de un organismo multicelular en vez de un individuo. Sin embargo, otras especies de hormiga son parásitas de este comportamiento cooperativo. Las hormigas parasitarias se parecen físicamente y huelen como la especie huésped, pero esclavizan a estas últimas, forzando a los huéspedes a cuidar a los jóvenes de la especie parasitaria en vez de la suya propia. Las colonias de hormigas también viven en hábitats muy distintos. Algunas especies viven en árboles y protegen a sus plantas huéspedes, atacando a jirafas y otros rumiantes que son un millón de veces más grandes que ellas. Otras especies son ganaderas o granjeras. Las hormigas ganaderas protegen a los insectos succionadores de la savia de las plantas denominadas áfidos, y se alimentan de una melaza rica en azúcares que estos secretan por el ano (**Figura 32.1a**). Las hormigas granjeras comen unos hongos que plantan, fertilizan y cosechan en jardines subterráneos (**Figura 32.1b**). Cada año se descubren nuevas especies de hormigas.

Basándose en observaciones como estas, muchos estaremos de acuerdo en que esas hormigas, y por extensión otros animales, son fascinantes. Pero a parte del interés puramente intelectual, hay otras razones convincentes por las que los biólogos estudian a los animales:

- Los animales son **heterótrofos:** obtienen los componentes carbónicos que necesitan de otros organismos. Recuerda de capítulos anteriores que los protistas fotosintéticos y las bacterias son **productores primarios,** que forman la base de la cadena alimentaria en muchos medios marinos. Las plantas terrestres tienen la misma función en muchos hábitats. Los heterótrofos comen productores y otros organismos, por lo que se denominan **consumidores.** Los animales son consumidores que ocupan los niveles superiores de las cadenas alimentarias en regiones acuáticas y terrestres. Por tanto, no es posible comprender o preservar ecosistemas sin comprender y preservar a los animales.
- Los animales son, en el árbol de la vida, un linaje de organismos multicelulares con una gran diversidad a nivel morfológico y particularmente rico en especies. Las estimaciones actuales sugieren que hay entre 10 y 50 millones de especies animales, aunque solo haya sido formalmente descrita y bautizada una fracción. Los animales varían en tamaño y complejidad, desde diminutas esponjas que se pegan a un sustrato y tan solo contienen unos pocos tipos de células y tejidos simples, hasta la ballena azul, que migra decenas de miles de kilómetros cada año en busca de comida y contiene millones de células, docenas de tejidos diferentes, un esqueleto complejo, y un sistema sensorial y nervioso muy sofisticados. Este linaje sufrido muchas diversificaciones. Para comprender la historia de la vida, es importante comprender cómo han llegado a ser tan diversos los animales.
- Los seres humanos de todos los países dependen de animales tanto salvajes como domesticados para comer. Los caballos, los burros, los bueyes y otros animales domesticados también posibilitaban la mayoría del transporte y la energía que se usaba en las sociedades preindustriales.
- Los esfuerzos por comprender la biología humana dependen de los avances en la biología animal. Por ejemplo, muchas pruebas farmacológicas y otros tipos de investigaciones biomédicas se hacen en ratones, ratas o primates.

Ya que el estudio de los animales es interesante y valioso, vamos a empezar. ¿Qué hace que un animal sea un animal, y cómo lo estudian los biólogos?

(a) Las «hormigas ganaderas» se ocupan de los áfidos y comen sus secreciones ricas en azúcar.

(b) Las «hormigas granjeras» cultivan hongos en jardines.

FIGURA 32.1 Ejemplos de comportamiento sofisticado en animales.

32.2 ¿Cómo estudian los biólogos a los animales?

A parte de la multicelularidad, la alimentación y la locomoción, los animales poseen otras muchas características. Las células de los animales carecen de paredes pero tienen una matriz extracelular amplia, que incluye proteínas especializadas en adhesión y comunicación entre células (véase Capítulo 8). Los animales son el único linaje en el árbol de la vida con especies que tienen tejido muscular y tejido nervioso. Aunque muchos animales se reproducen tanto sexual como asexualmente, ningún animal pasa por la alternancia de generaciones. Durante el ciclo vital de un animal, los adultos de muchas especies son diploides; las únicas células haploides son los gametos producidos durante la reproducción sexual.

Más allá de estas características que comparten, los animales son diversos hasta un punto casi inimaginable, sobre todo en lo que se refiere a la morfología. En la actualidad los biólogos reconocen unos 34 **filos** o linajes superiores de animales, incluyendo los listados en la **Tabla 32.1.** Cada filo animal tiene rasgos morfológicos distintivos.

Análisis morfológico comparativo

En esencia, los animales son máquinas que se mueven y comen. Un vistazo a la diversidad de formas en que los animales encuentran y capturan comida, como los ilustrados en la **Figura 32.2,** debería convencerte de que la evolución por selección natural ha producido una amplia gama de formas en las que desplazarse y alimentarse. Esta diversidad es posible gracias a la gran variedad de apéndices usados en el movimiento, y en las piezas bucales o de otros órganos cuyo fin sea la captura y procesamiento de comida. Las extremidades y las bocas son estructuras especializadas que hacen posible diversos modos de moverse y comer.

En contraste con la espectacular diversidad observada entre las extremidades y las piezas bucales de los animales, la arquitectura básica del organismo animal se ha conservado mucho a través de la evolución. Así como solamente existen unas cuantas maneras básicas de construir una casa, con postes y vigas, travesaños o bloques de cemento, por ejemplo, la evolución solo ha producido un puñado de maneras de organizar el organismo de un animal. Una vez evolucionaron estos planos corporales, tuvo lugar una irradiación extraordinaria de especies, basada en elaboraciones de extremidades y piezas bucales o en otras estructuras para moverse y capturar comida.

Los grupos animales más fundamentales se definen por una variación en el plan corporal básico; entre estos grupos, a los filos y los subfilos se los define habitualmente por la variedad de apéndices y de piezas bucales. Un **plan corporal** es la arquitectura de un animal, los rasgos principales de su diseño estructural y funcional. Los elementos básicos del plan corporal de un animal se definen por cuatro rasgos: (1) el número de capas de tejido que se encuentra en los embriones, (2) el tipo

TABLA **32.1** **Un vistazo a los grandes filos animales**

Grupo y filo	Nombre común o ejemplo de taxones	Número estimado de especies
Porifera	Esponjas	7.000
Cnidaria	Medusas, corales, anémonas, hidroides, abanicos de mar	10.000
Ctenophora	Medusas portadoras de peines	100
Acoelomorpha	Gusanos acelomados	10
Protóstomos (grupo basal)		
Chaetognatha	Gusanos flecha	100
Protóstomos: Lophotrochozoa		
Rotifera	Rotíferos	1.800
Platyhelminthes	Gusanos planos	20.000
Nemertea	Gusanos cinta	900
Gastrotricha	Gastrotricos	450
Acanthocephala	Acantocéfalos	1.100
Entoprocta	Entoproctos	150
Gnathostomulida	Gnatostomúlidos	80
Sipuncula	Gusanos cacahuete	320
Echiura	Gusanos cuchara	135
Annelida	Gusanos segmentados	16.500
Mollusca	Moluscos (almejas, caracoles, pulpos)	94.000
Phoronida	Gusanos herradura	20
Ectoprocta	Ectoproctos	4.500
Brachiopoda	Braquiópodos, conchas lámpara	335
Protóstomos: Ecdysozoa		
Nematoda	Gusanos redondos	25.000
Kinorhyncha	Quinorrincos	150
Nematomorpha	Gusanos de pelo	320
Priapula	Priapúlidos	16
Onychophora	Gusanos de terciopelo	110
Tardigrada	Osos de agua	800
Arthropoda	Artrópodos (arañas, insectos, crustáceos)	1.100.000
Deuteróstomos		
Echinodermata	Equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar, pepinos de mar)	7.000
Hemichordata	Gusanos bellota	85
Chordata	Cordados (tunicados, anfioxos, tiburones, peces óseos, anfibios, reptiles, mamíferos)	50.000

(a) Las mandíbulas de la oruga arrancan hojas.

(b) Los tentáculos del gusano pluma filtran restos.

(c) Las mandíbulas y los dientes de los tiburones atrapan a las presas.

FIGURA 32.2 Los animales se mueven y comen de diversas maneras. La variación en las extremidades y en las partes de la boca permite a los animales moverse y conseguir comida de una gran variedad de formas.

de simetría corporal y el grado de cefalización (que, dicho de forma sencilla, es la formación de una región cefálica), (3) la presencia o ausencia de una cavidad corporal llena de fluido, y (4) el modo en que tienen lugar los primeros acontecimientos en el desarrollo de los embriones. El origen y la evolución temprana de los animales se basó en el origen y la evolución de estos cuatro rasgos. Vamos a considerar cada uno en detalle.

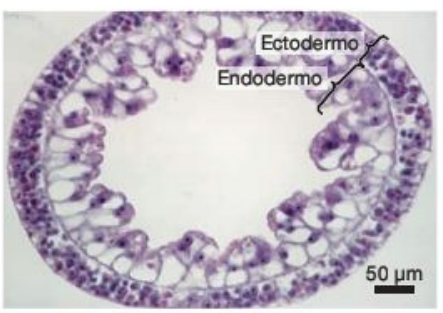
Evolución de los tejidos Todos los animales tienen grupos de células similares que están organizadas en unas estructuras altamente integradas y funcionales llamadas **tejidos.** Aunque las esponjas carecen de muchos de los tipos de tejidos que se encuentran en otros animales, sí que tienen **epitelio,** que es una capa de células unidas entre sí que recubren su superficie. Otros animales tienen una selección de otros tipos de tejidos además del epitelio.

En otros animales el número de capas de tejido que se encuentran en el embrión es un rasgo clave. Los animales cuyos embriones tienen dos tipos de capas de tejido se llaman **diblásticos** (literalmente, «dos yemas»); los animales cuyos embriones tienen tres tipos se llaman **triblásticos** («tres yemas»). Puede que recuerdes del Capítulo 22 que estos tejidos embrionarios se organizan en capas, llamadas **capas germen.** En los diblásticos estas capas germen se llaman **ectodermo** y **endodermo.** Las raíces griegas *ecto* y *endo* significan *exterior* e *interior* respectivamente; la raíz *derm* significa «piel». En muchos casos la «piel» exterior e interior de los embriones de los diblásticos están conectadas por un material gelatinoso que puede contener algunas células. En los triblásticos, sin embargo, existe una capa de tejido entre el ectodermo y el endodermo llamada **mesodermo.** (La raíz griega *meso* significa *medio*).

Los tejidos embrionarios animales se convierten en diversos tejidos adultos, órganos o sistemas de órganos (véase Figura 22.10). En los triblásticos, por ejemplo, el ectodermo da lugar a la piel y al sistema nervioso. El endodermo da lugar al recubrimiento interno del tracto digestivo. El sistema circulatorio, los músculos, y las estructuras internas como el hueso y la mayoría de los órganos provienen del mesodermo. Así que, en general, el ectodermo produce la cobertura del animal y el endodermo genera el tracto digestivo. El mesodermo da lugar a los tejidos que hay entre ellos. Los diblásticos siguen la misma pauta, excepto que (1) el músculo tiene una organización más simple y deriva del ectodermo, y (2) los tejidos reproductores derivan del endodermo.

Tradicionalmente, se han reconocido dos grupos de animales como diblásticos: los cnidarios y los ctenóforos (**Figura 32.3a**). Los cnidarios incluyen a las medusas, los corales, las anémonas, las plumas de mar (**Figura 32.3b**), y la hidra, que durante

(a) Los cnidarios y los ctenóforos son diblásticos.



(b) Entre los Cnidaria se encuentran la hidra, las medusas, el coral y las plumas de mar (en la foto).

(c) Los Ctenophora son los portadores de peines.

FIGURA 32.3 Los animales diblásticos tienen cuerpos formados por ectodermos y endodermos. (a) Los diblásticos solo tienen dos tipos de tejido embrionario. **(b)** Como la mayoría de los miembros de los Cnidaria, esta pluma de mar vive en un medio marino. **(c)** Los portadores de peines, que pertenecen a los Ctenophora, son un componente importante de las comunidades planctónicas en mar abierto.

CUADRO 32.1 Un organismo modelo: *Hydra*

Los cnidarios tienen un interés especial para los biólogos porque representa el linaje animal vivo con tejidos complejos más antiguos. Los ectodermos y endodermos que se encuentran en sus embriones dan lugar a un número de tipos de células y tejidos en los adultos. Puede que los tejidos cnidarios estén compuestos por células sensoriales que inician señales eléctricas en respuesta a estímulos ambientales, las células nerviosas que procesan esas señales eléctricas y las conducen a través del organismo, o células musculares que se contraen o se relajan como respuesta a las señales eléctricas. Los cnidarios también tienen epitelio, que consiste en una capa de células estrechamente unidas que se une a una matriz extracelular extensiva. En los animales, el epitelio cubre el exterior del organismo así como la superficie de los órganos internos.

Para comprender por qué es interesante la presencia de estos tejidos, considera al cnidario de agua dulce llamado hidra (**Figura 32.4**). La mayoría de las especies del *Hydra* miden aproximadamente medio centímetro, viven sujetos a rocas u otros substratos firmes, y pasan su vida agarrando presas pequeñas o trozos de restos orgánicos con un grupo de tentáculos largos. Una hidra adulta posee tres zonas corporales básicas: (1) un disco basal, que adhiere el individuo a la roca; (2) una sección tubular que constituye el grueso del organismo; y (3) una «cabeza» que contiene la boca y los tentáculos.

Durante casi 100 años, los biólogos han hecho experimentos que, basados en diferentes disecciones de hidras y en el estudio de su **regeneración,** reforman los tejidos y las regiones corporales que faltan. Este trabajo ha llevado a una comprensión más profunda de cómo las células nerviosas, los músculos, el epitelio y otras células especializadas surgen de células no especializadas llamadas células madre (véase Capítulo 21). En concreto, los experimentos con hidras proporcionaron conocimientos fundamentales sobre cómo las señales entre células convierten células en tejidos y, tras el desarrollo, crean la diferenciación de células a tipos de células especializadas.

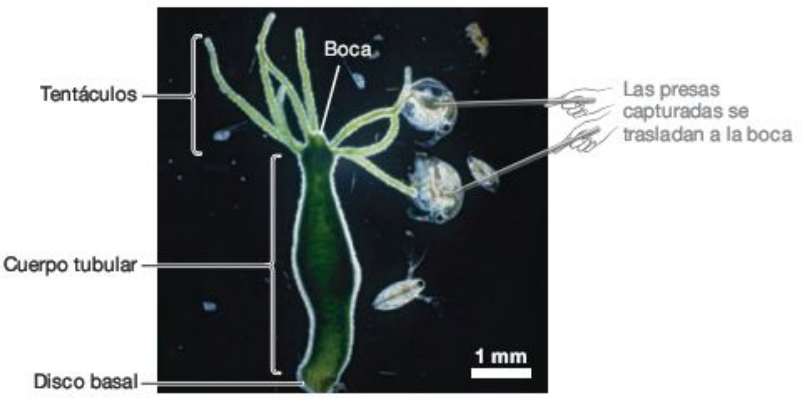


FIGURA 32.4 La hidra es un modelo en biología. Las hidras crecen rápido y son relativamente fáciles de mantener en el laboratorio. Si se corta a un adulto en trozos, las partes del organismo que faltan pueden regenerarse en algunos fragmentos para formar adultos completos.

mucho tiempo ha sido una importante fuente de modelos de organismos en el desarrollo de la biología (**Cuadro 32.1**). Los ctenóforos son las medusas «portadoras de peines» (**Figura 32.3c**). Todos los demás animales, desde las sanguijuelas a los humanos, son triblásticos.

Simetría y cefalización Un rasgo básico de un organismo multicelular es la presencia o ausencia de un plano de simetría. El organismo de un animal es simétrico si puede ser dividido en plano de manera que las partes resultantes sean prácticamente idénticas. Los organismos de los animales pueden tener 0, 1, 2 o más planos de simetría. Muchas esponjas, incluyendo la que se ilustra en la **Figura 32.5a,** son asimétricas, lo que significa que no tienen planos de simetría. No pueden ser seccionadas de modo que se produzcan dos partes similares.

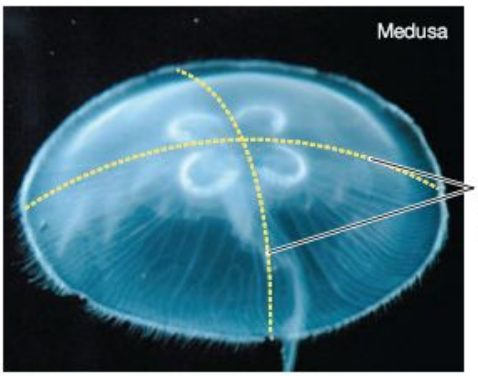
Todos los demás animales exhiben simetría radial (de «radio») o simetría bilateral («dos lados»). Los organismos con **simetría radial** tienen un mínimo de dos planos de simetría (**Figura 32.5b**). Muchos de los animales con simetría radial que viven hoy día o bien flotan en el agua o bien están unidos a un sustrato.

Los organismos con **simetría bilateral** tienen un plano de simetría y suelen tener un cuerpo largo y estrecho. La evolución de la simetría bilateral fue un paso crítico en la evolución animal porque provocó una serie de cambios asociados que se conocen como **cefalización:** la evolución de una cabeza, o región anterior, donde se concentran estructuras usadas para la alimentación, la percepción del medio, y el procesamiento de información (**Figura 32.5c**). Las estructuras de alimentación y de percepción de la cabeza se enfrentan al medio, mientras que las regiones posteriores, en el lado opuesto del organismo, están especializadas en la locomoción. Todos los animales triblásticos tienen simetría bilateral a excepción de las especies del filo Equinodermata, un grupo en el que la simetría radial se desarrolló de manera independiente a los grupos diblásticos. Los equinodermos incluyen especies como las estrellas de mar, los erizos de mar, los lirios de mar y los ofiuroideos. Aunque sus larvas tienen simetría bilateral, los equinodermos adultos tienen simetría radial.

Para explicar la preponderancia de la simetría bilateral, los biólogos apuntan que la localización y la captura de comida es particularmente eficiente cuando el movimiento es dirigido por una región cefálica distintiva y está impulsado por una región posterior alargada. En combinación con el origen del mesodermo, que hizo posible la evolución de la musculatura extensiva, un organismo planificado con simetría bilateral permitió agilizar y dirigir el movimiento y la caza. Los linajes

(a) Asimetría.

(b) Simetría radial.



(c) Simetría bilateral.

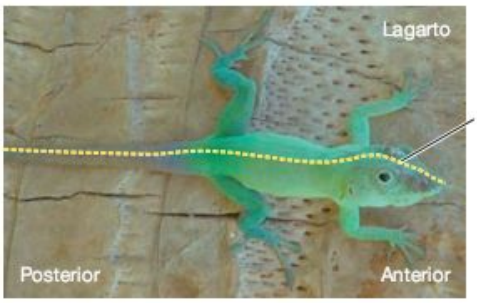


FIGURA 32.5 Hay tres tipos de simetría corporal en los animales.

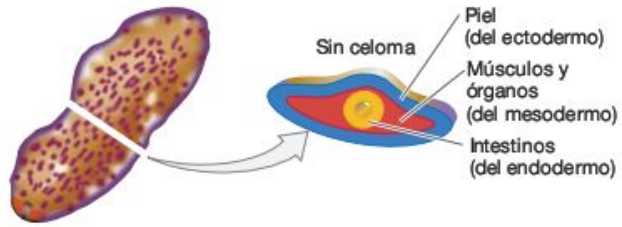
PREGUNTA Los humanos, las estrellas de mar y las medusas de la Figura 32.3c, y la hidra de la Figura 32.4 ¿son asimétricos, tienen simetría radial o simetría bilateral?

con un organismo con simetría bilateral triblástica tienen el potencial para diversificarse en una selección de máquinas formidables que comen y se mueven.

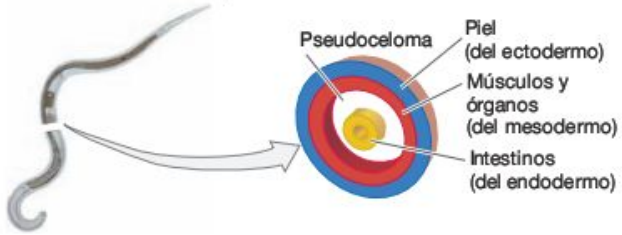
¿Por qué fue importante la evolución de la cavidad corporal? Un tercer elemento arquitectónico que distingue a los filos animales es la existencia de una cavidad estanca y llena de líquido llamada **celoma.** Aunque los diblásticos tienen un canal central que funciona en la digestión y la circulación, no tienen celoma.

Los biólogos fueron capaces de determinar la naturaleza de la cavidad corporal en varios filos triblásticos gracias a obser-

(a) Los acelomados no tienen cavidad corporal estanca.



(b) Los pseudocelomados tienen una cavidad corporal estanca parcialmente recubierta por el mesodermo.



(c) Los celomados tienen una cavidad corporal estanca completamente recubierta por el mesodermo.

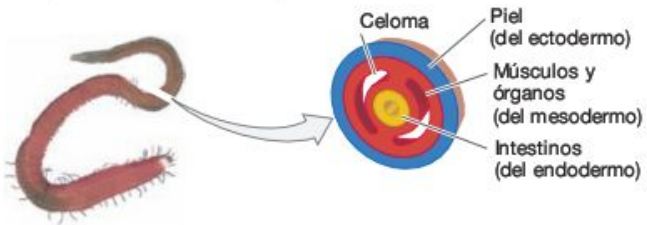


FIGURA 32.6 Los animales pueden tener o no tener cavidad corporal.

vaciones minuciosas y a la disección de embriones en desarrollo y de adultos. A los triblásticos que no tienen celoma se los llama **acelomados** («sin cavidad»; véase **Figura 32.6a**); los que poseen celoma se llaman **celomados.** En algunos grupos de celomados, como los gusanos redondos y los rotíferos, la cavidad estanca se forma entre las capas del endodermo y el mesodermo del embrión. Este diseño se llama **pseudoceloma,** que significa «falso hueco» (**Figura 32.6b**). El término es poco acertado, porque sí que existe una cavidad llena de fluidos, solo que está estructurada de un modo distinto al del «verdadero» celoma, que se forma desde dentro del mesodermo y por tanto está rodeada a ambos lados por células del mesodermo (**Figura 32.6c**). Un pseudoceloma tiene el mesodermo en la parte exterior de la cavidad llena de fluido; un celoma tiene el mesodermo tanto en la parte exterior como en la interior. Como resultado, los músculos y los vasos sanguíneos se pueden formar a ambos lados de la cavidad del organismo del celomado. En este sentido, el celoma representa un diseño más sofisticado que el pseudoceloma.

El celoma crea un contenedor para la circulación del oxígeno y los nutrientes, junto con espacio en el que los órganos internos pueden moverse de manera independiente al resto. Pero el celoma se considera una innovación importante a nivel crítico durante la evolución animal porque una cámara defi-

nida y llena de fluido puede actuar como un **hidroesqueleto** eficiente. Los animales de cuerpos blandos con hidroesqueletos pueden moverse aunque no tengan aletas o extremidades. El movimiento es posible porque el fluido del interior del celoma estira la pared corporal, como si fuera un globo de agua, ejerciendo tensión (**Figura 32.7a**). Esta fuerza ejerce presión al fluido del interior del celoma. Cuando los músculos de la pared corporal se contraen contra el fluido bajo presión, el fluido se mueve porque el agua no puede ser comprimida.

Utilizando un nematodo como ejemplo, la **Figura 32.7b** muestra cómo la coordinación entre las contracciones y relajaciones del músculo producen cambios en la forma de un hidroesqueleto que hacen posibles los movimientos necesarios para retorcerse o nadar. Si comprendes cómo funciona un hidroesqueleto, deberías ser capaz de demostrar sus funciones con un globo de agua largo y en forma de tubo, utilizando tus dedos para apretar ambos lados para simular las contracciones del músculo. También deberías poder explicar si tu globo ejemplo representa a un celoma o a un pseudoceloma. Proporcionando un hidroesqueleto, la evolución del celoma dio a los organismos con simetría bilateral la habilidad para moverse de manera eficiente en busca de comida.

¿Qué son las pautas de desarrollo de los protóstomos y los deuteróstomos? A excepción de los equinodermos adultos, todos los celomados, incluyendo equinodermos en fases juveniles, tienen simetría bilateral y tres capas de tejido embrionario. A este gran grupo de organismos se le llama formalmente **Bilateria,** porque tienen simetría bilateral en algún momento de su ciclo. Los bilaterales, a su vez, se pueden dividir en dos subgrupos basándose en acontecimientos distintivos que suceden en el desarrollo temprano del embrión. Los dos grupos son los protóstomos y los deuteróstomos. La inmensa mayoría de las especies animales, incluidos los artrópodos, los moluscos y los anélidos, son protóstomos; los cordados y los equinodermos son deuteróstomos. (El filo Arthropoda incluye a los insectos, las arañas y los crustáceos; los Annelida son los gusanos segmentados; los Chordata incluyen a los peces óseos, los anfibios y los mamíferos).

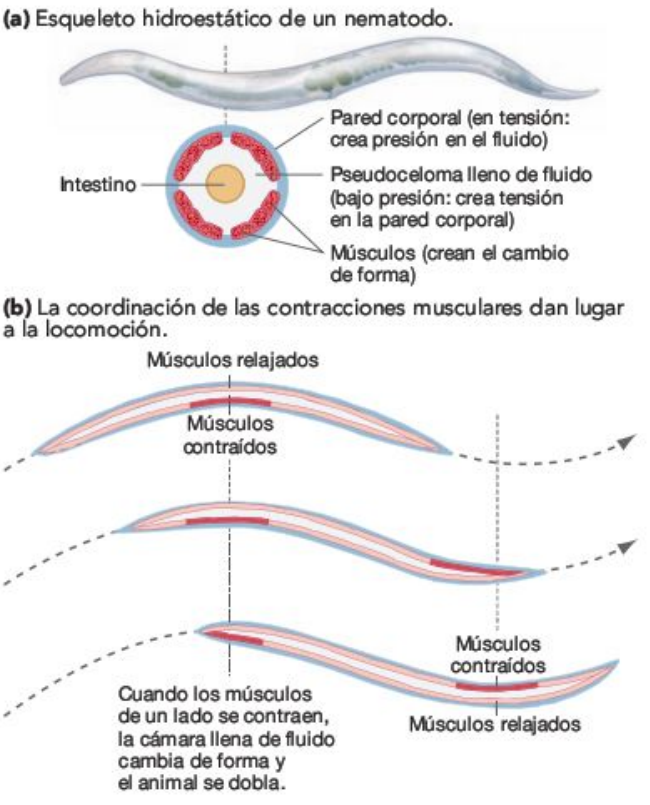


FIGURA 32.7 Los esqueletos hidroestáticos permiten que los animales sin extremidades se muevan. El nematodo (gusano redondo) se mueve con la ayuda de su esqueleto hidroestático.

PREGUNTA Supón que los músculos a ambos lados de este nematodo se contrajeran a la vez. ¿Qué pasaría?

Para comprender los contrastes en el desarrollo de los embriones de los protóstomos y los deuteróstomos, recuerda del Capítulo 22 que el desarrollo de un embrión animal empieza con el clivaje. El **clivaje** es una serie rápida de divisiones mitóticas que tienen lugar en ausencia del crecimiento. El clivaje divide el citoplasma del huevo y lo convierte en una masa de células. En muchos protóstomos, estas divisiones celulares se suceden en una pauta conocida como **clivaje espiral.** Cuando el clivaje espiral tiene lugar, el eje mitótico de las células en división se orienta en ángulo al eje principal de las células y da como resultado una disposición helicoidal de las células. En muchos deuteróstomos, el eje mitótico de las células en división se orienta en paralelo o en perpendicular al eje principal de las células, dando como resultado células que se amontonan directamente unas encima de otras en una pauta llamada **clivaje radial** (**Figura 32.8a**).

Una vez que el clivaje ha creado una bola de células, tiene lugar el proceso llamado gastrulación. Como seguramente recuerdas del Capítulo 22, la **gastrulación** es una serie de movimientos celulares que forman las tres capas de tejido embrionario. Tanto en protóstomos como en deuteróstomos, la gastrulación empieza cuando las células se mueven hacia el centro del embrión. La migración de las células crea un poro que se abre hacia el exterior (**Figura 32.8b**). En los **protóstomos,** ese poro se convierte en la boca. El otro extremo del intestino, el **ano,** se forma después. En los **deuteróstomos,** sin embargo, este poro inicial se convierte en el ano; la boca se forma más tarde. Traducido de manera literal, *protóstomo* significa «primera boca» y *deuteróstomo* significa «segunda boca».

La última diferencia de desarrollo entre los grupos surge a medida que aparece la gastrulación y el celoma empieza a formarse. Los embriones de protóstomos tienen dos secciones de mesodermo al lado del intestino. Como indica la parte izquierda de la **Figura 32.8c**, su celoma empieza a formarse cuando se abren cavidades desde el interior de las dos secciones del mesodermo. En contraste, los embriones de deuteróstomos tienen capas de células mesodérmicas situadas a cada lado del intestino. Tal y como muestra la parte derecha de la Figura 32.8c, su celoma empieza a formarse cuando estas capas salen hacia fuera y pellizcan hasta formar bolsillos llenos de fluido alineados con el mesodermo.

En resumen, las pautas de desarrollo del protóstomo y el deuteróstomo resultan de diferencias en tres procesos: el cli-

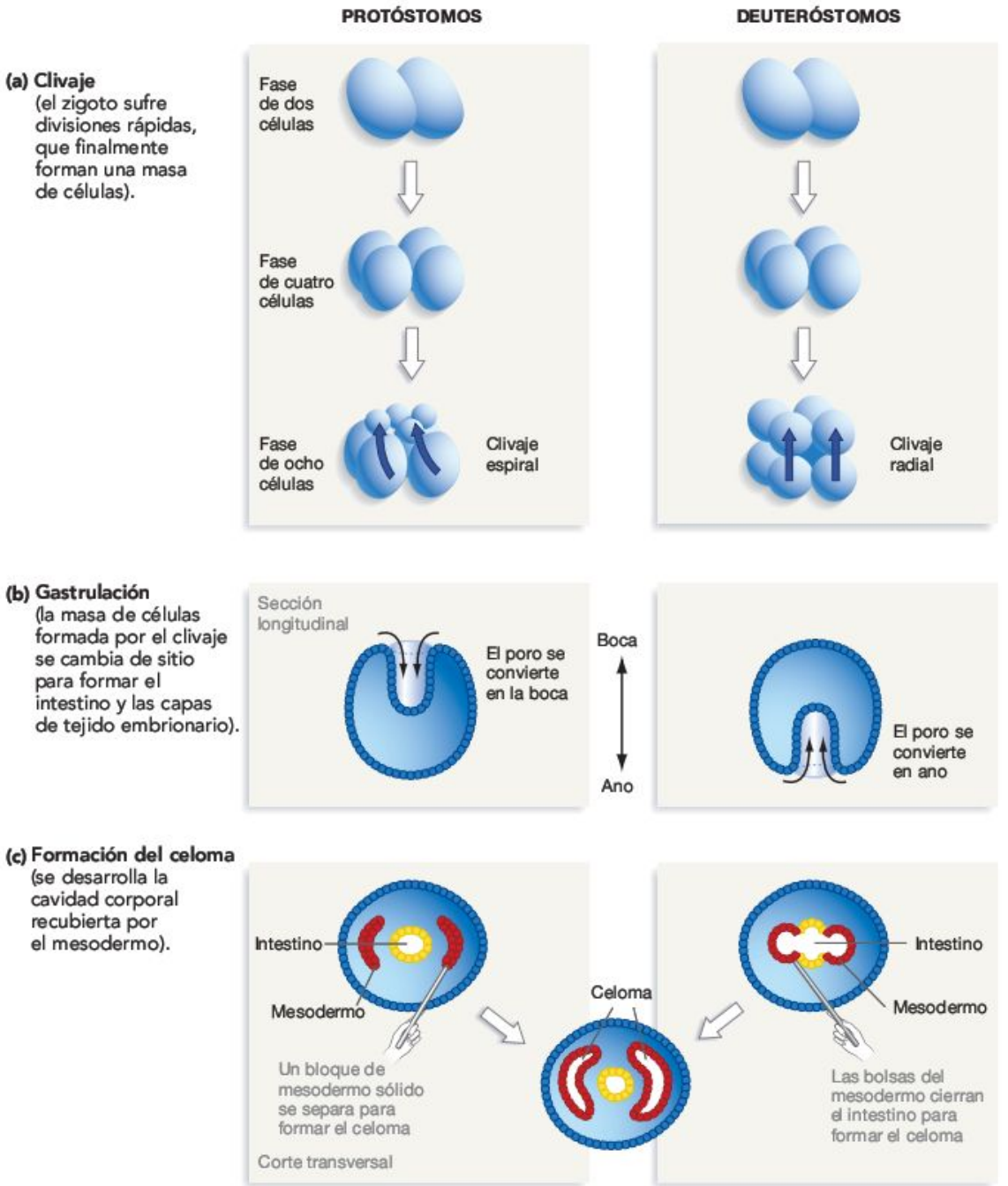


FIGURA 32.8 En los protóstomos y en los deuteróstomos, existen tres acontecimientos diferentes en el desarrollo temprano. Las diferencias entre los protóstomos y los deuteróstomos muestran que hay más de una manera de crear un plan corporal celomado con simetría bilateral.

vaje, la gastrulación y la formación del celoma. En esencia, las pautas de desarrollo del protóstomo y del deuteróstomo representan dos caminos diferentes de conseguir el mismo fin: la construcción de un cuerpo con simetría bilateral que contiene una cavidad alineada con el mesodermo.

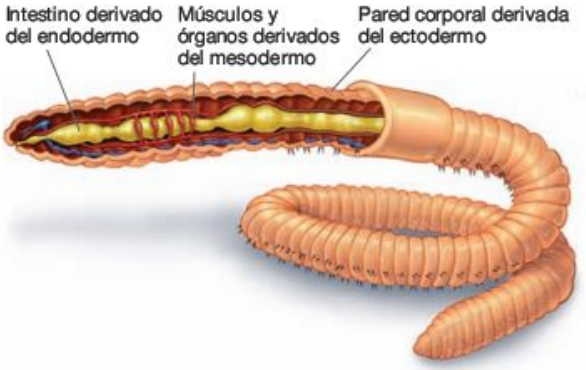
El diseño de tubo dentro de otro tubo Más del 99 por ciento de las especies animales vivas hoy en día son triblásticas con simetría bilateral y tienen celomas y siguen la pauta de desarrollo del protóstomo o la del deuteróstomo. Esta combinación de rasgos resultó ser un medio de éxito espectacular para organizar una máquina que se mueve y se alimenta.

Aunque suena complejo decir de cierto animal que es «bilateralmente simétrico, triblástico celomado con desarrollo de protóstomo (o deuteróstomo)», los cuerpos de muchos animales tienen, en realidad, una forma muy simple. El cuerpo animal básico es un tubo dentro de otro tubo. El tubo interior es el intestino del individuo, y el tubo exterior forma la pared

corporal, como se ilustra en la **Figura 32.9a.** El mesodermo del centro forma los músculos y los órganos. En muchos filos animales, los individuos tienen cuerpos largos, delgados en forma de tubo, y carecen de miembros. A los individuos de esta morfología se les llama comúnmente **gusanos.** Hay muchos filos con forma de gusano incluyendo a los nemertinos y los sipúnculos que se muestran en la **Figura 32.9b.**

¿Qué pasa con animales de formas más complejas, como los saltamontes, las langostas o los caballos? También tienen simetría bilateral, celomas triblásticos con desarrollo de protóstomo o de deuteróstomo, y no son gusanos. Pero un momento de reflexión debería convencerte de que, en esencia, el plan corporal de esos animales también puede ser entendido como un tubo dentro de otro tubo, solo que el tubo está sobre unas patas.

(a) El plan corporal del tubo dentro de otro tubo.



(b) Muchos filos animales tienen cuerpos parecidos a gusanos.

Nemertino (gusano cinta)

Sipúnculo (gusano cacahuete)

FIGURA 32.9 El plan corporal del tubo dentro de otro tubo es común en los animales.

PREGUNTA ¿De qué modo son similares los términos gusano y levadura (véase el Capítulo 31)?

Piensa que muchos animales con un cuerpo que parece complejo son relativamente largos y delgados. Tienen una pared corporal exterior que más o menos tiene forma de tubo, y un intestino interno que va de la boca al ano. La cavidad general está llena de músculos y órganos que derivan del mesodermo. Las alas y las patas no son más que maneras eficientes de que un organismo con forma de tubo dentro de otro tubo se desplace.

Cuando la evolución por selección natural produjo el diseño básico de tubo dentro de otro tubo, gran parte de la diversificación de los animales fue impulsada por la evolución de nuevos tipos de estructuras para moverse y capturar comida. ¿Respaldan esta teoría los datos aportados por los análisis filogenéticos o por las secuencias de DNA?

Valoración de las filogenias moleculares

Probablemente, el trabajo más prestigioso publicado sobre filogenia animal apareció en 1997. Utilizando secuencias del gen que se codifica en molécula de RNA en la pequeña subunidad del ribosoma, Anna Marie Aguinaldo y sus colaboradores estimaron la filogenia de especies de 14 filos animales. Los resultados fueron revolucionarios, y han sido confirmados por estudios más recientes y extensivos que han incluido datos de genes y filos adicionales. El árbol filogenético de la **Figura 32.10** es una versión actualizada del resultado del estudio de 1997, basado en nuevos estudios de los genes del RNA ribosómico y de varias proteínas. Este árbol representa, en la actualidad, el mejor cálculo estimado de filogenia animal, porque se basa en una gran cantidad de secuencias de datos y por tanto en un gran número de rasgos que evolucionan independientemente de los demás.

Para empezar a analizar este árbol, comienza por la raíz y sigue hacia arriba. Deberías observar varios puntos clave:

- Un grupo de protistas llamados coanoflagelados son los parientes vivos más cercanos de los animales, y los Porifera (esponjas) son el filo animal más basal. Los coanoflagelados y las esponjas comparten varias características clave. Ambos son **sésiles,** lo que significa que los adultos viven permanentemente sujetos a un sustrato. También se alimentan del mismo modo, utilizando células con morfologías casi idénticas. Como muestra la **Figura 32.11,** el batir de los flagelos crea corrientes de agua que lleva restos orgánicos hacia las células alimenticias de los coanoflagelados y las esponjas. Las células alimenticias de la esponja se llaman **coanocitos.** En estas células alimenticias, se atrapan e ingieren las partículas de comida. La diferencia clave entre los dos grupos es que las esponjas son multicelulares.
- Las esponjas son parafiléticas. Dicho de otro modo, no todas las esponjas derivan del mismo ancestro. De hecho, las esponjas representan varios linajes independientes.
- En el árbol, el filo diblástico con simetría radial se encuentra justo por encima de las esponjas, lo que significa que se separaron de otros animales algo más tarde que las esponjas. Esta conclusión se reafirma con el registro fósil de los animales, porque las esponjas aparecen antes que los cnidarios y los ctenóforos. La posición de los diblásticos, en la base del árbol, implica que el endodermo y el ectodermo fueron los primeros tipos de tejido que evolucionaron, y que la simetría radial evolucionó antes que la simetría bilateral.

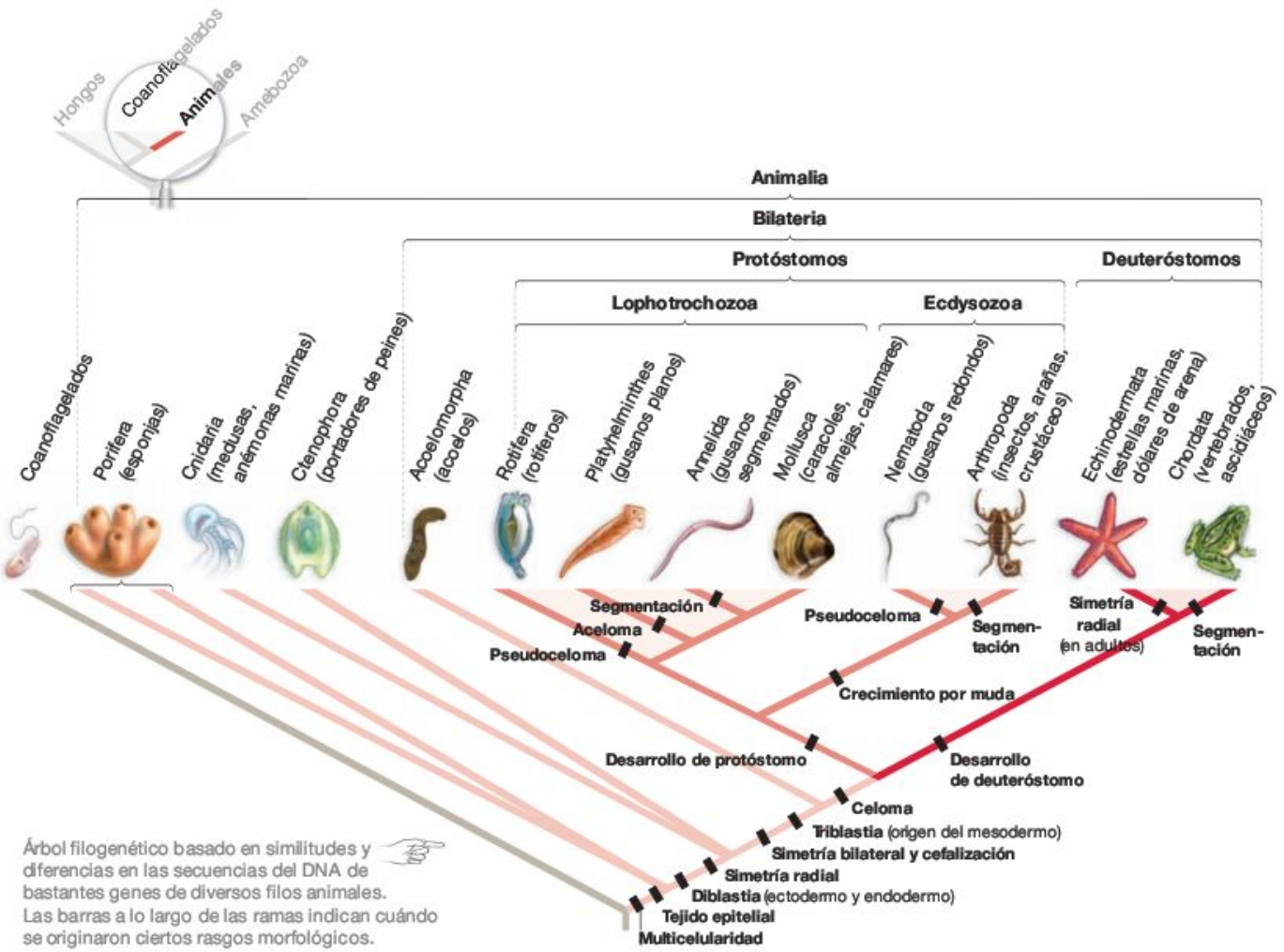
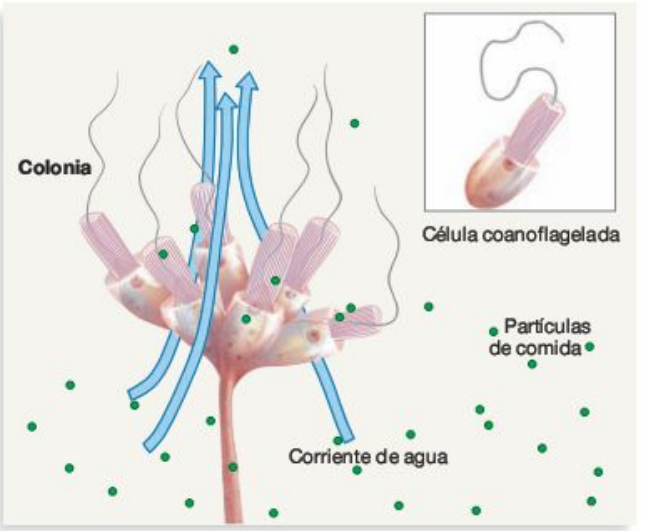


FIGURA 32.10 Una filogenia del filo animal basada en datos de secuencia de DNA. Árbol filogenético basado en similitudes y diferencias en las secuencias del DNA de bastantes genes de diversos filos animales. Las barras a lo largo de las ramas indican cuándo se originaron ciertos rasgos morfológicos.

EJERCICIO Trabajos recientes sugieren que la segmentación también puede haber surgido de manera independiente entre los moluscos. Añade al árbol una etiqueta que diga «¿Segmentación?» para indicar esa posibilidad.

- Los grupos más antiguos de triblásticos con simetría bilateral, los Acoelomorpha, carecen de celoma. Este resultado confirma una hipótesis importante: que, normalmente, los organismos animales evolucionaron de formas simples a otras más complejas.
- Basándose en la morfología, los biólogos pensaron que el acontecimiento más importante en la evolución de los Bilateria fue la división entre los protóstomos y los deuteróstomos. Los datos moleculares coinciden, pero muestran que tuvo lugar una división adicional, igual de esencial, entre los protóstomos, formándose así los dos grandes subgrupos con desarrollo de protóstomo: (1) los Ecdysozoa, que incluyen a los artrópodos y a los nematodos; (2) los Lophotrochozoa, que incluyen a los moluscos y a los anélidos. Los **Ecdysozoa** crecen mudando su esqueleto externo y expandiendo sus cuerpos, mientras que los **Lophotrochozoa** crecen extendiendo el tamaño de sus esqueletos.
- Las especies del filo Platyhelminthes (gusanos planos) no tienen celoma pero son lofotrocozoos. Para interpretar este resultado, los biólogos señalan que los platelmintos tuvieron que evolucionar de un ancestro que tuvo celoma. Dicho de otro modo, la condición de acelomado en estas especies es una condición derivada. Representa la *pérdida* de un rasgo complejo, indicado por la etiqueta «Aceloma» en el árbol. En este caso, los animales no evolucionaron de formas más simples, sino más complejas.
- Los organismos pseudocelomados surgieron de ancestros que tenían celomas «verdaderos» en dos momentos durante el curso de su evolución. Un cambio de celoma a pseudoceloma tuvo lugar entre los ancestros de los actuales (1) nematodos (gusanos redondos) y (2) rotíferos.
- Cuando un organismo se divide en una serie de estructuras repetidas, como los segmentos de un gusano de tierra o la columna vertebral y las costillas de un pez, se dice que está

(a) Los coanoflagelados son protistas sésiles, algunos son coloniales.



(b) Las esponjas son animales sésiles multicelulares.

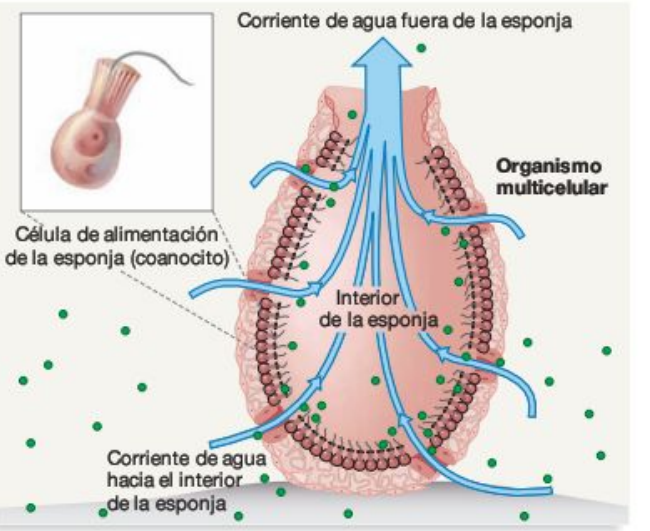


FIGURA 32.11 Las células de alimentación de los coanoflagelados y de las esponjas son casi idénticas en estructura y función. (a) Los coanoflagelados suspensívoros. **(b)** Sección transversal de una esponja simple que se está alimentando por filtración. El batir de los flagelos produce una corriente de agua que lleva comida al interior del cuerpo de la esponja, donde puede ser ingerida por las células alimentarias.

segmentado. La segmentación evolucionó de forma independiente en los anélidos (gusanos de tierra y otros gusanos segmentados), los artrópodos (insectos, arañas y crustáceos) y también en los vertebrados. Los **vertebrados** son un linaje monofilético de entre los Chordata que se define por la presencia de cráneo; otras especies de vertebrados también tienen columna vertebral (véase Capítulo 34). El grupo llamado **invertebrados,** que se define como todos aquellos animales que no son vertebrados, es parafilético, lo que significa que incluye algunos, aunque no todos, de los descendientes de un ancestro común. Evidencias recientes sugieren que la segmentación también evolucionó de manera independiente en los moluscos (caracoles, almejas, calamares).

Aunque los biólogos están cada vez más seguros de que muchas o todas estas conclusiones son correctas, la filogenia de los animales es aún un trabajo en desarrollo. A medida que se amplían los horizontes de los datos biológicos, es probable que surjan nuevos análisis que confirmen o cuestionen estos resultados, pero también que contribuyan en la comprensión de otros aspectos sobre el origen y la diversificación del linaje más rico en especies del árbol de la vida. Mantente al corriente.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Architecture of Animals

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

El origen y la diversificación temprana de los animales estuvieron marcados por cambios en cuatro rasgos fundamentales: la simetría corporal, el número de tejidos embrionarios presentes, la evolución de una cavidad corporal y el patrón de desarrollo del protóstomo frente al del deuteróstomo.

Deberías ser capaz de...

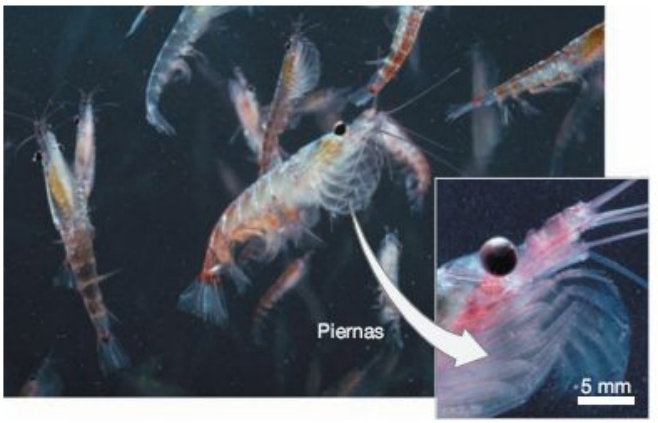
1) Explicar por qué la simetría bilateral en combinación con la triblastia y un celoma es responsable del diseño del tubo dentro de otro tubo que se observa en muchos animales vivos hoy en día.
2) Explicar por qué fue importante la cefalización.
3) Elaborar un borrador de la filogenia de los animales, mostrando a los coanoflagelados como un grupo aparte, a las esponjas y las medusas como grupos basales, y a los Acoelomorpha como los miembros más antiguos de los Bilateria, y después tres ramas mostrando las relaciones entre los Lophotrochozoa, los Ecdysozoa y los deuteróstomos.
4) En el árbol que has esbozado, marca el origen de la multicelularidad, la triblastia, la simetría bilateral, el desarrollo de tipo protóstomo y el desarrollo de tipo deuteróstomo.

32.3 ¿Qué sucede con la diversificación de los animales?

Dentro de cada filo animal, los rasgos básicos del plan corporal no varían entre especies. Por ejemplo, el plan corporal de los moluscos triblásticos, protóstomos con simetría bilateral con un celoma reducido, incluye un pie muscular, una cavidad llamada masa visceral, y una estructura llamada manto. Pero hay unas 100.000 especies de moluscos. Si los grandes linajes animales se definen por un plan corporal específico, ¿qué impulsó la diversificación de las especies dentro de cada linaje?

En muchos casos, la respuesta a esta pregunta es la evolución de nuevos métodos de alimentarse y desplazarse. Recuerda que muchos animales consiguen su comida ingiriendo a otros organismos. Los animales son diversos porque hay

(a) El camarón antártico filtra el alimento utilizando sus piernas.



(b) Las ballenas barbudas filtran el alimento utilizando su barba.

FIGURA 32.12 Los animales suspensívoros recolectan comida suspendida. (a) El camarón antártico y **(b)** las ballenas barbudas filtran partículas de comida del agua, utilizando las estructuras de captura mostradas en los primeros planos.

miles de maneras de encontrar y comer los millones de organismos diferentes que existen.

Alimentación

Para organizar la diversidad de formas en que los animales encuentran comida, los biólogos distinguen *cómo* los individuos comen *lo* que comen. En cuanto a la forma en que lo hacen, los animales pueden conseguir comida de cuatro maneras: alimentación por filtración, alimentación en depósito, alimentación de fluidos y alimentación de masas de comida. En lo que se refiere a lo que comen, los animales tienen tres fuentes generales de alimento: plantas o algas, otros animales y detritos. En muchos casos, las especies que llevan a cabo diversas estrategias de consecución de alimento y en diversas fuentes pertenecen a un mismo linaje. Vamos a revisar la diversidad de formas en que comen los animales, después consideraremos la variedad de maneras en que se mueven para conseguir comida.

Cuatro tácticas básicas de alimentación animal

Hay dos ideas clave para comprender cómo los animales del mismo linaje pueden tener el mismo plan corporal básico pero alimentarse de maneras totalmente distintas: (1) sus piezas bucales varían, y (2) la estructura de las piezas bucales de un animal se correlacionan estrechamente con su método de alimentación. Recuerda estos conceptos mientras revisas las tácticas generales que los animales utilizan para conseguir comida.

- Los **suspensívoros,** también conocidos como **filtradores,** capturan la comida filtrando partículas suspendidas en el agua o en el aire. La **Figura 32.12a** muestra camarones antárticos, los cuales se alimentan por filtración mientras nadan. A medida que los individuos se mueven hacia delante, sus patas se mueven hacia dentro y hacia fuera. Las proyecciones de sus patas atrapan partículas de comida que pasan flotando. Entonces las partículas de comida se mueven hacia arriba por el cuerpo hasta la boca, donde son ingeridas. A su vez, ballenas barbudas (suspensívoros) se alimentan de estos camarones (**Figura 32.12b**). Estas ballenas tienen una serie de láminas largas hechas de un material calloso llamado barba, que cuelga de sus mandíbulas. Las ballenas barbudas se alimentan engullendo agua que alberga camarones, expulsando el agua hacia fuera entre sus barbas, y atrapando los camarones en sus bocas. Los suspensívoros presentan una gran variedad de estructuras para atrapar las partículas suspendidas, normalmente pequeñas algas, animales o trozos de detritos, y llevárselas a la boca.

(a) Los gusanos de tierra (Annelida) comen mientras cavan a través de la tierra.

(b) Los pepinos de mar comen mientras cavan a través de depósitos orgánicos.

FIGURA 32.13 Los animales depositívoros comen mientras cavan a través de un sustrato.

PREGUNTA ¿Por qué es lógico que los animales que se alimentan de un depósito tiendan a tener cuerpos similares a un tubo?

(a) Las mariposas tienen una probóscide hueca y extensible.

(b) Las moscas azules tienen una pieza bucal extensible y parecida a una esponja.

FIGURA 32.14 Los animales fluidófagos beben líquidos.

PREGUNTA Los colibríes, las garrapatas y los mosquitos también se alimentan de fluidos. ¿Cómo se correlaciona la estructura de sus piezas bucales con su función en la alimentación?

- Los **depositívoros** comen a medida que atraviesan un sustrato. Los gusanos de tierra, por ejemplo, son anélidos que tragan tierra a medida que hacen un túnel a través de ella (**Figura 32.13a**). Muchos depositívoros digieren materia orgánica del suelo; su comida consiste en bacterias que viven en la tierra, arqueas, protistas y hongos, además de detritus. Los insectos que cavan a través de las hojas y los tallos de las plantas, abren túneles a través de montones de heces o excavan en las carcasas de animales o plantas muertas también pueden ser considerados depositívoros porque comen a través de un sustrato. Pero quizá los depositívoros más comunes e importantes sean los equinodermos llamados pepinos de mar (**Figura 32.13b**). El lecho marino es rico en materia orgánica que cae hacia abajo desde la superficie y se almacena en depósitos ricos en nutrientes, que los pepinos de mar explotan.

A diferencia de los suspensívoros, que son diversos en talla y forma, y utilizan distintos métodos de captura o filtración, los depositívoros se parecen mucho entre ellos. Normalmente tienen unas piezas bucales muy simples si comen sustratos blandos, y su cuerpo tiene forma de gusano. Sin embargo, al igual que los suspensívoros, los depositívoros se dan en una amplia variedad de linajes que incluyen gusanos redondos (nematodo), moluscos (Mollusca), a los «gusanos cacahuete» (Sipunculida), y a los cordados como el mixino.

- Los **fluidófagos** chupan o succionan líquidos como néctar, savia, sangre o jugo de frutos. Varían desde las mariposas que se alimentan de néctar con una probóscide en forma de caña (**Figura 32.14a**), hasta la mosca azul que se alimenta de carne en putrefacción utilizando una parte de su boca que parece una esponja (**Figura 32.14b**). Se encuentran en una gran variedad de linajes y a menudo tienen piezas bucales que les permiten atravesar semillas, tallos, piel u otras estructuras para retirar los fluidos que hay dentro.
- Los **raspadores** ponen pedazos de comida en sus bocas. En estas especies, la estructura de las piezas bucales se correlaciona con el tipo de piezas de comida que recolectan e ingieren. Por ejemplo, los caballos tienen dientes afilados en la

(a) Los caballos se alimentan de tallos de hierba.

(b) Los caracoles terrestres se alimentan de hojas.

FIGURA 32.15 Los animales raspadores ingieren bocados o pedazos de comida.

PREGUNTA Los humanos, los perros y las águilas también son raspadores. ¿Cómo se correlaciona la estructura de sus piezas bucales con su función en la alimentación?

(a) Muchas ranas (Chordata) se sientan y esperan a la presa.

(b) Los lobos (Chordata) cazan a la presa.

FIGURA 32.16 Los depredadores matan y comen organismos.

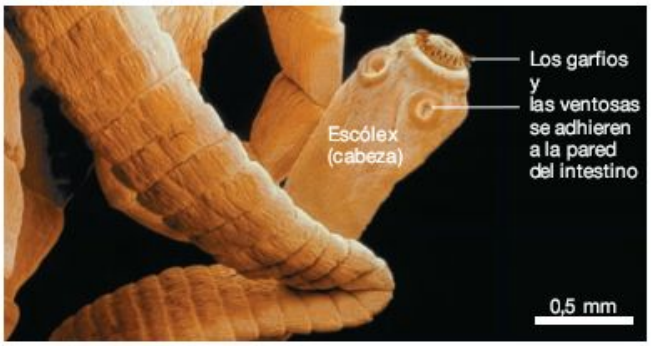
parte frontal de la mandíbula para arrancar los tallos de hierba y molares anchos y planos en la parte de atrás de la mandíbula para aplastar los tallos gruesos y convertirlos en una masa blanda que puedan tragarse (**Figura 32.15a**). Muchos caracoles tienen una estructura para alimentarse llamada **rábula** que funciona como una escofina o lima. Las afiladas láminas que se encuentran en la rábula se mueven hacia delante o hacia atrás para arrancar material de la planta o alga de manera que pueda ser ingerido (**Figura 32.15b**).

Tres fuentes de alimento Sin importar la forma en que se alimenten, los animales pueden clasificarse como **herbívoros,** que se alimentan de plantas o algas; **carnívoros,** que se alimentan de animales; o **detritívoros,** que se alimentan de materia orgánica muerta. Además, los herbívoros y carnívoros pueden subclasificarse como depredadores o parásitos; los animales que comen tanto plantas como animales se llaman **omnívoros.**

Los **depredadores** matan a otros organismos para alimentarse de ellos, utilizando una selección de piezas bucales y estrategias de caza. Por ejemplo, muchos tipos de rana son depredadores que esperan quietos a su presa. Se quedan muy quietos y esperan a que un insecto o gusano se mueva cerca de ellos, entonces lo capturan con una extensión, tan rápida como el rayo, de su lengua larga y pegajosa (**Figura 32.16a**). Por otro lado, los lobos localizan a la presa y la persiguen durante una caza larga y extensa (**Figura 32.16b**). Los pumas acechan a sus presas despacio, luego saltan sobre ellas o las alcanzan en un corto *sprint*. Aunque la mayoría de depredadores matan a otros animales para vivir, las especies que comen semillas suelen considerarse depredadoras de semillas.

Al contrario que los depredadores, los **parásitos** son mucho más pequeños que sus víctimas y habitualmente consiguen nutrientes sin causar la muerte. Los **endoparásitos** viven dentro de sus huéspedes y tienen cuerpos simples en forma de gusano. Las lombrices, por ejemplo, son platelmintos sin sistema digestivo. En vez de una boca, tienen, en la cabeza, garfios u otras estructuras llamadas escólex, que se adhieren a las paredes intestinales del huésped (**Figura 32.17a**). En vez de digerir la comida ellos mismos, absorben los nutrientes directamente de lo que les rodea. Los **ectoparásitos,** por otro lado, viven fuera de sus huéspedes. Normalmente tienen extremidades que les permiten agarrarse a su huésped y piezas bucales que les permiten perforar la piel del huésped y sorber los fluidos internos ricos

(a) Las tenias (Platyhelminthes) son endoparásitos.



(b) Los piojos (Arthropoda) son ectoparásitos.

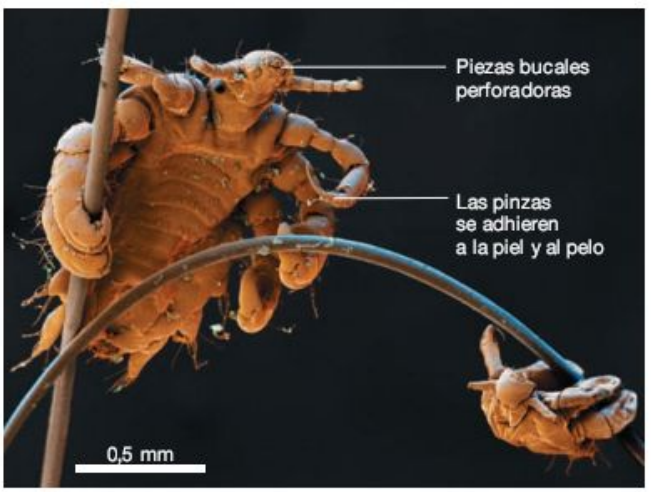


FIGURA 32.17 Los parásitos toman nutrientes de animales vivos. (a) Las tenias son unos parásitos intestinales comunes en los humanos y en otros vertebrados. Se adhieren a las paredes del tracto digestivo, utilizando garfios con púas y ventosas en su extremo anterior, y absorben nutrientes de manera directa a través de la pared corporal. **(b)** Los piojos son insectos parásitos de mamíferos y pájaros. Este piojo, *Phthirus pubis,* utiliza sus piernas semejantes a pinzas para adherirse a la región púbica de los humanos. El animal perfora la piel del anfitrión con sus partes bucales y se alimenta succionando fluidos corporales.

(a) Larva motil de anémona.

(b) Anémona adulta sésil.

FIGURA 32.18 Si los adultos son sésiles, las larvas se dispersan. **(a)** Las larvas de anémona nadan por sus propios medios y pueden dispersarse a nuevos hábitats. **(b)** Las anémonas son sésiles durante la mayoría de sus vidas.

en nutrientes. El piojo de la **Figura 32.17b** es un ejemplo de un insecto (Arthropoda) ectoparásito que afecta a los humanos.

Desplazamiento

Muchos animales son depredadores que se sientan y esperan, y algunos son sésiles durante su vida adulta. Pero la gran mayoría de los animales se mueven por sí mismos tanto cuando son jóvenes como cuando son adultos. Por ejemplo, los huevos de las anémonas marinas se convierten en larvas que nadan (**Figura 32.18a**). Sin embargo, las anémonas marinas adultas pasan la mayor parte de sus vidas unidas a una roca u otro sustrato, y capturan y comen peces u otros organismos que pasan cerca (**Figura 32.18b**). En especies como esta, las larvas funcionan como una etapa vital de dispersión. Se parecen un poco a las semillas de las plantas terrestres: una etapa vital que permite a los individuos moverse hacia nuevos hábitats, donde no competirán con sus padres para conseguir espacio u otros recursos.

Los animales que se mueven de adultos, la locomoción tienen tres funciones: (1) encontrar comida, (2) encontrar compañeros y (3) escapar de los depredadores. Los modos en los que los animales se desplazan en busca de comida o de sexo son muy variados: cavan, se deslizan, nadan, vuelan, se arrastran o corren. Las estructuras que permiten estos desplazamientos son igualmente variables, entre las que se encuentran los cilios, los flagelos y los músculos que están unidos a un esqueleto duro o que comprimen un esqueleto hidroestático, permitiendo al animal retorcerse. El esqueleto hidroestático es una innovación revolucionaria exclusiva de los animales y responsable de la locomoción en muchos filos con organismos en forma de gusano. Pero hubo otra innovación importante entre los animales que hizo posible el movimiento rápido y muy controlado: las extremidades.

Tipos de extremidades: articuladas e inarticuladas

Las extremidades son un rasgo destacado de especies en muchos filos y son especialmente importantes en dos linajes de enorme importancia: los ecdisozoos y los vertebrados. Algunos miembros de los Ecdysozoa, como los onicóforos (gusanos aterciopelados), tienen extremidades sin articulación en forma de saco (**Figura 32.19a**); otros, como los cangrejos y otros artrópodos, tienen extremidades de articulación más compleja (**Figura 32.19b**). Los miembros articulados posibilitan movimientos rápidos y precisos, y son un tipo importante de miembro en los vertebrados y los artrópodos.

(a) Los onicóforos son ecdisozoos con extremidades similares a sacos.

(b) Los cangrejos (Arthropoda) tienen extremidades con articulación.

(c) Los poliquetos (Annelida) tienen parapodios.

(d) Los erizos de mar (Echinodermata) tienen patas tubulares.

FIGURA 32.19 La función de diversos apéndices animales en la locomoción. Los linajes dentro de los Ecdysozoa tienen **(a)** patas en forma de sacos o **(b)** extremidades articuladas. **(c)** Algunas especies de Lophotrochozoa tienen pequeñas proyecciones llamadas parapodios. **(d)** Los equinodermos tienen estructuras inusuales llamadas patas tubulares.

¿Todos los apéndices animales son homólogos? En el Capítulo 24 se introdujo el concepto de homología, que se define como similitud de rasgos debida a la herencia de un ancestro común. Tradicionalmente, los biólogos tenían como hipótesis que los principales grupos de extremidades animales articuladas e inarticuladas no eran homólogos. Para comprender la lógica de esta hipótesis, es importante apreciar la diversidad de apéndices animales. Los animales de una amplia selección de filos tienen estructuras que sobresalen de la pared corporal principal y funcionan durante la locomoción. Estos apéndices van desde el brazo humano, las estructuras en forma de cerdas llamadas parapodia que tienen los gusanos segmentados (**Figura 32.19c**), hasta los pies blandos y en forma de tubo de los equinodermos (**Figura 32.19d**). Dada la variedad estructural de apéndices animales, era lógico mantener que por lo menos algunos apéndices evolucionaron de forma independiente al resto. Como resultado, los biólogos predijeron que genes totalmente distintos eran responsables de cada grupo principal de apéndices.

Sin embargo, resultados recientes discrepan con este punto de vista. Los experimentos en cuestión tienen que ver con un gen llamado *Distal-less*, que originariamente fue descubierto en la mosca de la fruta. (*Distal* significa «separado de la línea media», y *less* «sin»). El nombre *Distal-less*, o *Dll*, es muy acertado. En las moscas de la fruta que carecen del producto proteico que normalmente genera este gen, solo se forman brotes rudimentarios de extremidades. Las extremidades mutantes «carecen de separación». Basándose en la morfología de los mutantes *Dll*, parece que la proteína emite un mensaje simple mientras se desarrolla el embrión de la mosca de la fruta: «los apéndices deben crecer por aquí».

Un grupo de biólogos que trabaja en el laboratorio de Sean Carroll decidió probar la hipótesis de que el *Dll* pudiera estar involucrado en la formación de extremidades o apéndices en otros animales. Como muestra la **Figura 32.20,** usaron un marcador fluorescente que se adhiere al producto del gen *Dll* para localizar los tejidos en los que se expresa el gen. Cuando introdujeron el marcador fluorescente en el interior de embriones de anélidos, artrópodos, equinodermos, cordados y otros filos, descubrieron que saltaba hacia el *Dll* en todos los casos. Más importante aún, la concentración más elevada de productos genéticos de *Dll* se encontró en las células que forman los apéndices; incluso en los filos como los organismos con forma de gusano que tienen apéndices extremadamente simples. Otros experimentos han demostrado que el *Dll* también intirviene en la formación de las vértebras.

Basándose en estos descubrimientos, los biólogos concluyen que por lo menos unos pocos de los mismos genes están involucrados en el desarrollo de *todos* los apéndices observados en los animales. Para utilizar el vocabulario introducido en el Capítulo 24, la hipótesis sostiene que todos los apéndices animales tienen algún grado de homología genética y que todos ellos derivan de los apéndices que estaban presentes en un ancestro común. La idea es que un apéndice simple evolucionó en un momento temprano de la historia de los Bilateria y que, por consiguiente, la evolución por selección natural produjo la diversidad de extremidades, antenas y alas que observamos hoy en día. Sin embargo, esta hipótesis es controvertida, y la investigación sigue a buen ritmo.

Experimento

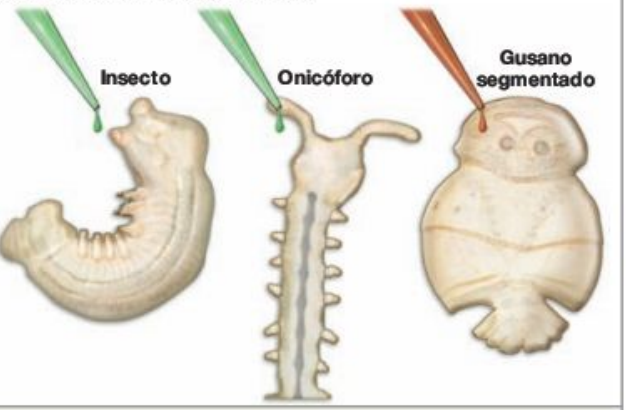
Pregunta: ¿Está el gen *Dll* implicado en la formación de las extremidades de otras especies aparte de los insectos?

Hipótesis: En todos los animales, el *Dll* emite señales de «hacer crecer apéndice aquí».

Hipótesis nula: El *Dll* no está implicado en el desarrollo de apéndices en otras especies aparte de los insectos.

Diseño del experimento:

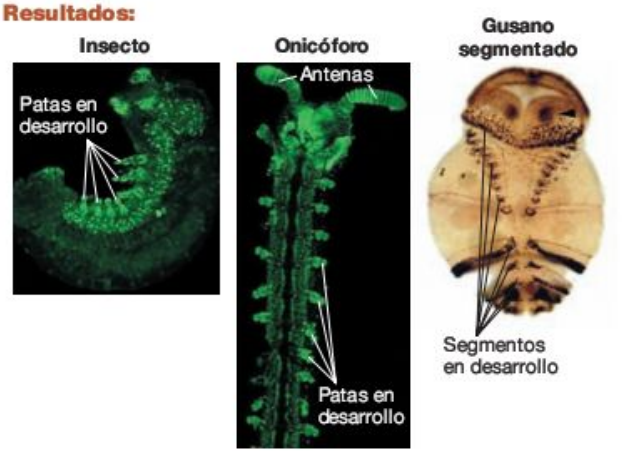
Añade un tinte a embriones en desarrollo que se adherirán a productos del gen *Dll* (proteínas), revelando su localización. El tinte puede ser verde fluorescente o marrón oscuro.



Predicción: En embriones de una amplia variedad de especies, los productos del gen *Dll* tintados estarán localizados en áreas donde se están formando los apéndices.

Predicción de la hipótesis nula: Los productos del gen *Dll* tintados se localizarán en áreas en las que se están formando los apéndices solo en los insectos.

Resultados:



En especies que representan tanto a los Ecdysozoa como a los Lophotrochozoa, el *Dll* está localizado en áreas del embrión en las que se están formando los apéndices.

Conclusión: El gen *Dll* está involucrado en la formación de las extremidades de diversas especies. Los resultados sugieren que todos los apéndices animales pueden ser homólogos.

FIGURA 32.20 Los experimentos demuestran que todos los apéndices animales son homólogos.

PREGUNTA ¿Qué resultados habrían demostrado la hipótesis nula?

Reproducción y ciclos vitales

Un animal puede ser eficiente al desplazarse y comer, pero si no se reproduce, los alelos responsables de la efectividad de su locomoción y de su alimentación no aumentarán su frecuencia en la población. Como enfatizó el Capítulo 24, la selección natural tiene lugar cuando individuos que poseen determinados alelos producen más prole que otros individuos. Los organismos viven para reproducirse.

Dada la diversidad de hábitats y de estilos de vida que llevan los animales, no es de sorprender que exhiban un alto grado de variedad en el modo en que se reproducen. Aunque la reproducción animal se explorará en detalle en el Capítulo 48, algunos ejemplos ayudarán a recordar las variedades de reproducción animal:

- Al menos algunas especies de muchos filos animales pueden reproducirse tanto asexualmente, a través de la mitosis, como sexualmente, a través de la meiosis y la fusión de los gametos. En el filo Lofotrocozoo Rotifera, un linaje completo llamado bdelloidea se reproduce tan solo asexualmente. Incluso en ciertas especies de peces, lagartos y caracoles jamás se ha observado reproducción sexual alguna.
- Cuando tiene lugar la reproducción sexual, la fertilización puede ser interna o externa. En la fertilización interna, normalmente los machos insertan en el cuerpo de la hembra un órgano utilizado para transferir esperma (**Figura 32.21a**). En algunos casos, los machos producen esperma en paquetes que las hembras recogen e insertan en sus propios cuerpos. Pero en el caso de los caballitos de mar, las hembras insertan huevos en el cuerpo del macho, donde se fertilizan. (El macho está embarazado durante un tiempo y después da a luz a los alevines). La fertilización externa es muy común en las especies acuáticas. Las hembras ponen los huevos sobre el sustrato o en mar abierto. Entonces los machos derraman esperma encima o cerca de los huevos (**Figura 32.21b**).
- Los huevos o embriones pueden retenerse en el cuerpo de la hembra durante el desarrollo, o bien pueden ser puestos en el exterior para desarrollarse independientemente de la madre. Los mamíferos y otras especies que alimentan a los

(a) Fertilización interna.

(b) Fertilización externa.

FIGURA 32.21 La fertilización en los animales puede ser interna o externa. (a) Fertilización interna en las libélulas. **(b)** Una almeja gigante emitiendo esperma que fertilizará una nidada de huevos puestos por un individuo diferente.

(a) Viviparidad («que porta vida»): nacimiento de un tiburón.

(b) Oviparidad («que porta huevos»).

FIGURA 32.22 Algunas especies animales dan a luz a crías vivas, pero la mayoría ponen huevos. (a) El tiburón limón es vivíparo, lo que significa que sus embriones se desarrollan durante un periodo de tiempo dentro del cuerpo de la hembra. **(b)** La serpiente de maíz es ovípara, lo que significa que pone huevos fertilizados.

embriones dentro del cuerpo y dan a luz a crías jóvenes se llaman **vivíparos** («portadores de vida»; **Figura 32.22a**); las especies que depositan huevos fertilizados son **ovíparas** («portadores de huevos»; **Figura 32.22b**); y algunas especies son **ovovivíparas** («portadores de huevos y vida»). En las especies ovovivíparas, las hembras retienen huevos dentro de sus cuerpos durante el desarrollo temprano, pero los embriones en crecimiento son alimentados por la yema del interior del huevo y no por los nutrientes transferidos directamente de la madre, como en las especies vivíparas. Después las hembras ovovivíparas dan a luz a crías bien desarrolladas. Los mamíferos y algunas especies de estrellas marinas, de onicóforos, de peces y de tiburones son ovovivíparas. Pero la gran mayoría de los animales son ovíparos.

Además de reproducirse de formas diferentes, los ciclos vitales de los animales varían en gran medida. Quizá la innovación más espectacular en los ciclos vitales animales está relacionada con el fenómeno llamado **metamorfosis** («cambio de forma»): el cambio de organismo juvenil a adulto. Los jóvenes son sexualmente inmaduros, lo que significa que sus órganos reproductivos no están desarrollados y los individuos no pueden engendrar. Los adultos son la etapa reproductiva de su ciclo vital.

La metamorfosis tiene lugar de dos formas básicas. En la **metamorfosis holometabólica** («cambio completo»), la forma juvenil recibe el nombre de **larva** y su forma es sustancialmente diferente a la forma adulta. Las larvas de mosquito, por ejemplo, viven como organismos tranquilos de agua dulce, donde se alimentan por filtración de bacterias, algas y detritos (**Figura 32.23a,** arriba). Cuando una larva ha crecido lo suficiente, el individuo deja de alimentarse y moverse y segrega una funda protectora. Este individuo se conoce con el nombre de **crisálida** (Figura 32.23a, centro). Durante la **pupación,** la crisálida se remodela por completo en una nueva forma adulta. En los mosquitos, el individuo adulto vuela y consigue nutrirse como parásito, alimentándose de la sangre de mamíferos y succionando fluidos de plantas (Figura 32.23a, abajo). A la metamorfosis holometabólica también se le llama metamorfosis completa. La transformación de las mariposas y de las orugas de polillas a voladoras adultas es otro ejemplo espectacular de metamorfosis holometabólica.

Durante la **metamorfosis hemimetabólica** («medio-cambio»), la forma juvenil se llama **ninfa** y parece una versión en miniatura del adulto (**Figura 32.23b,** arriba). Por ejemplo, una ninfa de saltamontes se despoja de su esqueleto externo varias veces y crece gradualmente pasando de ser una ninfa

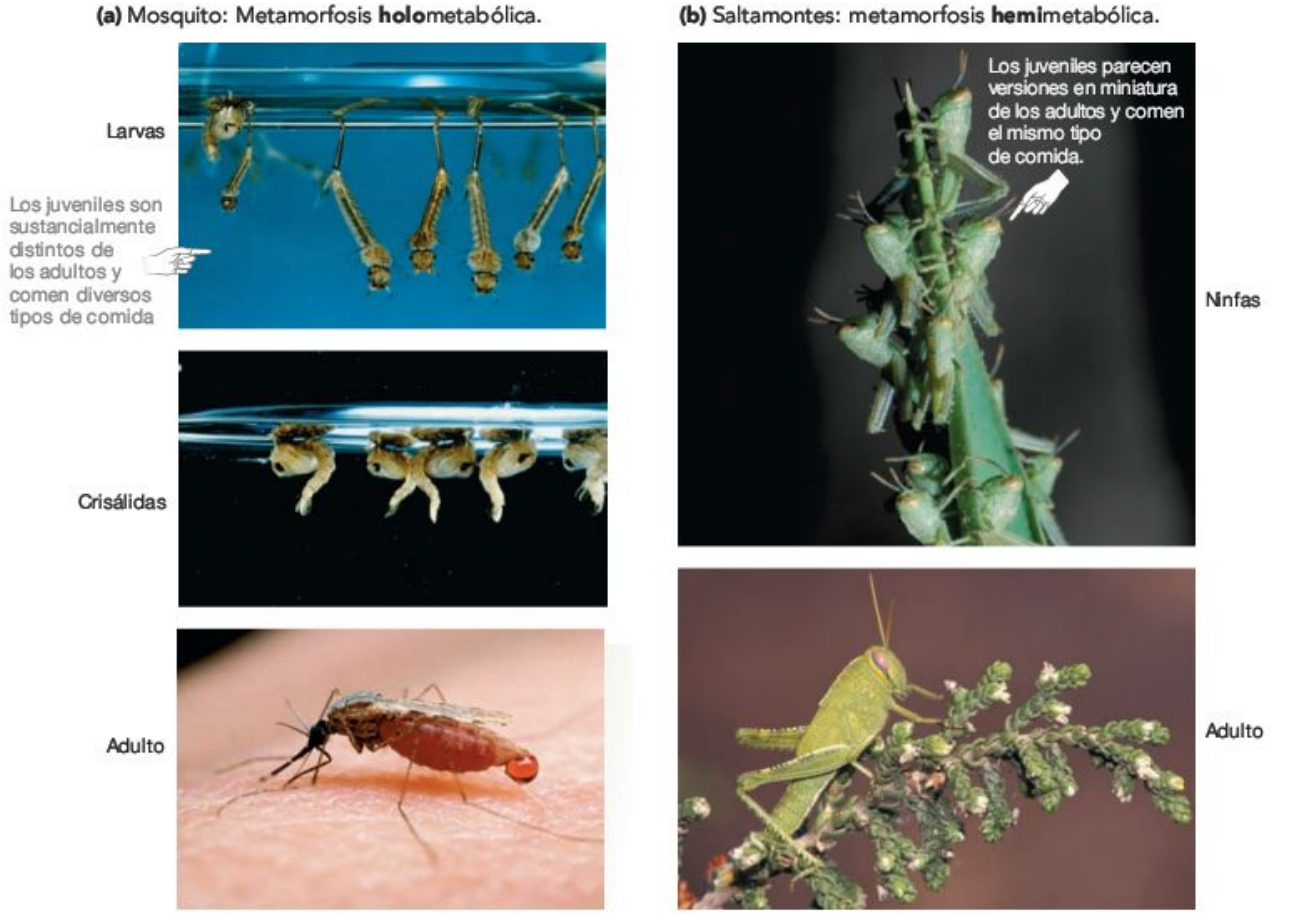


FIGURA 32.23 Durante la metamorfosis, los individuos pueden o no cambiar de forma completamente. **(a)** Cuando la metamorfosis holometabólica tiene lugar, los jóvenes se llaman larvas. Durante la pupación, el cuerpo juvenil se remodela en la forma adulta. Las formas adultas son sexualmente maduras. **(b)** Cuando la metamorfosis hemimetabólica tiene lugar, las formas juveniles se llaman ninfas. Las formas adultas son sexualmente maduras.

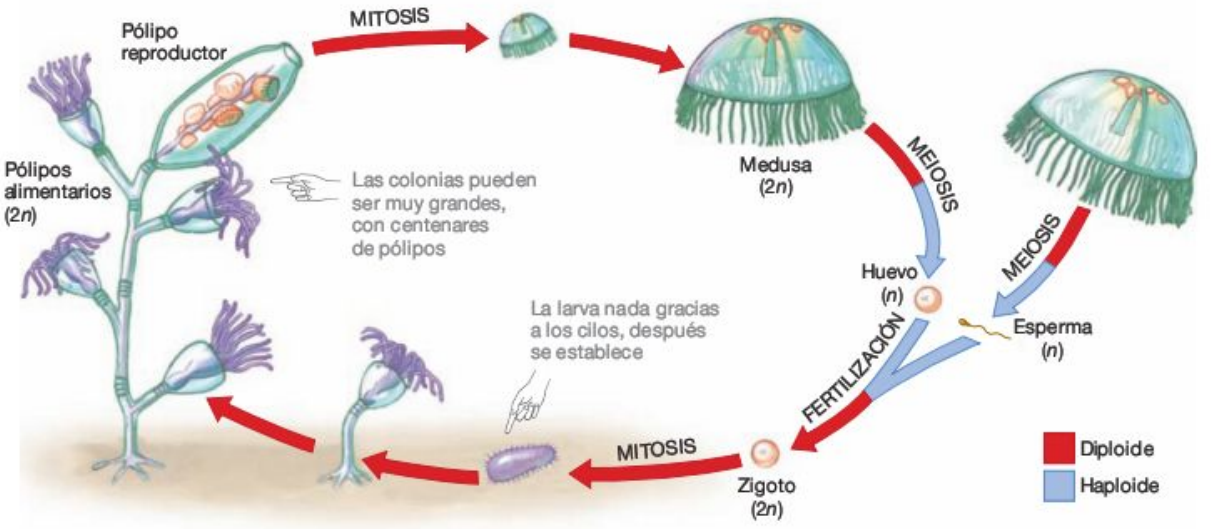


FIGURA 32.24 Los ciclos vitales de los cnidarios pueden incluir a las formas de pólipos y de medusas.
Este es un ejemplo del ciclo vital común de la medusa.

PREGUNTA ¿Tiene lugar la alternancia de generaciones en estas especies? Explica por qué.

sin alas y sexualmente inmadura a convertirse en un adulto sexualmente maduro capaz de volar (Figura 32.23b, abajo). Durante este proceso, los saltamontes se alimentan de la misma fuente y del mismo modo: mastican hojas. A la metamorfosis hemimetabólica también se le llama metamorfosis incompleta.

En los insectos, la metamorfosis holometabólica es diez veces más común que la metamorfosis hemimetabólica. Una hipótesis para explicar esta observación se basa en la eficiencia de la alimentación. Como los jóvenes y los adultos de especies holometabólicas se alimentan de materiales diferentes y de formas distintas, e incluso a veces en diferentes hábitats, no compiten los unos con los otros. Cuando la metamorfosis completa forma parte del ciclo vital, los individuos de la misma especie pero de edades diferentes suelen mostrar variaciones dramáticas en el modo de alimentarse. Una hipótesis alternativa para explicar el éxito evolutivo de la metamorfosis completa se basa en la especialización de la alimentación y el apareamiento. Las larvas suelen ser sésiles, mientras que los adultos son móviles. Si la especialización lleva a un mejor estado físico, la metamorfosis sería ventajosa. Sin embargo, estas hipótesis no se excluyen mutuamente, lo que significa que ambas serían correctas, y aún están bajo investigación.

La metamorfosis completa también es muy común en animales marinos. Por ejemplo, algunos cnidarios tienen dos tipos de cuerpo distinto durante su ciclo vital: (1) una forma sésil, en gran parte, llamada **pólipo** alterna con (2) una etapa en la que flota libremente llamada **medusa** (**Figura 32.24**). Los pólipos suelen vivir unidos a un sustrato, se alimentan por filtración de detritos y con frecuencia constituyen grandes agrupaciones de individuos llamadas colonias. Una **colonia** es un grupo de individuos idénticos que están físicamente unidos. Por el contrario, las medusas flotan libremente en el plancton y se alimentan de crustáceos. Como los pólipos y las medusas viven en diferentes hábitats, las dos etapas del ciclo vital explotan diferentes fuentes de alimentación.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La historia de la evolución animal se basa en dos temas:
  (1) la evolución de un pequeño grupo de planes corporales básicos, y
  (2) una diversificación de especies con el mismo plan corporal, basada en la evolución de estructuras innovadoras y métodos para capturar comida y moverse.

Deberías ser capaz de...

Dar al menos tres ejemplos de variaciones básicas de las formas en que los animales encuentran comida, se desplazan y se reproducen.

32.4 Linajes clave: grupos basales

El objetivo de este capítulo es proporcionar una visión general de cómo los animales se diversificaron en un linaje tan diverso morfológicamente. Según recientes análisis filogenéticos, los parientes vivos más cercanos a los animales son los coanoflagelados, un grupo de protistas. Los análisis filogenéticos y el registro fósil también indican que el filo Porifera (esponjas), Cnidaria (medusas y otros), Ctenophora y Acoelomorpha son los grupos animales más antiguos (**Figura 32.25**). Vamos a explorar los orígenes de los animales mirando más de cerca cada uno de los linajes basales. Los protóstomos y los deuteróstomos se verán en los Capítulos 33 y 34 respectivamente.

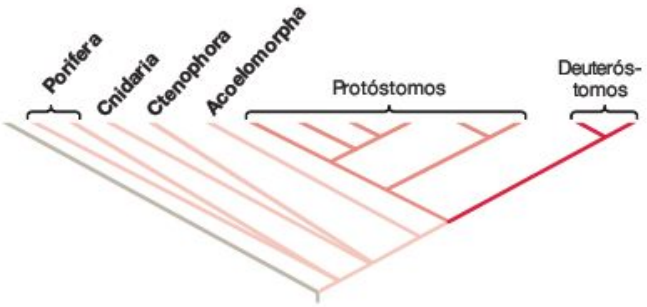


FIGURA 32.25 Los animales son un grupo monofilético. Utiliza este árbol para mostrar el origen de nuevos rasgos que se discuten en los siguientes cuadros sobre los linajes clave.

EJERCICIO Escribe el nombre de los grupos de animales destacados.

Porifera (Esponjas)

Hasta el día de hoy se han descrito unas 7.000 especies de esponjas. Aunque se conocen algunas especies de agua dulce, la mayoría son marinas. Las esponjas son **bénticas,** lo que significa que viven en el fondo de entornos acuáticos. Son especialmente comunes en hábitats rocosos de aguas poco profundas oceánicas y costas antárticas.

La arquitectura de los cuerpos de las esponjas se construye alrededor de un sistema de tubos y poros que crea canales para las corrientes de agua. La simetría corporal varía entre las especies de esponjas; muchas son asimétricas, pero algunas especies tienen simetría radial (**Figura 32.26**). Las esponjas tienen tipos de células especializadas y capas de tejido epitelial alineadas en el interior y en el exterior del organismo, y en el medio tienen una capa que lo sella. Deberías ser capaz de indicar el origen de la multicelularidad y el tejido epitelial en la Figura 32.25. Sin embargo, carecen de otro tipo de tejidos encontrados en otros animales. Se cree que la «pérdida» de los tejidos de la esponja es una adaptación que facilita la regeneración tras heridas, la habilidad de remodelar el cuerpo si las corrientes de agua cambian, y la habilidad de mudarse y colonizar nuevos sustratos a medida que estén disponibles. En muchas especies, unas fibras de colágeno flexibles o **espículas,** púas duras de silicio o carbonato de calcio ($CaCO_3$), proporcionan un apoyo estructural al organismo. Una especie de esponja nativa del Caribe puede llegar a medir dos metros.

Las esponjas tienen un valor comercial o médico para los humanos. Los organismos secos de unas especies concretas de esponjas pueden contener grandes cantidades de agua, por lo que son muy preciadas para usarlas al bañarse. Además, los investigadores están cada vez más interesados en la variedad de toxinas que las esponjas producen para defenderse de depredadores y bacterias parásitas. Se ha demostrado que algunos de estos compuestos tienen propiedades antibacterianas o facilitan curaciones de heridas para el hombre.

Alimentación La mayoría de las esponjas son suspensívoras. Sus células laten de un modo determinado para producir una corriente de agua que fluye a través de pequeños poros en una pared corporal exterior hacia cámaras internas del organismo y hacia fuera a través de una sola abertura más grande. A medida que el agua pasa por las células de alimentación, los restos orgánicos, bacterias, arqueas y pequeños protistas se filtran y digieren.

Desplazamiento La mayoría de esponjas adultas son sésiles, aunque se sabe que unas pocas especies se desplazan a un ritmo de hasta 4 mm al día. La mayoría de las especies producen larvas que nadan con la ayuda de cilios.

Reproducción La reproducción asexual tiene lugar de diversas maneras, dependiendo de las especies. Las células de las esponjas son totipotenciales, lo que significa que una sola célula adulta aislada tiene la capacidad de desarrollarse en un organismo adulto completo. Así, cualquier fragmento que se desprende de una esponja adulta tiene el potencial de convertirse en un nuevo individuo. Aunque los individuos de la mayoría de las especies producen tanto huevos como esperma, la autofertilización es rara porque los individuos expulsan sus gametos masculinos y femeninos en momentos diferentes. La fertilización normalmente tiene lugar en el agua, pero algunas especies ovovivíparas retienen sus huevos y después expulsan larvas maduras capaces de nadar después de que hayan tenido lugar la fertilización y el desarrollo temprano.

Pseudoceratina crassa

FIGURA 32.26 Algunas esponjas forman tubos con simetría radial.

Cnidaria (medusas, corales, anémonas, hidroides)

Aunque algunas especies de Cnidarias viven en agua dulce, la inmensa mayoría de las 11.000 especies son marinas. Se encuentran en todos los océanos del mundo, ocupando hábitats desde la superficie hasta el sustrato, y son importantes depredadores. Los filos comprenden cuatro linajes principales: Hydrozoa (hidroides, véase Figura 32.4), Cubozoa (cubomedusas), Scyphozoa (medusas, véase la foto inicial del capítulo y la Figura 32.24), y Anthozoa (anémonas, corales y pennatuláceos, véase Figura 32.3b).

Los Cnidarios son diblásticos con simetría radial que consisten en capas de ectodermo y endodermo que aprietan un material gelatinoso conocido como **mesoglea,** que contiene algunas células ectodérmicas diseminadas. Tienen una cavidad gastrovascular en vez de un tubo digestivo, lo que significa que solo hay una abertura al exterior tanto para la ingestión como para la eliminación de los desperdicios.

La mayoría de los cnidarios tienen un ciclo vital que incluye tanto una forma sésil de pólipo (**Figura 32.27a**), como la de medusa que flota libremente (**Figura 32.27b**). Sin embargo, las anémonas, los hidroides y el coral solo existen como pólipos, nunca como medusas. Los corales que se forman en los arrecifes secretan esqueletos exteriores de carbonato de calcio que crea la estructura física de un arrecife de coral, uno de los hábitats más productivos del mundo (véase Capítulo 54).

Alimentación La innovación morfológica que impulsó la diversificación de los cnidarios es una célula especializada llamada **cnidocito,** que se usa en la captura de presas. Cuando los cnidocitos rozan un pez u otro tipo de presa, las células expulsan por la fuerza una estructura en forma de lengüeta arponada llamada nematocisto, que está cubierta de toxinas. Las lengüetas sostienen a la presa, y las toxinas la dominan hasta que puede ser llevada a la boca e ingerida. Los cnidocitos normalmente están localizados cerca de las bocas de los cnidarios o en estructuras alargadas llamadas tentáculos. Las toxinas cnidarias también pueden ser mortales para los humanos como lo son para los organismos a los que caza. En Australia, cada año muere el doble de personas por las picaduras de cubomedusas que por los ataques de tiburones. Deberías ser capaz de indicar el origen de los cnidocitos en la Figura 32.25. Además de capturar la presa de forma activa, la mayoría de las especies de coral y muchas anémonas son huéspedes de dinoflagelados fotosintéticos. La relación es mutualista, porque los protistas suministran al cnidario huésped comida a cambio de protección.

Desplazamiento Tanto los pólipos como las medusas tienen tejidos simples, parecidos a músculos y derivados del ectodermo y el endodermo. En los pólipos, la cavidad del intestino actúa como un esqueleto hidroestático que funciona en conjunción con células parecidas a músculos para contraer o extender el organismo. Muchos pólipos también pueden arrastrarse por un sustrato, utilizando las células musculares de su base. En las medusas, la base de la estructura de campana está rodeada de células parecidas a músculos. Cuando estas células se contraen rítmicamente, la campana late y la medusa se mueve por propulsión a chorro, lo que provoca un chorro forzoso de agua en la dirección opuesta al movimiento. Las larvas de cnidarios nadan gracias a los cilios.

(a) Los pólipos se adhieren a sustratos.

Aurelia aurita

(b) Las medusas flotan cerca de la superficie del agua.

Aurelia aurita

FIGURA 32.27 La mayoría de los cnidarios tienen fases de pólipo y de medusa.

Reproducción Los pólipos pueden producir nuevos individuos de manera asexual (1) echando brotes, por lo que un nuevo organismo crece fuera de la pared corporal de un individuo existente; (2) por fisión, en el que un adulto existente se divide a lo largo para formar dos individuos; o (3) por fragmentación, durante la cual partes de un adulto regeneran las partes que faltan para formar un individuo completo. Durante la reproducción sexual, los gametos normalmente se expulsan por la boca de un pólipo o medusa y la fertilización tiene lugar en mar abierto. Los huevos se incuban hasta que son larvas que se convierten en parte del plancton antes de establecerse y desarrollarse como pólipo.

Cthenophora («portadores de peines»)

Los ctenóforos son diblásticos transparentes, ciliados y gelatinosos que viven en hábitats marinos (**Figura 32.28**). Aunque algunas especies viven en el suelo del océano, la mayoría son planctónicas, lo que significa que viven cerca de la superficie. Hasta la fecha solo han sido descritas unas 100 especies, pero algunas son lo suficientemente abundantes como para representar una fracción importante del total de la biomasa planctónica.

Alimentación Los ctenóforos son depredadores. Se alimentan de diversas maneras, según la especie. Algunos ctenóforos tienen tentáculos largos cubiertos de células que secretan un adhesivo cuando entran en contacto con la presa. Estos tentáculos se llevan periódicamente a la boca para que pueda ingerirse la presa capturada. En otras especies, la presa puede pegarse al mucus del organismo y ser arrastrada hacia la boca por los cilios. Otras especies también ingieren presas grandes enteras. La Figura 32.3c muestra un ctenóforo que acaba de tragarse un segundo ctenóforo casi tan grande como él.

Desplazamiento Los adultos se mueven batiendo los cilios, que se encuentran en hileras con forma de peine que recorren el largo del organismo. Los ctenóforos son los animales más grandes conocidos que usan los cilios como medio de locomoción. Deberías ser capaz de indicar el origen de la natación impulsada por cilios en la Figura 32.25.

Pleurobrachia pileus

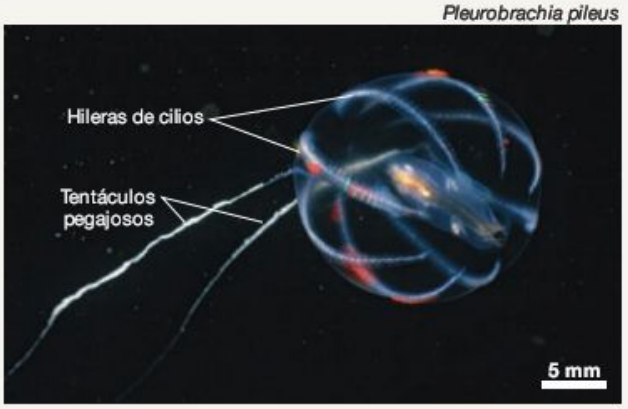


FIGURA 32.28 Los ctenóforos son depredadores planctónicos.

Reproducción La mayoría de las especies tienen órganos tanto masculinos como femeninos y se autofertilizan rutinariamente, aunque la fertilización es externa. Las larvas pueden nadar libremente. Las pocas especies que viven en el suelo del océano experimentan una fertilización interna, incuban a sus embriones hasta que eclosionan y se convierten en larvas.

Acoelomorpha

Como su nombre indica, los acelomorfos carecen de celoma. Son gusanos con simetría bilateral que tienen finales anterior y posterior diferenciados y son triblásticos. Deberías ser capaz de indicar el origen de la simetría bilateral y el mesodermo en la Figura 32.25. Tienen tractos digestivos simples o carecen de él. En algunas especies con tracto digestivo, la boca es la única apertura para la ingestión de la comida y la excreción de los productos residuales. Las especies que carecen de tracto digestivo absorben nutrientes a través de las paredes corporales. La mayoría de acelomorfos miden solamente un par de milímetros y viven en el fango o en la arena de ambientes marinos (**Figura 32.29**).

Alimentación Los acelomorfos se alimentan de detritos o cazan pequeños animales o protistas que viven en el fango o la arena.

Desplazamiento Los acelomorfos nadan, se deslizan sobre la superficie o cavan a través de sustratos con ayuda de cilios que cubren el organismo entero o, aparte del epitelio, la superficie ventral.

Reproducción Los adultos pueden reproducirse asexualmente por fisión (separándose en dos) o por crecimiento directo (mediante brotes) de un nuevo individuo del cuerpo de los padres. Los individuos producen tanto esperma como huevos. La fertilización es interna, y los huevos fertilizados son puestos fuera del organismo.

Flagellophora apelti

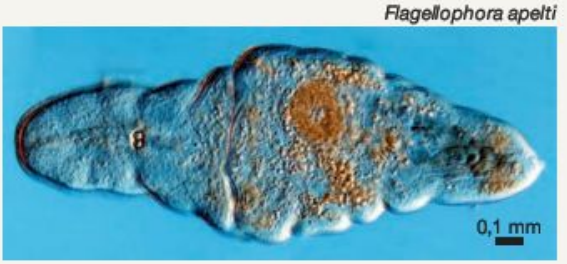


FIGURA 32.29 Los acelomorfos son pequeños gusanos que viven en fango o en arena.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los animales son un linaje de organismos multicelulares de gran diversidad morfológica y especialmente rico en especies.

Los animales se dividen en unos 34 filos y puede que haya más de 10 millones de especies. Los biólogos estudian a los animales porque son los consumidores clave y porque los humanos dependen de ellos para el transporte, la energía o la comida.

Deberías ser capaz de predecir cómo cambiaría una serie de terrenos de 10 m × 10 m si todos los animales fuesen excluidos.

Los grandes grupos de animales se reconocen por su plan corporal, que difiere en el número de tejidos que se observa en los embriones, en la simetría, en la presencia o ausencia de una cavidad corporal, y en el modo en que tienen lugar acontecimientos tempranos en el desarrollo embrionario.

Las esponjas carecen de tejidos altamente organizados y complejos aparte del epitelio y pueden ser asimétricas. Los cnidarios y los ctenóforos tienen simetría radial y dos capas de tejido embrionario. Algunas especies tienen simetría bilateral y tres tejidos embrionarios pero carecen de cavidad corporal, o celoma. La inmensa mayoría de especies animales tienen simetría bilateral, tres tejidos embrionarios y un celoma, rasgos que dieron lugar a un plan corporal de «tubo dentro de otro tubo». Dependiendo de las especies que estén implicadas, el diseño del tubo dentro de otro tubo se construye en uno de dos modos fundamentales: a través de los patrones de desarrollo del protóstomo o del deuteróstomo.

Deberías ser capaz de dibujar un animal asimétrico, uno con simetría radial y otro con simetría bilateral, y realizar un dibujo etiquetado que muestre cómo se mueven los animales con plan corporal de tubo dentro de otro tubo con extremidades y también sin extremidades.

Análisis filogenéticos recientes de animales han demostrado que hubo tres separaciones fundamentales en la diversificación animal, resultando en dos grupos de protóstomos (Lophotrochozoa y Ecdysozoa) y los deuteróstomos.

Los datos filogenéticos sostienen la hipótesis de que la triblastia, la simetría bilateral, los celomas y el desarrollo de protóstomo y de deuteróstomo evolucionaron de una sola vez. Sin embargo, los datos filogenéticos también sugieren que los celomas se perdieron en el filo de los platelmintos; que los pseudocelomas evolucionaron independientemente en el filo de los Nematoda y los Rotifera; y que al menos tres veces, planes corporales segmentados surgieron de forma independiente a medida que los animales se diversificaban.

Deberías ser capaz de describir las diferencias entre protóstomos y deuteróstomos; y entre lofocotrozoos y ecdysozoos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Architecture of Animals

En los grandes grupos de animales, la diversificación evolutiva se basó en formas innovadoras de alimentación y locomoción. Muchos animales consiguen nutrientes comiendo otros organismos, y muchos animales pueden desplazarse por sí solos en algún momento de su ciclo vital.

Entre los animales, hay una amplia variedad de estrategias de alimentación. Los individuos capturan comida de uno de estos cuatro modos: los suspensívoros filtran material orgánico o pequeños organismos del agua; los depositívoros tragan tierra u otros materiales para digerir las partículas de comida que contienen; los fluidófagos beben o absorben líquidos; los raspadores cosechan paquetes de material. Además, las fuentes de comida que los animales explotan varían desde plantas y algas a otros animales o detritos.

La evolución del celoma hizo posible el movimiento eficiente porque una cavidad corporal estanca, llena de fluido, podría actuar como un esqueleto hidroestático. Las extremidades y otros tipos de estructuras de soporte (esqueletos) evolucionaron más tarde. Investigaciones recientes sugieren que, aunque los tipos de apéndices que se usan en la locomoción animal varían desde simples miembros en forma de saco a las complejas piernas de las langostas, todos los apéndices pueden ser homólogos hasta cierto grado.

Deberías ser capaz de (1) dar un ejemplo, aparte del proporcionado en el texto, de un animal suspensívoro, fluidófago, depositívoro y raspador; (2) explicar cómo las piezas bucales o los apéndices de los animales hacen posible ese modo eficiente de alimentación.

Los métodos de reproducción sexual varían ampliamente entre los grupos de animales, y muchas especies pueden reproducirse de manera asexual. Es común que los individuos sufran metamorfosis durante su ciclo vital.

La reproducción sexual puede implicar poner huevos o dar a luz a alevines bien desarrollados. En la mayoría de los casos, la metamorfosis implica un cambio dramático entre las formas juvenil y la adulta, así como grandes contrastes entre el hábitat y la estrategia de alimentación usada por los juveniles y por los adultos.

Deberías ser capaz de (1) dar un ejemplo, aparte del proporcionado en el texto, de un animal que sufre una metamorfosis holometabólica; (2) explicar de qué modo difieren la comida y los hábitats explotados por alevines y adultos.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué sinapomorfia distingue a los animales como grupo monofilético, diferente al formado por los coanoflagelados?
   a. Multicelularidad y tejidos.
   b. Movimiento a través de un esqueleto hidroestático.
   c. Crecimiento por muda.
   d. Alimentación por ingesta.

2. ¿Cuál de los siguientes patrones de la evolución animal es correcto?
   a. Todos los triblásticos tienen celoma.
   b. Todos los triblásticos evolucionaron de un ancestro que tenía celoma.
   c. Las esponjas tienen tejidos epiteliales que forran una cavidad corporal estanca y llena de fluido.
   d. Todos los animales con simetría bilateral son triblásticos.

3. ¿Cuál de los siguientes patrones de la evolución animal es correcto?
   a. La segmentación evolucionó una vez.
   b. Los pseudocelomas evolucionaron diversas veces.
   c. Las esponjas carecen de tejidos y son asimétricas.
   d. Todos los triblásticos tienen simetría bilateral cuando son adultos.
4. ¿Por qué algunos investigadores sostienen que las extremidades de todos los animales son homólogas?
   a. Los genes homologos, como el Dll, están implicados en su desarrollo.
   b. Su estructura, en concreto el número y la disposición de los elementos dentro del miembro, es la misma.
   c. En la locomoción, todos funcionan igual.
   d. Los apéndices animales son demasiado complejos para haber evolucionado más de una vez.
5. En un plan corporal de «tubo dentro de otro tubo», ¿qué es el tubo interior?
   a. Ectodermo.
   b. Mesodermo.
   c. El celoma o el pseudoceloma.
   d. El intestino.
6. ¿Cuál es la diferencia clave entre los coanoflagelados y las esponjas?
   a. Las esponjas son multicelulares.
   b. Las esponjas son asimétricas y no tienen tejidos.
   c. Los coanoflagelados tienen células distintivas flageladas que funcionan en la alimentación por filtración.
   d. Los coanoflagelados son estrictamente acuáticos.

Respuestas: 1. a; 2. d; 3. b; 4. a; 5. d; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica la diferencia entre un diblástico y un triblástico. ¿Por qué fue importante la evolución de una tercera capa de tejido embrionario?
2. Explica cómo funciona el esqueleto hidroestático. Compara los tipos de movimiento que son posibles con un esqueleto hidroestático con los tipos de movimiento observados en los animales que carecen de esqueleto hidroestático.
3. Dibuja un árbol filogenético hipotético de un linaje animal que se escindió en una amplia variedad de especies. Indica dónde evolucionó el plan corporal básico. Indica cómo pudieron haber evolucionado las adaptaciones para la alimentación por filtración, en depósitos, de fluido y de masas.
4. Compara y contrasta los tipos de piezas bucales y las formas del organismo que podrías esperar encontrar en las especies de insectos herbívoros que succionan los fluidos de los tallos de la planta, perforan los tallos, muerden hojas y succionan néctar de las flores.
5. Explica las diferencias en los patrones de desarrollo de los protóstomos y los deuteróstomos. ¿Estás de acuerdo con la afirmación del texto de que estas son solo variaciones diversas del plan corporal del tipo tubo dentro de otro tubo? Explica por qué.
6. ¿Por qué la evolución de la cefalización se correlacionó con la evolución de la simetría bilateral? ¿Por qué fueron estos dos rasgos tan significativos?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Crees que la fertilización interna es más común en los ambientes acuáticos o en los terrestres? Explica tu respuesta. ¿Qué tipos de diferencias esperarías encontrar en la estructura de los huevos que son puestos en ambientes acuáticos frente a los que son puestos en ambientes terrestres?
2. Las garrapatas son arácnidos (igual que las arañas y los ácaros); los mosquitos son insectos. Tanto las garrapatas como los mosquitos son ectoparásitos que hacen su vida extrayendo sangre de los mamíferos. Las garrapatas sufren una metamorfosis incompleta mientras que los mosquitos sufren metamorfosis completa. Basándote en estas observaciones, ¿predecirías que las garrapatas o los mosquitos serían el grupo de más éxito en lo que respecta al número de especies, el número de individuos y la distribución geográfica? Explica por qué. ¿Cómo podrías comprobar tu predicción?
3. Supón que estás andando a lo largo de la playa de un océano con marea baja y encuentras un animal que no se parece a ninguno que hayas visto antes. ¿Qué harías para determinar cómo se alimenta y cómo se mueve el animal? ¿Qué harías para determinar los rasgos principales de su plan corporal?
4. La alimentación por suspensión es extremadamente común en los organismos acuáticos pero es rara en los organismos terrestres. Genera una hipótesis para explicar esta observación.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

33 Animales protóstomos

CONCEPTOS CLAVE

- Las filogenias moleculares apoyan la hipótesis de que los protóstomos son un grupo monofilético dividido en dos subgrupos principales: los lofotrocozoos y los ecdisozoos.
- Aunque los miembros de muchos filos de protóstomos carecen de extremidades y cuerpos de gusano y viven en sedimentos marinos, los linajes más diversos y ricos en especies (moluscos y artrópodos) poseen cuerpos de características complejas y distintivas. Los moluscos y los artrópodos habitan en una gran variedad de medios.
- La diversificación de los protóstomos se desencadenó por unos eventos clave. Varios linajes pasaron de vivir en el agua a vivir en la tierra, los apéndices y aparatos bucales se diversificaron y la metamorfosis evolucionó tanto en las formas marinas como en las formas terrestres.

Una pequeña muestra de los insectos extraídos de un solo árbol de la selva húmeda del Amazonas. En cuanto a número de individuos y riqueza de especies, los protóstomos son los más abundantes y diversos de todos los animales.

Los protóstomos incluyen algunos de los organismos más familiares y abundantes del planeta. El filo de los artrópodos solo incluye a los insectos, los quelicerados (arañas y ácaros), los crustáceos (gambas, langostas, cangrejos, percebes) y los miriápodos (milpiés, ciempiés). Los biólogos estiman que hay más de 10 millones de especies de artrópodos, la mayoría de las cuales aún carecen de nombre y descripción. Solo entre los insectos, se han identificado oficialmente unas 925.000 especies hasta la fecha. Bastante más de un tercio de estas especies de insectos son escarabajos. Además de ser un clado rico en especies, los escarabajos son abundantes. Unos 4.000 m^2 de un prado típico inglés albergan casi 18 *millones* de escarabajos. En las selvas tropicales, los escarabajos y otros insectos representan el 40 por ciento del conjunto total de organismos presentes. Asimismo, los escarabajos no son el único tipo superabundante de artrópodos. Puede que haya unos 6.500 millones de humanos en el planeta, pero se estima que la población mundial de hormigas es de 1.000 billones de individuos. El filo de los moluscos es casi igual de impresionante. Este linaje comprende más de 93.000 especies de caracoles, almejas, quitones y cefalópodos (pulpos y calamares).

No obstante, es importante tener en cuenta que no todos los linajes de protóstomos han tenido un éxito tan espectacular como los artrópodos o los moluscos. Los 22 filos de protóstomos incluyen algunos de los linajes más desconocidos del árbol de la vida, así como algunos de los más destacados. Por ejemplo, solo hay 135 especies en el filo de los equiuros (gusanos cuchara), y 150 especies en el de los quinorrincos (dragones de lodo). Las 80 especies de los gnatostomúlidos y las 450 especies de los gastrotricos poseen una longitud media inferior a 2 mm.

CUADRO 33.1 Organismos modelo: *Caenorhabditis elegans* y *Drosophila melanogaster*

Los protóstomos incluyen dos de los organismos modelo más importantes: la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* y el gusano redondo *Caenorhabditis elegans*. Si uno pasea por un edificio de biología de cualquier campus universitario del mundo, encontrará casi con total seguridad al menos un laboratorio en el que se estén estudiando.

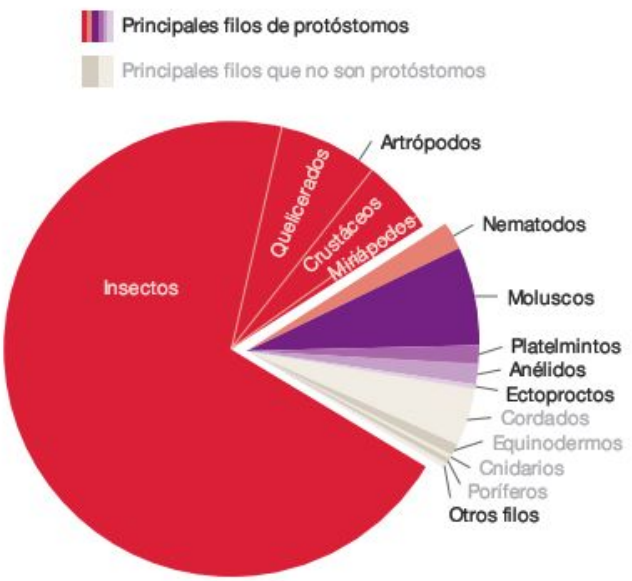
Desde principios de la década de 1990, *Drosophila melanogaster* ha sido un sujeto experimental clave en genética. Inicialmente T. H. Morgan la eligió como un foco de estudio, porque puede criarse en el laboratorio de forma fácil y barata (**Figura 33.1a**), pueden organizarse los apareamientos, el ciclo de vida se completa en menos de dos semanas y las hembras ponen una gran cantidad de huevos. Estas características convirtieron a las moscas de la fruta en valiosos sujetos para los experimentos de cría diseñados para probar hipótesis sobre cómo se transmiten los rasgos de padres a crías (véase Capítulo 13). Más recientemente, *D. melanogaster* también se ha convertido en un organismo modelo clave en el campo de la biología de desarrollo. El uso de moscas en los estudios de desarrollo se inspiró en gran medida en el trabajo de Christianne Nüsslein-Volhard y Eric Wieschaus, quienes en la década de 1980 aislaron moscas con defectos genéticos en una fase de desarrollo embrionario temprana. Al investigar la naturaleza de estos defectos, los investigadores han conseguido valiosas percepciones en cuanto al modo en que varios productos genéticos influyen en el desarrollo de los eucariotas (véase Capítulo 21).

Caenorhabditis elegans emergió como un organismo modelo en la biología de desarrollo en la década de 1970 debido al trabajo realizado por Sydney Brenner y sus colegas. Fue elegido por tres razones: (1) su cutícula (capa suave externa) es transparente, lo que hace que las células sean relativamente fáciles de observar (**Figura 33.1b**); (2) los adultos tienen exactamente 959 células no reproductoras y (3) puede predecirse el tipo de cada célula de un embrión porque no varían entre individuos. Por ejemplo, cuando los investigadores examinan un embrión de *C. elegans* de 33 células, saben cuáles de las 959 células del adulto derivarán de cada una de las 33 células embrionarias. *C. elegans* son pequeños (menos de 1 mm de longitud), capaces de fertilizarse a sí mismos o de realizar la fertilización cruzada, y experimentar un desarrollo temprano en solo 16 horas. Actualmente se ha secuenciado la totalidad de genoma de *C. elegans* y *D. melanogaster* (véase Capítulo 20).

(a) Las moscas de la fruta pueden criarse en botellas.

(b) El Caenorhabditis elegans es transparente y puede criar en platos planos de laboratorio.

FIGURA 33.1 Los organismos modelo pueden criar y estudiarse fácilmente.



La **Figura 33.2** muestra la cantidad de especies en varios filos de animales. Exceptuando las porciones pertenecientes a los cordados, cnidarios, equinodermos, poríferos y algunos «otros invertebrados», todas las especies son protóstomos.

Como grupo, los protóstomos viven en cada hábitat que pueda explorarse e incluyen algunos de los organismos modelo más importantes de toda la ciencia biológica (**Cuadro 33.1**). Si uno de los objetivos más fundamentales de la biología es entender la diversidad de la vida en la Tierra, los protóstomos, especialmente los artrópodos y los moluscos, llaman la atención.

FIGURA 33.2 Las abundancias relativas de los linajes animales. La mayoría de los animales son protóstomos. En torno al 70 por ciento de todas las especies de animales conocidas del planeta son insectos, la mayoría de ellas escarabajos. (Los humanos y otros vertebrados son deuteróstomos, en el filo de los cordados). Este capítulo se centra en los linajes de protóstomos con más especies.

PREGUNTA ¿Qué porcentaje aproximado de filos de animales conocidos son protóstomos?

33.1 Descripción general de la evolución de los protóstomos

Hay dos grupos monofiléticos principales de animales simétricos bilateralmente, triploblásticos y celomados: los protóstomos y los deuteróstomos. Recordarás del Capítulo 32 que los embriones de los protóstomos y los deuteróstomos se desarrollan de formas totalmente distintas. Los modelos de desarrollo temprano de los protóstomos y de los deuteróstomos representan formas características para construir un cuerpo bilateralmente simétrico con un celoma. En muchos protóstomos, el patrón de divisiones celulares denominado segmentación helicoidal se produce tras la fertilización. Durante la gastrulación, el poro inicial que se forma en el embrión se convierte en la boca. Si un **celoma** (una cavidad bucal) se desarrolla más tarde, se forma a partir de las aberturas que aparecen en los bloques de tejido mesodérmico.

Estudios filogenéticos han apoyado durante mucho tiempo la hipótesis de que los protóstomos son un grupo monofilético. Este resultado significa que la secuencia de desarrollo de los protóstomos se produjo solo una vez. No obstante, cuando análisis recientes de los datos de la secuencia de DNA indicaron que existían dos subgrupos principales dentro de los protóstomos, se consideró una percepción clave en la evolución animal. Los dos grupos monofiléticos de protóstomos se denominan lofotrocozoos y ecdisozoos, y se identificaron al empezar a analizar secuencias de DNA a partir del gen para la pequeña subunidad de RNA ribosómico. Un trabajo más reciente basado en los datos de las secuencias a partir de varios genes adicionales ha corroborado este resultado. Aunque la investigación continúa, un consenso emergente mantiene que la divergencia de protóstomos en los dos subgrupos principales fue un evento importante a medida que los protóstomos se diversificaron (**Figura 33.3**).

¿Qué es un lofotrocozoo?

Los 14 filos de lofotrocozoos incluyen los moluscos, los anélidos y los gusanos planos (platelmintos). Aunque los **lofotrocozoos** pueden distinguirse de otros protóstomos porque crecen mediante adiciones graduales de su cuerpo, el nombre del grupo se inspira en los rasgos morfológicos que se encontraron en algunos, pero no todos, filos del linaje: (1) una estructura de alimentación denominada lofóforo, que se encuentra en los tres filos, y (2) un tipo de larva denominada trocófora, que es común a muchos de los filos del linaje.

Como muestra la **Figura 33.4a,** un **lofóforo** (literalmente, «con cresta») es una estructura especializada que rodea a la boca y sirve para alimentarse de partículas en suspensión. Los lofóforos constan de tentáculos que poseen células ciliadas en su superficie. La sacudida de los cilios genera una corriente de agua que arrastra protistas y otras algas, detritos y larvas animales hasta la región que hay encima de la boca, donde los atrapan los tentáculos para introducirlos en la abertura de la boca e ingerirlos. Los lofóforos se encuentran en los briozoos («animales musgo»), los braquiópodos («conchas lámpara») y los foronídeos («gusanos herradura»).

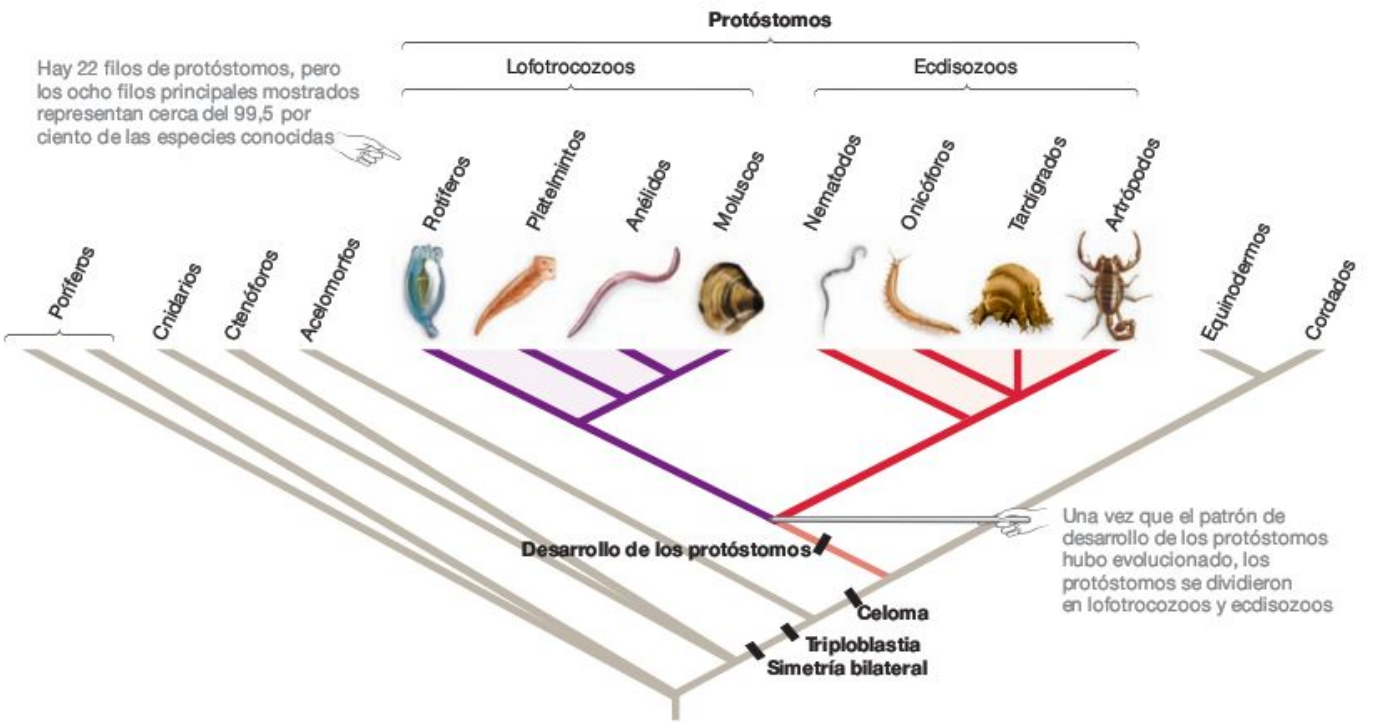
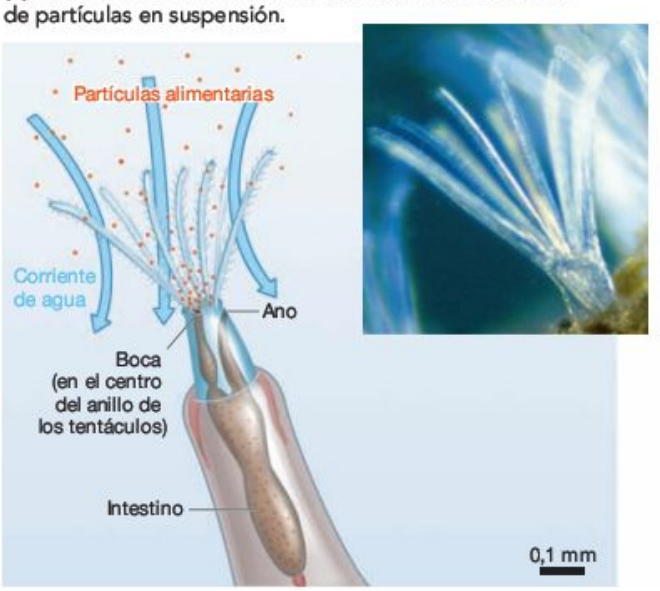


FIGURA 33.3 Los protóstomos son un grupo monofilético que comprende dos linajes principales.

(a) La función de los lofóforos adultos en la alimentación de partículas en suspensión.



(b) Las larvas trocóforas nadan y se alimentan.

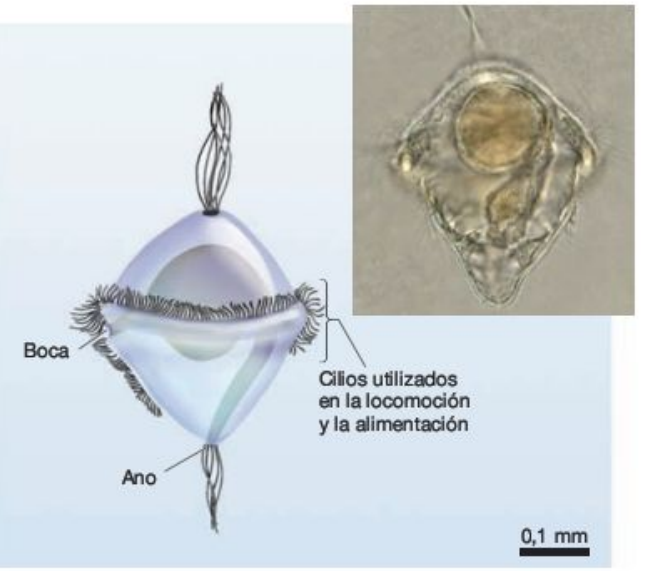


FIGURA 33.4 Los lofotrocozoos poseen rasgos distintivos. **(a)** Tres filos de lofotrocozoos presentan la estructura alimentaria denominada lofóforo. **(b)** Muchos filos de lofotrocozoos tienen el tipo de larva denominada trocófora.

EJERCICIO Lofo- significa «mechón»; -troco- significa «rueda». Señala el mechón y la rueda en esta figura.

Las trocóforas son un tipo de larvas comunes en los moluscos marinos, los anélidos que viven en el océano y varios otros filos de los lofotrocozoos. Como muestra la **Figura 33.4b,** una larva **trocófora** («peonza») posee un anillo de cilios alrededor de su centro. Estos cilios la ayudan a nadar. La sacudida de los cilios también puede producir corrientes de agua que arrastran partículas de alimento a la boca, aunque muchas trocóforas se alimentan principalmente de la yema proporcionada por la madre. Así, las trocóforas pueden representar una fase de alimentación al igual que una fase de dispersión en el ciclo de la vida. Recientes análisis sugieren que la trocófora puede haberse originado pronto en la evolución de los lofotrocozoos, aunque distintos tipos de larva evolucionaron más tarde en algunos grupos.

¿Qué es un ecdisozoo?

La diferencia principal entre los lofotrocozoos y los ecdisozoos tiene que ver con los métodos de crecimiento utilizados por los organismos de cada grupo. En vez de crecer mediante adiciones continuas e incrementales del cuerpo, los **ecdisozoos** crecen mediante la **muda;** es decir, despojándose de un exoesqueleto o envoltura externa. La raíz griega *ecdisis*, que significa «salir» o «escaparse», es adecuada porque durante una muda, un individuo se desprende de su capa externa, denominada **cutícula** si es blanda o **exoesqueleto** si es dura, y sale de ella (**Figura 33.5**). Una vez que se ha perdido la antigua envoltura, el cuerpo aumenta y se forma una cutícula o exoesqueleto mayores. A medida que los ecdisozoos crecen y maduran, experimentan una serie de mudas. De los siete filos de los ecdisozoos, los más prominentes son los gusanos redondos (nematodos) y los artrópodos.

El crecimiento mediante la muda fue necesario en los ecdisozoos una vez que hubieron desarrollado cutículas externas y resistentes, y exoesqueletos gruesos. La principal hipótesis que explica la evolución de estas envolturas corporales rígidas se basa en la protección frente a los predadores. Para apoyar esta afirmación, los biólogos apuntan a la conducta reservada de los ecdisozoos mientras los individuos están mudando. Cuando los cangrejos y otros crustáceos se han desprendido de su antiguo exoesqueleto, su nuevo exoesqueleto tarda varias horas en endurecerse. Durante este intervalo, los individuos se ocultan y no se alimentan ni se mueven. Los experimentos han demostrado que resulta mucho más sencillo para los predadores atacar y someter a los indi-

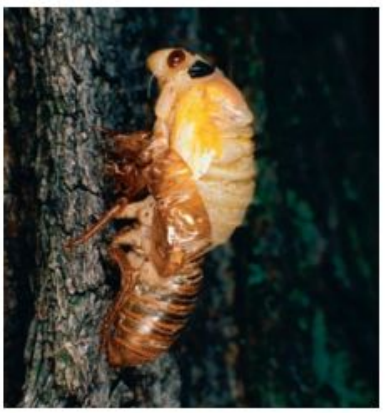


FIGURA 33.5 Los ecdisozoos crecen mediante mudas. Una vez que un ecdisozoo ha abandonado su antiguo exoesqueleto, pasan horas o días antes de que se endurezca el nuevo. Durante ese periodo, el individuo es muy susceptible a la depredación o las lesiones.

viduos que carecen de la protección de un exoesqueleto entre los periodos de mudas.

33.2 La diversificación de los protóstomos

Los protóstomos han divergido en 22 filos distintos que se reconocen por sus planes corporales distintivos o aparato bucal especializado utilizado para alimentarse. Algunos de estos filos se dividen en millones de especies diferentes. ¿Qué provocó toda esta diversificación?

Para responder a esta pregunta, analicemos algunas de las innovaciones evolutivas que provocaron el origen de nuevos filos y, a continuación, sigamos profundizando en las adaptaciones que permitieron que determinados filos se diversificaran en muchas especies diferentes.

¿Cómo varían los planes corporales en los filos?

Todos los protóstomos son triploblásticos y bilateralmente simétricos, y todos los protóstomos experimentan el desarrollo embrionario de forma similar. Por el contrario, se produjeron cambios radicales en la formación del celoma a medida que se diversificaron los protóstomos. La **Figura 33.6** resume los resultados recientes sobre las relaciones entre los filos de protóstomos e indica dónde se produjeron los principales cambios en la evolución de los planes corporales de los protóstomos. Sin embargo, tan solo se incluyen algunos de los 22 filos de protóstomos en este árbol filogenético, puesto que las relaciones entre la mayoría de los grupos de lofotrocozoos y ecdisozoos aún son prácticamente desconocidas. Dicho de otra forma, aún no está claro el modo en que se relacionan la mayoría de los filos de estos dos grupos. A medida que los investigadores analicen los datos de genes adicionales, emergerá gradualmente un árbol resuelto en gran medida y con un mayor respaldo.

El cambio más drástico que se produjo tras la evolución del celoma fue una reversión a un plan corporal **acelomado,** que significa falta de una cavidad corporal, en los platelmintos. Las tenias, los gusanos cinta y otros tipos de gusanos planos no tienen ningún tipo de cavidad corporal, aunque sus ancestros sí las tenían. Los datos revisados en el Capítulo 32 también respaldan la hipótesis de que el tipo de cavidad corporal conocida como **pseudoceloma,** que se forma a partir de una abertura originada entre las capas endodérmica y mesodérmica de los embriones, apareció independientemente en el filo de los protóstomos denominado Rotifera (rotíferos) y en los ecdisozoos. Los nematodos (gusanos redondos), por ejemplo, poseen un prominente pseudoceloma.

El otro cambio importante que se produjo en la formación de las cavidades corporales de determinados filos fue una drástica reducción del celoma. Para contextualizar este cambio, puede que recuerdes del Capítulo 32 que la mayoría de los filos de protóstomos tienen cuerpos similares a los de los gusanos con un plan corporal básico de un tubo dentro de otro. El tubo exterior es la piel, que deriva del ectodermo; el tubo interno es el intestino, que deriva del endodermo. Los músculos y órganos que derivan del mesodermo se encuentran entre los dos tubos. En los filos similares a los gusanos, el celoma está bien desarrollado y funciona como un esqueleto hidrostático que es la base del movimiento. No obstante, en la mayoría de los filos de protóstomos ricos en especies y morfológicamente complejos (los artrópodos y los moluscos [caracoles, almejas, calamares]) el celoma se reduce drásticamente.

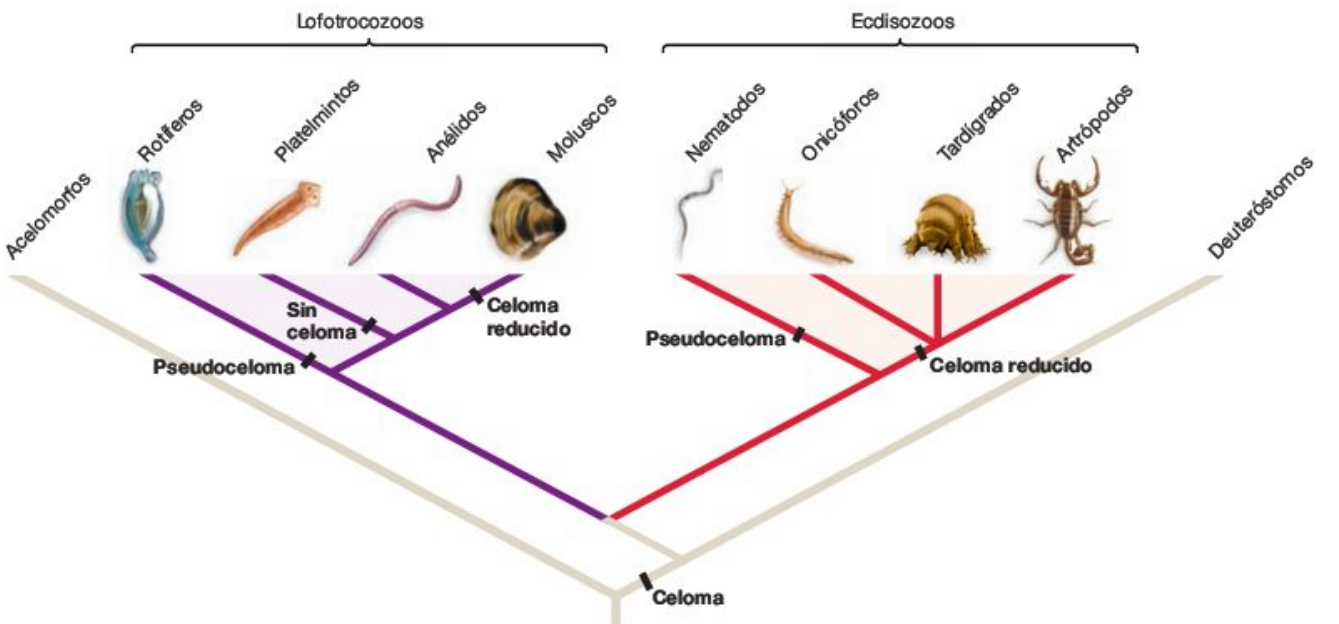


FIGURA 33.6 La naturaleza del celoma varía en los protóstomos. Este árbol filogenético se basa en los análisis de las secuencias de DNA de varios genes. La mayor parte de los 14 filos de protóstomos no incluidos en este árbol poseen celomas completos. Sin embargo, la posición de estos filos en el árbol aún es demasiado incierta como para incluirlos aquí.

Por utilizar un término que aparece en el Capítulo 24, los celomas de los artrópodos y moluscos son rasgos vestigiales.

Un celoma totalmente funcional tiene dos funciones: proporcionar espacio para que los fluidos circulen entre los órganos; y ofrecer un esqueleto hidrostático para el movimiento. En los artrópodos y los moluscos, hay otras estructuras que completan estas funciones. Las especies de estos filos carecen de un celoma totalmente funcional por un simple motivo: no lo necesitan. Profundicemos más.

Plan corporal de los artrópodos Como muestra la **Figura 33.7a,** los artrópodos poseen cuerpos segmentados que se organizan en regiones prominentes denominadas tagmas. En el saltamontes mostrado, estas regiones se denominan cabeza, tórax y abdomen. Asimismo, los artrópodos se distinguen por sus extremidades articuladas y un exoesqueleto formado principalmente por el polisacárido quitina (véase Capítulo 5). En los crustáceos, el exoesqueleto se fortalece por la adición de carbonato cálcico ($CaCO_3$).

En lugar de basarse en la contracción muscular contra un hidroesqueleto, la locomoción de los artrópodos se basa en músculos que aplican fuerza contra el exoesqueleto para mover las patas o las alas. Las especies de filos en estrecha relación con los onicóforos y tardígrados (véase Figura 33.3) también poseen extremidades y celomas reducidos. Según estas observaciones, los biólogos sugieren que la evolución de las extremidades hizo que el esqueleto hidrostático fuese superfluo.

Además de sus extremidades y el resto de características indicadas en la Figura 33.7a, los artrópodos poseen una espaciosa cavidad corporal denominada **hemoceloma** («agujero de sangre») que proporciona espacio para los órganos internos y la circulación de líquidos. En las orugas y otros tipos de larvas de artrópodos, el hemoceloma también funciona como un esqueleto hidrostático.

Plan corporal de los moluscos También se produjeron importantes cambios durante el origen de los moluscos, aunque la naturaleza del plan corporal que se desarrolló es muy distinta a la de los artrópodos. Como muestra la **Figura 33.7b,** el plan corporal de los moluscos se basa en tres componentes principales: (1) el **pie,** un gran músculo situado en la base del animal que suele utilizarse para desplazarse; (2) la **masa visceral,** la región que contiene la mayor parte de los órganos internos y la branquia externa; y (3) el **manto,** una capa tisular que cubre la masa visceral y que en muchas especies secreta una concha de carbonato cálcico. Algunas especies de moluscos poseen una sola concha; otras tienen dos, ocho o ninguna.

En los moluscos, las funciones del celoma se sustituyen por la masa visceral y por el pie muscular. La masa visceral proporciona espacio para los órganos y la circulación de líquidos. En algunas especies, el líquido que encierra la masa visceral también funciona como esqueleto hidrostático. En otros moluscos, el pie muscular funciona como esqueleto hidrostático a medida que se mueve. Los moluscos carecen de extremidades, pero desarrollaron formas de trasladarse que no requieren celoma.

Variación entre planes corporales de filos de especies similares a los gusanos Los nuevos tipos de planes corporales distinguen la mayor parte de los filos ilustrados en la Figura 33.6. En cambio, el plan corporal genérico es similar en la mayoría de los filos de protóstomos con cuerpos similares a los gusanos. En muchos casos, estos linajes se distinguen por un aparato bucal o estructuras de alimentación especializadas. Para entenderlo mejor, puedes consultar los tres filos que se muestran en la **Figura 33.8.**

- Los equiuros (gusanos cuchara) escarban en el lodo marino y se zambullen en el alimento en suspensión mediante una estructura ampliada denominada **probóscide,** que forma un canal hasta la boca (Figura 33.8a). Las células del canal secretan moco, que es lo suficientemente pegajoso como para capturar partes de detritos. La combinación de moco y detritos es arrastrada hasta la boca mediante los cilios de las células del intestino.

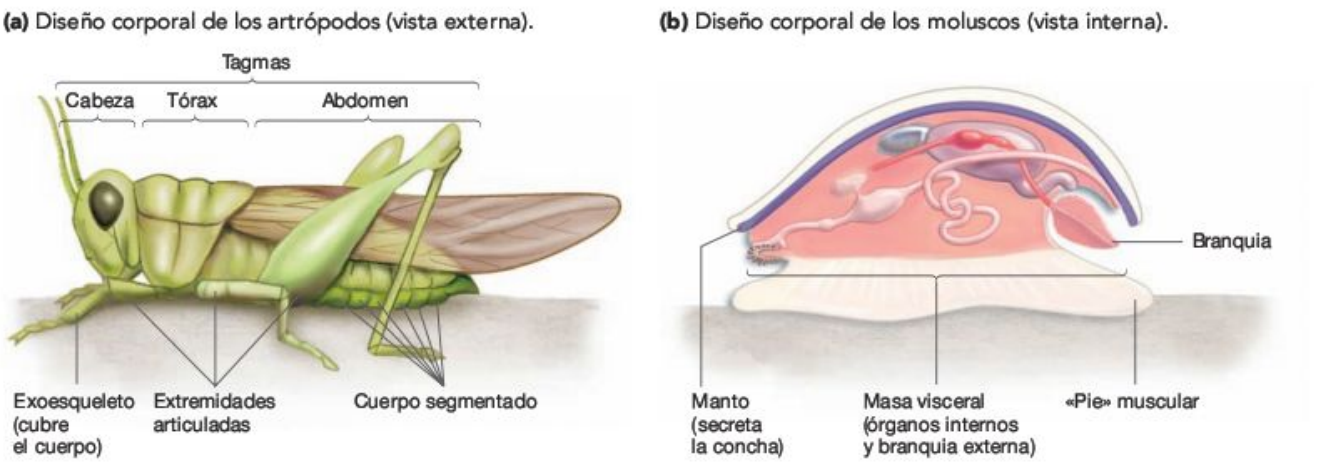


FIGURA 33.7 Los artrópodos y los moluscos presentan diseños corporales especializados.
(a) Los artrópodos poseen cuerpos segmentados y extremidades articuladas, que permiten que estos animales se muevan a pesar de su envoltura externa dura, el exoesqueleto. **(b)** El plan corporal de los moluscos se basa en un pie, una masa visceral y un manto.

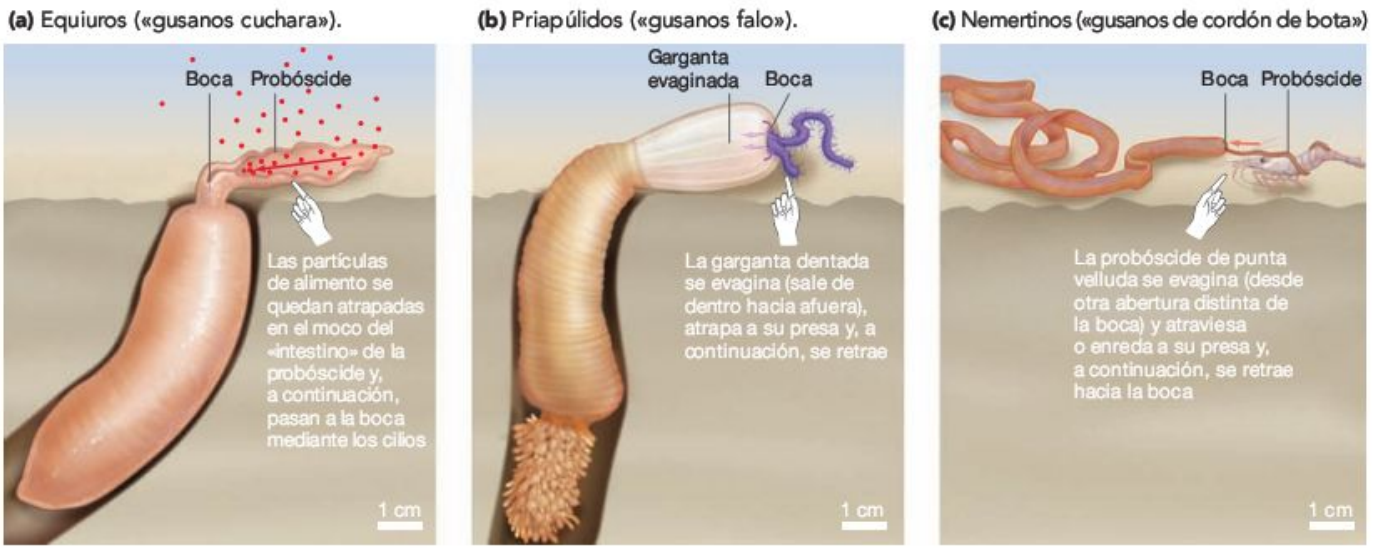


FIGURA 33.8 Algunos filos de protóstomos con cuerpos similares a los de los gusanos poseen un aparato bucal especializado.

PREGUNTA Es habitual encontrar especies de un clado de filos similares a los gusanos en el mismo hábitat. Sugiere una hipótesis para explicar por qué esto es posible.

- Los priapúlidos (gusanos falo) también escarban en el sustrato, pero actúan como predadores que se ocultan y esperan. Cuando un poliqueto (anélido) u otra presa se aproxima, el priapúlido evagina su garganta dentada y alineada con la cutícula (lo que significa que la garganta sale de dentro hacia afuera), agarra a su presa y retrae la estructura para absorber el alimento (Figura 33.8b).
- Los nemertinos (gusanos cordón de bota) son predadores activos que se mueven por el fondo oceánico en busca de alimento. En vez de evaginar su garganta para capturar presas, poseen una probóscide que puede desplegarse o retraerse (Figura 33.8c). Los nemertinos atraviesan a pequeños animales con su probóscide o enrollan la probóscide desplegada alrededor de la presa. Después, empujan el alimento a la boca.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Protostome Diversity

Transición del agua a la tierra

Los protóstomos son los animales más abundantes de las aguas superficiales y sustratos de muchos entornos marinos y de agua dulce. No obstante, los protóstomos también son comunes casi en cualquier entorno terrestre. Al igual que las plantas y hongos terrestres, los protóstomos pasaron del entorno acuático al terrestre. Para ayudar a poner este logro en perspectiva, recuerda del Capítulo 30 que las plantas verdes pasaron del agua dulce a la tierra solo una vez. Del Capítulo 31, recuerda que aún no se ha aclarado si los hongos pasaron de hábitats acuáticos a hábitats terrestres una o varias veces. El Capítulo 34 mostrará que solo un linaje de entre los deuteróstomos pasó a la tierra. Sin embargo, incluso dada la incertidumbre actual en la estimación de la filogenia de los protóstomos, está claro que el cambio de hábitat acuático a terrestre se produjo varias veces a medida que los protóstomos se diversificaban. La capacidad de vivir en entornos terrestres evolucionó independientemente en los artrópodos (al menos dos veces), moluscos, gusanos redondos y anélidos.

Las repetidas transiciones del medio acuático al terrestre son un tema destacado en la evolución de los protóstomos. En cada caso, la evidencia de esta afirmación se basa en análisis filogenéticos, que apoyan la hipótesis de que los ancestros de los linajes terrestres de cada subgrupo principal eran acuáticos.

¿Por qué tantos grupos de protóstomos distintos pudieron pasar del medio acuático al terrestre de forma independiente? Porque era más fácil hacerlo para los protóstomos que para las plantas. Por ejemplo, las plantas terrestres tuvieron que desarrollar raíces y tejido vascular para transportar agua y soportar sus tallos. De igual modo, los primeros animales terrestres tenían que soportar su peso corporal en la tierra y moverse. No obstante, los grupos de protóstomos que pasaron del medio acuático al terrestre ya tenían esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos, apéndices u otras adaptaciones para el apoyo y la locomoción que resultaron funcionar tanto en el medio terrestre como en el medio acuático.

Para pasar al medio terrestre, nuevas adaptaciones permitieron que los protóstomos (1) intercambiasen gases y (2) evitasen la desecación. Como se detalla en el Capítulo 44, los animales terrestres intercambian gases con la atmósfera fácilmente mientras la gran área superficial está expuesta al aire. El mayor reto es evitar que la superficie de intercambio gaseoso y otras partes del cuerpo se sequen. Los gusanos redondos y los gusanos de tierra resuelven este problema viviendo en suelos mojados o en otros ambientes húmedos. Los artrópodos y muchos moluscos poseen un exoesqueleto hermético o una concha que minimiza la pérdida de agua y sus estructuras

respiratorias se encuentran dentro del cuerpo. En los insectos, las aberturas de la vías respiratorias pueden cerrarse para minimizar la pérdida de agua. Asimismo, a diferencia de las plantas y hongos terrestres, todos los animales terrestres pueden trasladarse a hábitats más húmedos si el área en la que se encuentran se seca demasiado.

Las transiciones del medio acuático al terrestre son importantes porque revelan hábitats totalmente nuevos y nuevos tipos de recursos para su explotación. Por ejemplo, las plantas pasaron al medio terrestre hace unos 450 millones de años. Sin embargo, los primeros vertebrados terrestres no aparecen en el registro fósil hasta hace unos 365 millones de años. Así, durante casi 90 millones de años, cualquier especie de protóstomo que pasaba a medios terrestres disponía de muchos alimentos, y apenas tenía competidores. La selección natural favoreció entonces mutaciones que cambiaron la morfología de modo que permitieron que las distintas especies de protóstomos utilizasen distintos tipos de recursos vegetales. Según este razonamiento, los biólogos afirman que la capacidad para vivir en medios terrestres fue un evento clave en la diversificación de varios filos de protóstomos.

¿Cómo se alimentan, desplazan y reproducen los protóstomos?

Algunos filos de protóstomos han experimentado una gran evolución, mientras que otros apenas se han diversificado. Según los recuentos de especies, los biólogos pueden afirmar que determinados planes corporales han probado tener mucho más éxito que otros al hacer eficaz la alimentación y el desplazamiento.

Una vez que los planes corporales de los organismos parecidos a los gusanos, de los artrópodos y de los moluscos hubieron evolucionado, la diversificación posterior fue conducida en gran medida por adaptaciones que permitieron que los protóstomos se alimentasen, desplazasen o reprodujesen de nuevas formas. Recuerda que una **adaptación** es un rasgo que aumenta la eficacia de los individuos en relación con aquellos sin el rasgo.

Adaptaciones para la alimentación Los protóstomos incluyen individuos que se alimentan de comida en suspensión, en sedimentos, en líquidos y en masa. Además de aprovechar los detritos, se alimentan de plantas, algas u otros animales o parasitan en ellos. El lucro de una diversidad de alimentos es posible debido a la gran variedad de aparatos bucales que poseen los protóstomos para capturar y procesar el alimento. La Figura 33.8 resalta los aparatos bucales que distinguen a algunos de los filos de especies similares a los gusanos. No obstante, en los filos, los artrópodos ganan en cuanto a diversidad de aparatos bucales. Los aparatos bucales observados en este filo varían en su estructura desde tubos hasta pinzas y permiten que las distintas especies atraviesen, succionen, machaquen, muerdan, rebañen, masquen, engullan, corten o trituren (**Figura 33.9**). Todos los artrópodos poseen el mismo plan corporal básico, pero sus aparatos bucales y sus fuentes de alimento son muy diversos.

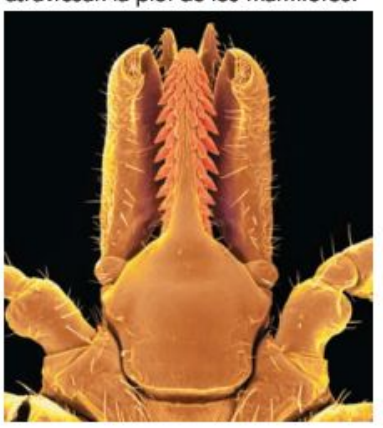
En muchas especies de artrópodos, las extremidades articuladas también desempeñan una función clave en la obtención de alimento. Los camarones antárticos utilizan sus patas para arrastrar el alimento hacia la boca ya que se alimentan de comida en suspensión; determinados insectos, crustáceos, arañas y moluscos utilizan sus apéndices para capturar presas o sujetar alimento a medida que mastican o muerden con las partes bucales.

En la mayoría de los casos, las formas joven y adulta de la misma especie aprovechan distintas fuentes de alimento. La metamorfosis es muy común en los protóstomos y suele darse en larvas y adultos que viven en distintos hábitats y que poseen una morfología genérica y unos aparatos bucales diferentes.

Adaptaciones de movilidad En los protóstomos, las formas de desplazarse dependen de la variación de dos caracte-

(a) Las hormigas cortadoras de hojas.

(b) Las garrapatas de ciervo atraviesan la piel de los mamíferos.



(c) Los cariedones perforan la fruta dura.

FIGURA 33.9 Las estructuras de alimentación de los artrópodos son diversas. Incluso aunque sus aparatos bucales y las fuentes de alimento sean diversos, todos estos artrópodos poseen cuerpos segmentados organizados en tagmas, con un exoesqueleto y apéndices articulados.

PREGUNTA ¿Cómo se comparan los filos con cuerpos similares, pero con aparatos bucales diversos que aparecen aquí con los filos de organismos similares a los gusanos mostrados en la Figura 33.8?

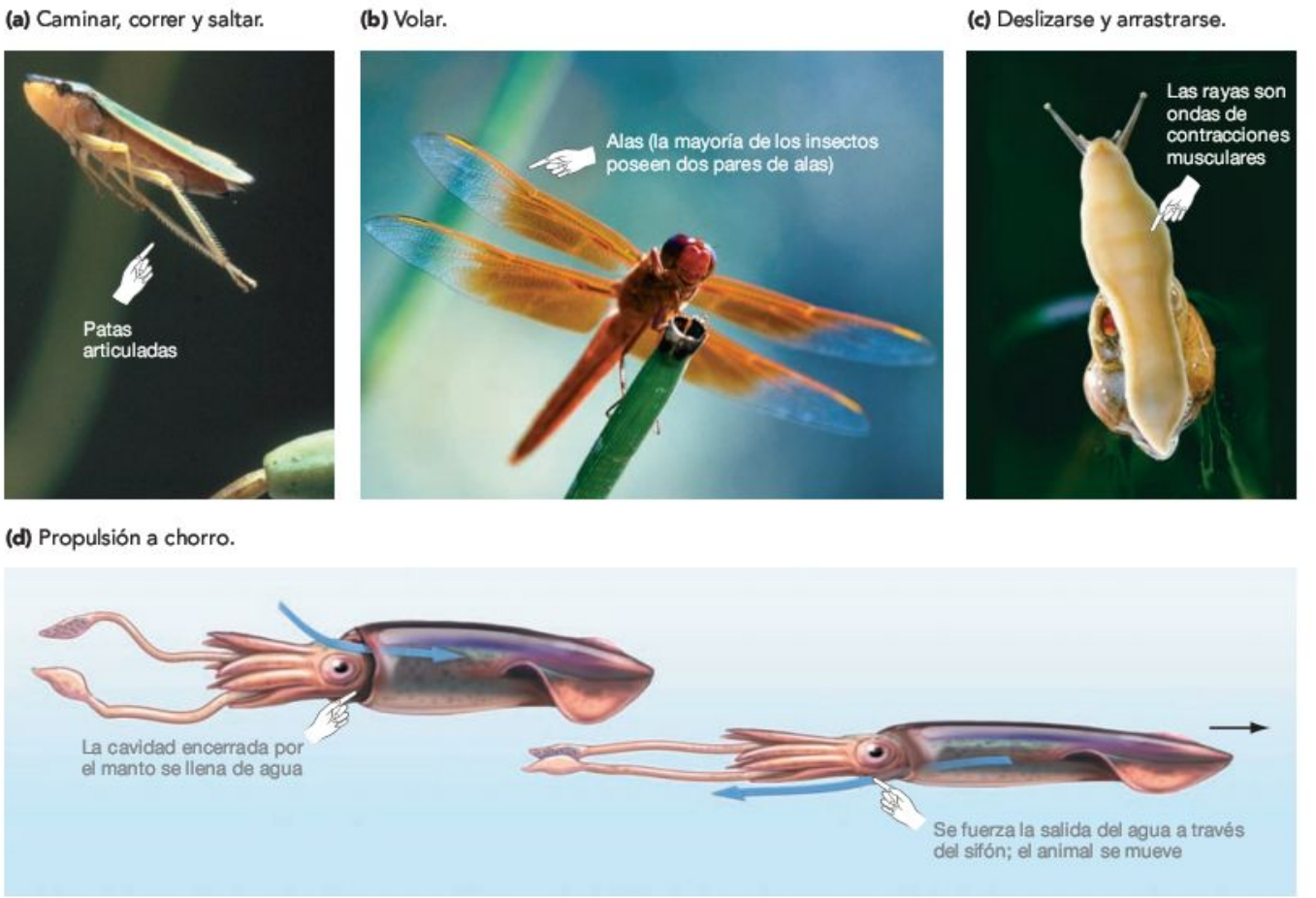


FIGURA 33.10 La locomoción de los protóstomos es diversa. La evolución de **(a)** las extremidades articuladas y de **(b)** las alas fueron innovaciones clave en el movimiento de los artrópodos. **(c)** Una onda de contracciones musculares, por debajo del pie, permite que los moluscos se deslicen por un sustrato. **(d)** En la propulsión a chorro, las contracciones musculares fuerzan la salida del agua a través de un sifón móvil. El sifón puede lanzar el agua saliente en una dirección específica.

rísticas: (1) la presencia o ausencia de extremidades y (2) el tipo de esqueleto. Los protóstomos de especies similares a los gusanos carentes de extremidades se mueven con la ayuda de un esqueleto hidrostático. Este tipo de movimiento también se observa en orugas, gusanos, cresas y otros tipos de larvas de insecto; incluso aunque los adultos de la misma especie posean un exoesqueleto duro y se muevan con la ayuda de extremidades articuladas (**Figura 33.10a**). Aunque las larvas de insectos posean un celoma muy reducido, presentan una cavidad corporal cerrada y llena de líquido que funciona como un esqueleto hidrostático.

La evolución de extremidades articuladas posibilitó movimientos de carrera rápidos y precisos, y fue una innovación clave en la evolución de los protóstomos. Las articulaciones son el motivo principal de que los artrópodos hayan tenido un éxito tan espectacular en cuanto a diversidad de especies, abundancia de individuos, rango geográfico y duración en el registro fósil.

No obstante, las extremidades articuladas son solo una de las innovaciones evolutivas que permitieron que los protóstomos se movieran de formas únicas:

- El ala de los insectos es una de las adaptaciones más importantes de la historia de la vida. Unos dos tercios de las especies multicelulares que viven actualmente son insectos con alas. Según los datos del registro fósil, los insectos fueron los primeros organismos que tenían alas y podían volar. Al igual que la mayor parte de los insectos actuales, los primeros insectos tenían dos pares de alas (**Figura 33.10b**). Sin embargo, actualmente las cuatro alas de la mayoría de insectos funcionan como dos. Los escarabajos vuelan solo con sus alas traseras; las mariposas, las polillas, las abejas y las avispas poseen estructuras enganchadas que hacen que sus dos pares de alas se muevan juntas. Las moscas aparecen más tarde en el registro fósil, y poseen un solo par de alas grandes que potencian el vuelo con unas pequeñas estructuras similares a las alas denominadas halteres que proporcionan estabilidad durante el vuelo.

- En los moluscos, las ondas de contracciones musculares barren totalmente la longitud del gran pie muscular, lo que permite que los individuos se deslicen por una superficie (**Figura 33.10c**). Las células del pie secretan una capa mu-

cosa, que reduce la fricción con el sustrato y aumenta la eficacia del deslizamiento.

- Los calamares son moluscos que poseen un manto rodeado de músculo. Cuando la cavidad rodeada por el manto se llena de agua y los músculos de este se contraen, se fuerza la salida de una corriente de agua por un tubo denominado **sifón.** La fuerza del agua impulsa al calamar hacia delante (**Figura 33.10d**). Este mecanismo, la propulsión a chorro, evolucionó en los calamares mucho antes de que los ingenieros pensasen en utilizar el mismo principio para impulsar un avión.

Adaptaciones reproductivas Cuando se trata de variaciones en los ciclos reproductivos y vitales, los protóstomos lo hacen todo. La reproducción asexual mediante la división longitudinal del cuerpo o mediante la fragmentación corporal es común en muchos de los filos de especies similares a los gusanos. Muchas especies de crustáceos e insectos se reproducen asexualmente por **partenogénesis** («origen virgen»); es decir, mediante la producción de huevos sin fertilizar que se desarrollan hasta formar crías. Sin embargo, la reproducción sexual es el modo predominante de producir descendencia en la mayoría de los grupos de protóstomos. La reproducción sexual se basa a menudo en la fertilización externa de almejas, briozoos, braquiópodos y otros grupos. Con frecuencia, se inicia con la copulación y fertilización interna en grupos capaces de moverse (como los crustáceos, los caracoles y los insectos), porque los machos y las hembras pueden encontrarse. Las hembras de insectos ovovivíparos y caracoles tienen descendencia muy pronto, aunque lo hacen reteniendo huevos totalmente formados dentro del cuerpo y alimentándolos, a continuación, mediante la nutritiva yema que se encuentra dentro del huevo (véase Capítulo 32).

Durante la diversificación de los protóstomos, tuvieron lugar dos importantes innovaciones reproductoras: (1) la evolución de la metamorfosis y (2) un huevo que no se secase en la tierra. La metamorfosis es común en los protóstomos marinos. Se cree que en estas especies la metamorfosis es una adaptación que permite a las larvas dispersarse en nuevos hábitats flotando o nadando en el plancton. La metamorfosis también es común en los insectos terrestres, para los que se piensa que se trata de una adaptación que reduce la competencia por el alimento entre jóvenes y adultos. Aunque en cuanto a la capacidad de colonización de medios terrestres, la adaptación más fundamental fue un huevo que resistiese la desecación. Los huevos de insectos poseen una membrana gruesa que mantiene la humedad interna, y los huevos de las babosas y caracoles poseen una fina concha de carbonato cálcico que ayuda a retener el agua. Los huevos resistentes a la desecación evolucionaron repetidamente en poblaciones que se adaptaron a la vida en la tierra. Recuerda del Capítulo 30 que en las plantas terrestres se produjo una adaptación análoga, cuando la evolución de gametangios ayudó a proteger a los huevos y embriones de la desecación. Y como se indicará en el Capítulo 34, los vertebrados terrestres desarrollaron un huevo amniótico rodeado de una membrana, análogo a los huevos de insecto rodeados de membrana.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En los protóstomos con cuerpos similares a los de los gusanos, los filos varían en la estructura de su aparato bucal y en el modo de alimentación.
- En los protóstomos que carecen de cuerpos similares a los de los gusanos, los filos varían en la naturaleza del celoma (tanto si el celoma está completo, como si se trata de un pseudoceloma o si es vestigial o inexistente).
- Los artrópodos y los moluscos poseen celomas vestigiales y planes corporales especializados que realizan las funciones de celoma.
- La transición del medio acuático al medio terrestre se produjo en varios linajes de forma independiente.

Deberías ser capaz de...

1) Describir las principales funciones de los planes corporales de los artrópodos y los moluscos, así como explicar qué estructuras realizan las funciones de celoma.
2) Dar ejemplos de variaciones en la estructura del aparato bucal y de la alimentación, las estructuras utilizadas en la locomoción y la metamorfosis de los protóstomos.
3) Proporcionar dos ejemplos de adaptaciones que facilitaron el paso del medio acuático al terrestre en los protóstomos.

33.3 Linajes clave: lofotrocozoos

Aunque los análisis de extensas secuencias de DNA y la presencia de funciones únicas y derivadas como los lofóforos y las larvas trocóforas ayudaron a los biólogos a identificar a los lofotrocozoos, los linajes de este grupo (**Figura 33.11**) tienen morfologías muy diversas. Para entenderlo mejor, fijémonos de una manera más detallada en cuatro de los filos clave del grupo: (1) rotíferos, (2) platelmintos, (3) anélidos y (4) moluscos.

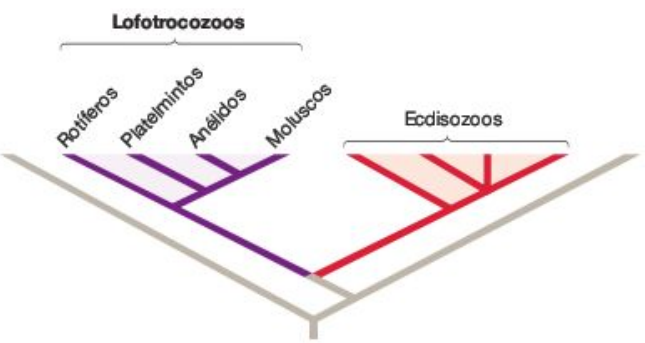


FIGURA 33.11 Los lofotrocozoos son un grupo monofilético.

Lofotrocozoos > Rotíferos

Las 1.800 especies de rotíferos que se han identificado hasta ahora viven en suelos húmedos y en medios acuáticos. Se trata de componentes importantes del plancton de agua dulce y de agua salobre, donde los ríos desembocan en el océano y el agua es ligeramente salada. Los **rotíferos** poseen pseudocelomas, y la mayoría de las especies miden menos de 1 mm de longitud. Aunque los rotíferos carecen de lofóforo y de fase larvaria trocófora, muchas similitudes en la secuencia de DNA los identifican como miembros del linaje de los lofotrocozoos.

Alimentación Los rotíferos poseen un grupo de cilios en su parte final anterior denominada **corona** (**Figura 33.12**). En muchas especies, la sacudida de los cilios de la corona posibilita la alimentación mediante partículas en suspensión al crear una corriente que arrastra las microscópicas partículas de alimento a la boca. La corona es la firma de la morfología característica de este grupo. Deberías ser capaz de indicar el origen de esta estructura en la Figura 33.11.

Desplazamiento Aunque algunas especies son sésiles, la mayor parte de ellas nadan sacudiendo los cilios de la corona.

Reproducción Las hembras producen huevos sin fertilizar por mitosis; a continuación, dichos huevos eclosionan en nuevos individuos producidos asexualmente. Recuerda que la producción de descendencia mediante huevos sin fertilizar se denomina partenogénesis. Un grupo completo de rotíferos (denominado bdelloides) se reproduce solo asexualmente mediante partenogénesis. Sin embargo, en la mayoría de las especies se observa tanto la reproducción sexual como asexual. El desarrollo es directo, lo que significa que los huevos fertilizados eclosionan y se convierten en adultos sin metamorfosis.

FIGURA 33.12 Los rotíferos son suspensívoros diminutos y acuáticos.

Lofotrocozoos > Platelmintos (gusanos planos)

Los gusanos planos son un filo grande y diverso. Se han descrito más de 20.000 especies en tres subgrupos principales. En los esquemas de clasificación tradicional como los que se describen en el Capítulo 1, cada uno de estos linajes se denomina clase. Se trata de (1) la especie de vida libre denominada turbelarios (**Figura 33.13a**), (2) los gusanos cinta endoparasitarios denominados cestodos (**Figura 33.13b**) y (3) las tenias endoparasitarias o ectoparasitarias, denominadas trematodos (**Figura 33.13c**). Aunque algunas especies turbelarias son terrestres, la mayoría viven en los sustratos del medio marino o de agua dulce. Los gusanos cinta y otros cestodos parasitan en peces, mamíferos u otros vertebrados. Las tenias parasitan en vertebrados o moluscos.

Los **gusanos planos** se llaman así por la forma ancha y aplanada de sus cuerpos. (Las raíces griegas *platy* y *helminth* significan «gusano plano».) Las especies de platelmintos carecen de segmentos y de celoma. También carecen de estructuras especializadas para el intercambio gaseoso; absorbiendo oxígeno y eliminando dióxido de carbono del cuerpo. Además, tampoco poseen vasos sanguíneos ni ningún otro tipo de sistema de circulación de oxígeno y nutrientes en sus células. Según estas observaciones, los biólogos interpretan los cuerpos aplanados de estos animales como una adaptación que proporciona a los gusanos planos una proporción de área y volumen superficiales extremadamente elevada. Debida la gran área superficial que poseen, puede producirse mucho

(Continúa en la página siguiente)

Lofotrocozoos > Platelmintos (gusanos planos) *Continuación*

intercambio gaseoso directamente a través de su pared corporal, con el oxígeno entrando en el cuerpo del agua circundante y el dióxido de carbono saliendo de él. Dado el reducido volumen del cuerpo en relación con el área superficial disponible, los nutrientes y los gases pueden difundirse eficazmente a todas las células dentro del animal. Sin embargo, este plan corporal tiene una desventaja: puesto que la superficie corporal tiene que estar húmeda para que se produzca el intercambio gaseoso, los gusanos planos se limitan a entornos donde están rodeados de líquido. Deberías ser capaz de indicar el origen del plan corporal acelomado y aplanado en la Figura 33.11.

Alimentación Los platelmintos carecen de lofóforo y poseen un tracto digestivo «ciego», lo que significa que solo tienen una abertura para la ingestión de alimentos y la eliminación de desechos. La mayoría de los turbelarios son cazadores que se alimentan de protistas o pequeños animales; otros recogen animales muertos. Los gusanos cinta y las tenias, por el contrario, son estrictamente parasitarias y se alimentan de los nutrientes proporcionados por los huéspedes. Las tenias engullen los tejidos y líquidos de sus huéspedes por la boca y poseen un tracto digestivo ciego. Los gusanos cinta carecen de boca y de tracto digestivo. Obtienen nutrientes por difusión exclusivamente a través de su pared corporal.

Desplazamiento Algunos turbelarios pueden nadar un poco ondeando sus cuerpos y la mayoría se arrastran por sustratos con ayuda de los cilios de su superficie ventral. Los gusanos cinta y las tenias se mueven mucho menos; los cestodos adultos poseen estructuras adjuntas con forma de gancho en su extremo anterior que le unen permanentemente al interior de su huésped.

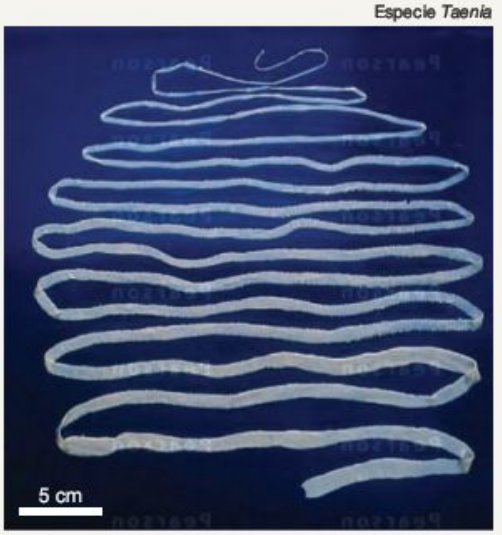
Reproducción Los turbelarios pueden reproducirse asexualmente dividiéndose en mitades. Si se fragmentan como resultado del ataque de un predador, las partes corporales pueden regenerarse en nuevos individuos. La mayoría de los turbelarios contienen órganos femeninos y masculinos, y se reproducen sexualmente alineándose con otro individuo y acoplándose en una fertilización mutua y simultánea. Las tenias (trematodos) y los gusanos cinta (cestodos) también se reproducen sexualmente y realizan una fertilización cruzada o se fertilizan a sí mismos. Los sistemas reproductores y los ciclos vitales de las tenias y de los gusanos cinta son muy complejos, ya que en muchos casos implican dos o incluso tres especies de huéspedes distintas, en los que la reproducción sexual se produce en el **huésped definitivo** y la reproducción asexual, en uno o varios **huéspedes intermedios.** Por ejemplo, los humanos son el huésped definitivo de la tenia sanguínea *Schistosoma mansoni*. Los huevos fertilizados se depositan en las heces de un huésped humano y entran en hábitats acuáticos si los sistemas higiénicos son escasos. Los huevos se convierten en larvas que infectan caracoles. Dentro del caracol, la reproducción asexual produce un tipo diferente de larva, que emerge del caracol y escarba en la piel de los humanos que entran en contacto con aguas infestadas. Una vez dentro de un humano, el parásito vive en la sangre y se desarrolla hasta convertirse en un adulto sexualmente maduro.

(a) Los turbelarios son de vida libre.

Pseudoceros ferrugineus

(b) Los cestodos son endoparasitarios.

Especie *Taenia*



(c) Los trematodos son endoparasitarios.

Dicrocoelium dendriticum

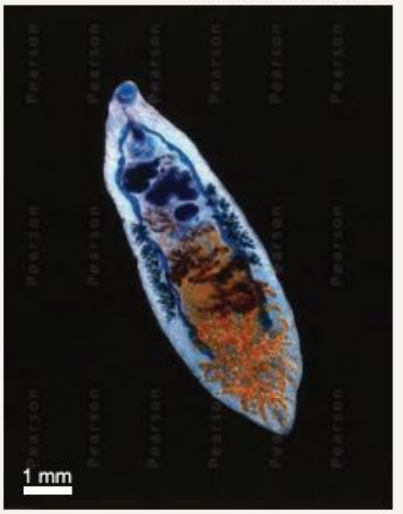


FIGURA 33.13 Los gusanos planos poseen cuerpos simples y aplanados.

Lofotrocozoos > Anélidos (gusanos segmentados)

Todos los **anélidos** poseen un cuerpo segmentado y un celoma que funciona como esqueleto hidrostático. Deberías ser capaz de indicar el origen de la segmentación de los anélidos en la Figura 33.11. Las 16.500 especies que se han descrito hasta ahora se dividen tradicionalmente en dos linajes principales, denominados Polychaeta y Clitellata:

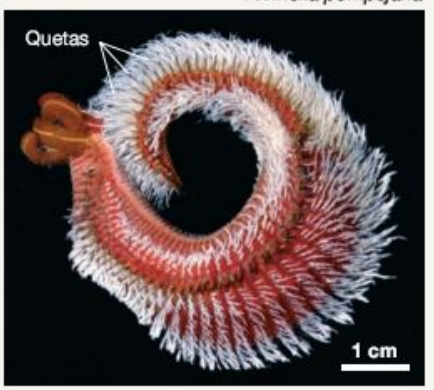
1. Los Polychaeta o poliquetos («muchas cerdas») se denominan así por sus numerosas extensiones similares a las cerdas, que se denominan **quetas** (**Figura 33.14a**). Las quetas se extienden desde apéndices denominados **parapodios.** Los poliquetos son en su mayoría marinos, y oscilan en tamaño de especies menores de 1 mm de longitud a especies que crecen hasta longitudes de 3,5 m. Incluyen una gran cantidad de escarbadores de lodo o arena, formas sedentarias que secretan tubos quitinosos y especies móviles y activas.
2. Los Clitellata incluyen oligoquetos y sanguijuelas (hirudíneos). Los oligoquetos («pocas cerdas») incluyen las lombrices, que excavan en suelos húmedos (**Figura 33.14b**), varias especies de agua dulce y unas cuantas formas marinas. Los oligoquetos carecen de parapodios y, como su nombre indica, poseen muchas menos quetas que los poliquetos. El celoma de las sanguijuelas es mucho menor en comparación con el de otros anélidos y consta de una serie de cámaras conectadas. Las sanguijuelas viven en agua dulce y en hábitats marinos (**Figura 33.14c**).

Alimentación Los poliquetos presentan una gran variedad de métodos de alimentación: la excavación mediante sus redes rodeadas de mocos hace que el alimento quede depositado o en suspensión; el sedentarismo forma alimento en suspensión con la ayuda de una densa corona de tentáculos; y las formas activas rozan las algas y cazan pequeños animales que capturan evaginando la garganta. En cambio, prácticamente todos los oligoquetos viven gracias al alimento depositado en el fondo. Aproximadamente la mitad de las sanguijuelas son ectoparasitarias que se unen a peces u otros huéspedes y succionan sangre y otros fluidos corporales. Los huéspedes no suelen ser conscientes del ataque, porque la saliva de las sanguijuelas suele contener un anestesiante. La sangre del huésped permanece líquida a medida que la sanguijuela se alimenta, porque la saliva de los parásitos también contiene un anticoagulante. Los médicos aún utilizan sanguijuelas parasitarias para extraer sangre de las moraduras especialmente grandes. Las especies de sanguijuelas no parasitarias son predadoras o carroñeras.

Desplazamiento Los poliquetos y oligoquetos se arrastran o excavan con la ayuda de su esqueleto hidrostático; los parapodios de los poliquetos también actúan como palas o diminutos pies que ayudan al movimiento. Muchos poliquetos son excelentes nadadores. Las sanguijuelas pueden nadar utilizando su esqueleto hidrostático para realizar movimientos corporales ondulantes.

Reproducción La reproducción asexual se produce en los poliquetos y oligoquetos mediante escisión transversa o fragmentación, lo que significa que las partes corporales pueden regenerarse en un individuo completo. La reproducción sexual de los poliquetos puede empezar con la fertilización interna o externa, según las especies. Los poliquetos poseen sexos separados y suelen liberar sus huevos directamente en el agua. Algunas especies producen huevos que eclosionan en larvas trocóforas. En los oligoquetos y las sanguijuelas, los individuos producen tanto esperma como huevos y copulan mediante una fertilización cruzada interna y mutua. Los huevos se encierran en una estructura mucosa parecida a un capullo; tras la fertilización, la descendencia se desarrolla directamente en versiones en miniatura de sus padres.

(a) La mayoría de los poliquetos son marinos. *Alvinella pompejana*



(b) La mayoría de los oligoquetos son terrestres. *Paranais litoralis*

(c) La mayoría de las sanguijuelas viven en agua dulce. *Hirudo medicinalis*

FIGURA 33.14 Los anélidos son gusanos segmentados.

Mollusca (moluscos)

Los **moluscos** son con diferencia el grupo más rico en especies y morfológicamente más diverso de lofotrocozoos. Poseen un plan corporal especializado basado en un pie muscular, una masa visceral y un manto que puede secretar o no una concha de carbonato cálcico. El celoma es mucho menor o inexistente. Deberías ser capaz de indicar el origen del plan corporal de los moluscos de la Figura 33.11. Hasta ahora se han descrito más de 93.000 especies. Aunque la mayoría de los moluscos viven en medios marinos, hay algunas formas terrestres y de agua dulce.

Puesto que los moluscos son tan diversos, consideraremos los principales subgrupos o clases del filo por separado y analizaremos los rasgos responsables de su diversificación. Los cuatro linajes de moluscos más importantes son (1) los **bivalvos** (almejas y mejillones), (2) los **gasterópodos** (babosas y caracoles), (3) los **quitones** y (4) los **cefalópodos** (calamares y pulpos). Los bivalvos se alimentan de partículas en suspensión; los otros tres grupos de moluscos son herbívoros o predadores.

Moluscos > Bivalvos (almejas, mejillones, veneras, ostras)

Los bivalvos se denominan así porque poseen dos conchas separadas de carbonato cálcico secretadas por el manto. Las conchas están engonzadas y se abren y cierran con la ayuda de los músculos unidos a ellas (**Figura 33.15a**). Cuando la concha se cierra, protege el manto, la masa visceral y el pie. La concha de los bivalvos es una adaptación que reduce la depredación.

La mayoría de los bivalvos viven en el océano, aunque hay muchas formas de agua dulce. Las almejas excavan en el lodo, la arena u otros sustratos blandos y son sedentarios de adultos. Las ostras y los mejillones son mayoritariamente sésiles de adultos, pero la mayoría de ellos viven encima del sustrato, unidos a las rocas o a otras superficies sólidas. Las veneras son móviles y viven en la superficie de sustratos blandos. Los bivalvos más pequeños son almejas de agua dulce que miden menos de 2 mm de longitud; los mayores bivalvos son almejas marinas gigantes que pueden pesar más de 400 kg. Todos los bivalvos sienten la gravedad, el tacto y determinadas sustancias químicas y las veneras incluso poseen ojos.

Puesto que la mayoría de los bivalvos viven sobre o bajo el fondo oceánico, y debido a que están cubiertos por una concha dura, sus cuerpos se entierran a menudo en sedimentos tras la muerte. Así, los bivalvos se fosilizan fácilmente y su linaje presenta el mayor registro fósil en comparación con cualquier grupo de animales, plantas u hongos. Esta enorme base de datos ha permitido que los biólogos realicen estudios sobre la historia evolutiva de los bivalvos.

Los bivalvos son importantes en el ámbito comercial. Las almejas, mejillones, veneras y ostras se crían en la naturaleza en muchas partes del mundo y se utilizan como alimento para los humanos. Las ostras de perla que se cultivan o recogen de la naturaleza son la fuente de perlas naturales más común en la joyería.

Alimentación Los bivalvos se alimentan de partículas en suspensión y absorben cualquier tipo de animal pequeño, protista o detritos. La alimentación de partículas en suspensión se basa en un flujo de agua a través de estructuras de intercambio gaseoso denominadas **branquias.** Las branquias se encuentran entre el manto y la masa visceral y constan de una serie de finas membranas, donde se quedan atrapadas las partículas. En muchos casos, la corriente de agua fluye a través de sifones, que son tubos formados por los bordes del manto, que se extienden desde la concha y forman un sistema de bombeo. Los sifones conducen el agua por las branquias y, a continuación, fuera del cuerpo de nuevo, potenciados por la sacudida de los cilios de las branquias

(a) Las veneras viven en la superficie del sustrato y son suspensívoras.

(b) La mayoría de las almejas excavan en sustratos blandos y son suspensívoras.

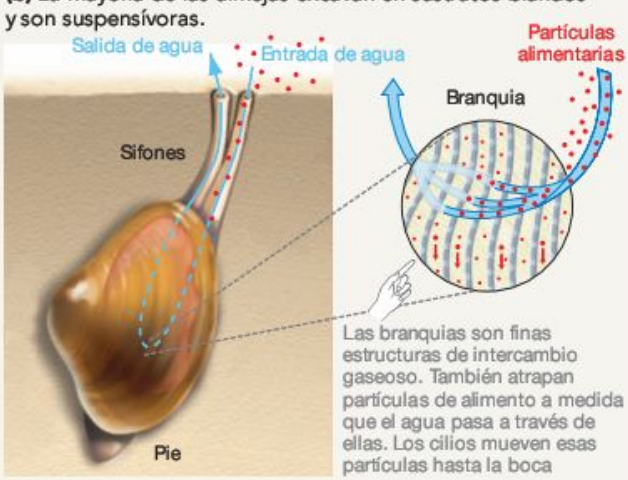


FIGURA 33.15 Los bivalvos poseen dos conchas.

(**Figura 33.15b**). Los bivalvos son el único grupo principal de moluscos que carecen de la estructura de alimentación denominada rádula (véase Capítulo 32).

Desplazamiento Las almejas escarban con la ayuda de su pie muscular, que funciona como un esqueleto hidrostático.

(Continúa en la página siguiente)

Moluscos > Bivalvos (almejas, mejillones, veneras, ostras) *Continuación*

Aparte de eso, son sedentarias. Las veneras pueden nadar chocando sus conchas entre sí y forzando la salida de agua, lo que las impulsa. La locomoción de las veneras es similar al modo en que nadan las medusas cnidarias, que se mueven cuando las contracciones musculares fuerzan la salida del agua de su campana (véase Capítulo 32). Los bivalvos producen una larva trocófora que nada y es responsable de la dispersión de los individuos hasta nuevas ubicaciones.

Reproducción Los bivalvos solo se reproducen sexualmente. Los huevos y el esperma son depositados en el agua, y los huevos fertilizados se desarrollan en larvas trocóforas. A continuación, las trocóforas se metamorfosean en un tipo distinto de larva denominada **velíger,** que continúa alimentándose y nadando antes de establecerse en el sustrato y metamorfosearse en un adulto capaz de secretar una concha.

Moluscos > Gasterópodos (caracoles, babosas, nudibranquios)

Los gasterópodos («pies de estómago») se denominan así por el gran pie muscular que poseen en su lado ventral. Sin embargo, su característica más sorprendente es un proceso de desarrollo denominado torsión. Durante el desarrollo de los gasterópodos, la masa visceral suele rotar. La rotación gira la cavidad del manto y el tracto digestivo y hace que el ano quede colocado encima de la cabeza.

La mayoría de los caracoles pueden retraer su pie y su cuerpo en una concha cuando son atacados o cuando empiezan a secarse sus tejidos (**Figura 33.16a**). Las babosas terrestres y los nudibranquios carecen de concha, pero a menudo contienen toxinas o sustancias desagradables al gusto para protegerse de los predadores. Se piensa que los colores brillantes de los nudibranquios, o babosas marinas, actúan como advertencia para posibles predadores (**Figura 33.16b**). Los gasterópodos se utilizan como alimento en algunas culturas y son importantes en el campo de la medicina, porque sirven de huéspedes de tenias que también infectan a los humanos antes de completar su ciclo vital. Se conocen en torno a unas 70.000 especies de gasterópodos.

Alimentación Los gasterópodos y otros moluscos poseen una estructura única en la boca denominada rádula. Recuerda del Capítulo 32 que en muchas especies la **rádula** funciona como un raspador que escarba entre las algas, células de plantas u otros tipos de alimento. Suele estar cubierta de dientes compuestos de quitina y que varían de tamaño y forma según la especie. Aunque la mayoría de los gasterópodos son herbívoros o detritívoros, los tipos de dientes especializados permiten que algunos gasterópodos actúen como predadores. Por ejemplo, las especies denominadas taladradores de ostras utilizan su rádula para perforar las conchas de las ostras o de otros moluscos y exponer la masa visceral, que se comen después. Los caracoles cono poseen «dientes» muy modificados y similares a un arpón montados en la punta de una probóscide extensible y armados con veneno. Cuando un pez o un gusano pasa cerca, la probóscide se dispara. La presa es atravesada por el diente, dominada por el veneno y consumida.

Desplazamiento Las ondas de contracciones por debajo de todo el pie permiten que los gasterópodos se muevan deslizándose (véase Figura 33.10c). Las mariposas marinas son gasterópodos con una concha reducida o inexistente, pero con un gran pie similar a un ala que se agita y potencia los movimientos del nado.

Reproducción Las hembras de algunas especies de gasterópodos pueden reproducirse asexualmente produciendo huevos de forma partenogénica, pero la mayor parte de la reproducción es sexual. La reproducción sexual de algunos gasterópodos comienza con la fertilización interna. Algunos gasterópodos marinos producen una larva trocófora que puede alejarse varios cientos de kilómetros del progenitor. Sin embargo, en la mayoría de las especies marinas y en todas las formas terrestres, las larvas no son de vida libre. En vez de eso, las crías permanecen en una carcasa de huevo mientras experimentan varias fases larvarias y, después, eclosionan como versiones en miniatura de los adultos.

(a) Los caracoles poseen una sola concha, que utilizan para protegerse. *Maxacteon flammea*

(b) Las babosas terrestres y marinas (nudibranquios) carecen de concha. *Chromodoris geminus*

FIGURA 33.16 Los gasterópodos poseen una sola concha o carecen de ella.

Moluscos > Poliplacóforos (quitones)

Las raíces de la palabra griega que inspiró el nombre poliplacóforos significa «portador de muchas placas». El nombre es adecuado porque los quitones poseen ocho placas de carbonato cálcico a lo largo de su lado dorsal (**Figura 33.17**). Las placas forman una concha protectora. Las aproximadamente 1.000 especies de quitones son marinas. Suelen encontrarse en superficies rocosas de la zona entre mareas, donde las rocas se exponen periódicamente al aire durante la marea baja.

Alimentación Los quitones poseen una rádula y la utilizan para escarbar entre las algas y otra materia orgánica de las rocas.

Desplazamiento Los quitones se desplazan deslizándose con su ancho pie muscular, al igual que los gasterópodos.

Reproducción Los sexos de los quitones están separados y la fertilización es externa. Sin embargo, en algunas especies, el esperma que se deposita en el agua entra en la cavidad del manto de la hembra y fertiliza los huevos dentro del cuerpo. Según las especies implicadas, los huevos pueden estar encerrados en una membrana y pueden liberarse o mantenerse hasta su eclosión y el completo desarrollo temprano. La mayoría de las especies presentan larvas trocóforas.

Tonicella lineata

FIGURA 33.17 Los quitones poseen ocho placas de concha.

Moluscos > Cefalópodos (nautilos, sepias, calamares, pulpos)

Los cefalópodos («cabeza y pies») poseen una cabeza bien desarrollada y un pie que se ha modificado para formar brazos o tentáculos. Los **tentáculos** son extensiones musculares largas y finas que ayudan en el movimiento y en la captura de presas (**Figura 33.18**). A excepción de los nautilos, los cefalópodos poseen conchas muy reducidas o carecen de estas por completo. También cuentan con un gran cerebro y ojos capaces de formar imágenes con sofisticadas lentes.

Octopus dofleini

FIGURA 33.18 Los cefalópodos tienen cuerpos muy modificados.

Alimentación Los cefalópodos son predadores muy inteligentes que cazan con la vista y utilizan sus brazos o tentáculos para capturar a sus presas, normalmente peces o crustáceos. Poseen una rádula, así como una estructura llamada **pico,** que puede ejercer una potente fuerza cortante. Algunas sepias y pulpos también inyectan veneno a sus presas para dominarlas.

Desplazamiento Los cefalópodos pueden nadar moviendo sus aletas para «volar» en el agua o mediante la propulsión a chorro utilizando la cavidad del manto y el sifón. Dejan pasar el agua en su cavidad del manto y, a continuación, fuerzan su salida a través de un sifón (véase Figura 33.10d). Los calamares están hechos para la velocidad y cazan pequeños peces persiguiéndolos. Los pulpos, en cambio, se arrastran por el sustrato utilizando sus largos tentáculos similares a brazos. Persiguen cangrejos u otros crustáceos o abren mejillones o almejas del sustrato y, a continuación, utilizan su pico para aplastar el exoesqueleto de sus presas.

Reproducción Los cefalópodos tienen sexos independientes y algunas especies han elaborado rituales de cortejo que implican cambios de color e interacciones de los tentáculos. Cuando una hembra acepta a un macho, este deposita el esperma que se encuentra revestido de una estructura denominada **espermatóforo.** El espermatóforo se transfiere a la hembra y la fertilización es interna. Las hembras ponen huevos. Cuando estos eclosionan, los jóvenes se desarrollan directamente en adultos.

33.4 Linajes clave: ecdisozoos

Los ecdisozoos se reconocieron en primer lugar como monofiléticos cuando los investigadores comenzaron a usar datos de secuencia de DNA para estimar la filogenia de los protóstomos (**Figura 33.19**). Actualmente se reconocen siete filos en el linaje (véase Tabla 32.1), incluidos los onicóforos y los tardígrados (**Figura 33.20**). No son filos ricos en especies, pero ambos están muy relacionados con los artrópodos. Los onicóforos y los tardígrados se parecen a los artrópodos en que tienen un cuerpo segmentado y extremidades. A diferencia de los artrópodos, sus extremidades no son articuladas y carecen de exoesqueleto. Los onicóforos (o gusanos velludos) son pequeños organismos similares a las orugas que viven en lechos de hojas húmedas y que se alimentan de pequeños invertebrados. Los onicóforos poseen apéndices similares a un saco y cuerpos segmentados con un hemoceloma.

Los tardígrados (u osos acuáticos) son animales microscópicos que viven en hábitats bénticos (inferiores). También pueden encontrarse una gran cantidad de osos acuáticos en la película de agua que cubre el musgo u otras plantas terrestres de hábitats húmedos. Los tardígrados poseen un celoma reducido, pero un hemoceloma prominente, y caminan sobre sus patas similares a sacos con garras. La mayoría se alimentan succionando líquidos de plantas o animales; otros son **detritívoros.**

Echemos un vistazo detallado a los dos filos más diversos y abundantes de los ecdisozoos: (1) los nematodos y (2) los artrópodos.

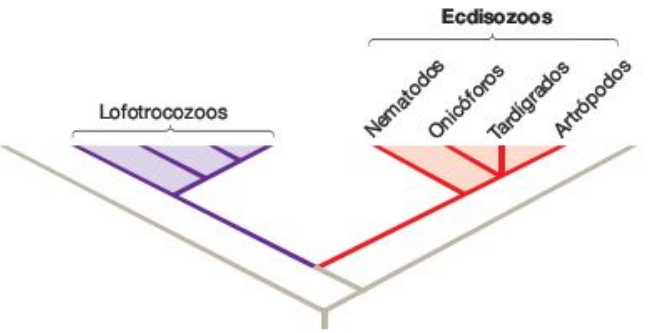


FIGURA 33.19 Los ecdisozoos son un grupo monofilético.

(a) Los onicóforos poseen extremidades que parecen lóbulos. Especie *Peripatus*

(b) Los tardígrados poseen miembros con garras que parecen lóbulos. Especie *Echiniscus*

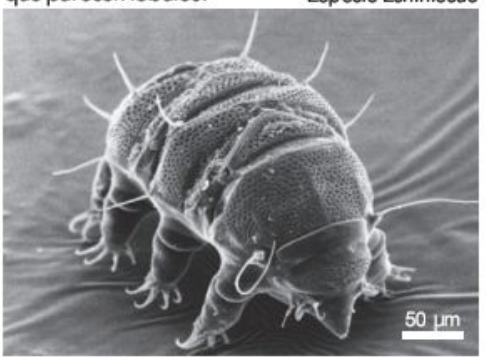


FIGURA 33.20 Los onicóforos y los tardígrados poseen extremidades y están muy relacionados con los artrópodos. (a) Los onicóforos se denominan gusanos velludos porque poseen cuerpos similares a los gusanos y un aspecto velludo. **(b)** Los tardígrados se conocen como osos acuáticos porque viven en hábitats húmedos y, cuando se ven al microscopio, parecen osos.

Ecdisozoos > Nematodos (gusanos redondos)

Las especies del filo Nematoda se denominan **nematodos** o **gusanos redondos** (**Figura 33.21**). Los gusanos redondos son gusanos sin segmentar con un pseudoceloma, un plan corporal de un tubo dentro de otro y sin apéndices. Carecen de músculos que puedan cambiar el diámetro del cuerpo; su musculatura corporal consta exclusivamente de músculos longitudinales que acortan o alargan el cuerpo mediante contracciones o relajaciones respectivamente. Deberías ser capaz de indicar la evolución de un pseudoceloma y la pérdida de músculos circulares en la Figura 33.19. Aunque algunos nematodos pueden crecer varios metros de longitud, la gran mayoría de las especies son diminutas; la mayor parte mide mucho menos de 1 mm. Carecen de sistemas especializados para el intercambio gaseoso y para la circulación de nutrientes y desechos. En su lugar, el intercambio gaseoso se produce a través de la pared corporal y los nutrientes y desperdicios se mueven por difusión simple.

El nematodo *Caenorhabditis elegans* es uno de los organismos modelo estudiados en mayor profundidad en biología (véase Cuadro 33.1). Las especies que parasitan en humanos también se han estudiado intensamente. Los gusanos alfiler, por ejemplo, infectan aproximadamente a 40 millones

(Continúa en la página siguiente)

Ecdisozoos > Nematodos (gusanos redondos) *Continuación*

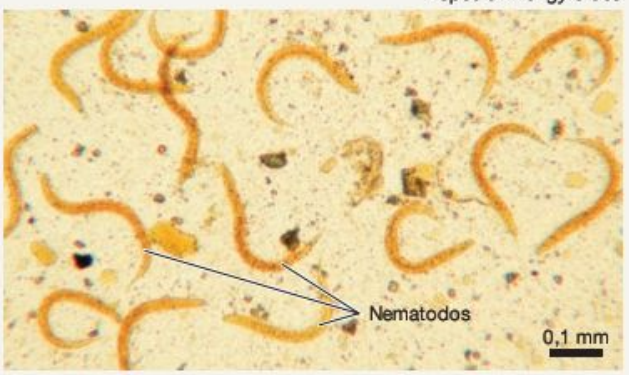


FIGURA 33.21 La mayoría de los nematodos son de vida libre, pero algunos son parásitos.

de personas solo en EE.UU., y la *Onchocerca volvulus* causa una enfermedad ocular que infecta a unos 20 millones de personas en África y Latinoamérica. Las infecciones avanzadas causadas por el gusano redondo *Wuchereria bancrofti* bloquean los vasos linfáticos de modo que se produzca una acumulación de líquido e hinchazón masiva; la enfermedad conocida como elefantiasis.

En realidad, los parásitos representan, sin embargo, una diminuta fracción de las 25.000 especies de nematodos que se han descrito hasta la fecha. La gran mayoría de los nematodos son de vida libre. En el ámbito ecológico, son importantes porque se encuentran prácticamente en todos los hábitats conocidos.

Los nematodos también son increíblemente abundantes. Los biólogos han descubierto 90.000 gusanos redondos en una sola manzana podrida y han estimado que los suelos ricos de cultivo contienen hasta 9.000 millones de gusanos redondos por cada 4.000 m^2 aproximadamente. Aunque no se trata del grupo animal con más especies, son los más abundantes. El simple plan corporal de los nematodos ha tenido un éxito extraordinario.

Alimentación Los gusanos redondos se alimentan de una gran variedad de materiales, incluidos bacterias, hongos, raíces de plantas, pequeños protistas o animales y detritos. En la mayoría de los casos, la estructura de su aparato bucal está especializada de modo que aumenta la eficacia de la alimentación de un tipo determinado de organismo o material.

Desplazamiento Los gusanos redondos se mueven con la ayuda de su esqueleto hidrostático. La mayoría de los gusanos redondos viven en el suelo o dentro de un huésped, así que cuando las contracciones de sus músculos longitudinales hacen que se revuelvan, un sustrato rígido resiste los movimientos. Como consecuencia, el gusano hace caer el sustrato y el cuerpo se mueve.

Reproducción Los sexos son independientes en la mayoría de las especies de nematodos, y la reproducción asexual es rara o se desconoce. La reproducción sexual empieza con la fertilización interna y culmina con la puesta de huevos y el desarrollo directo de las crías. Los individuos atraviesan una serie de cuatro mudas durante su vida.

Arthropoda (artrópodos)

En cuanto a la duración en el registro fósil, la diversidad de especies y la abundancia de individuos, los artrópodos son probablemente el linaje con más éxito de los eucariotas. Aparecieron en el registro fósil hace más de 520 millones de años y han dominado durante mucho tiempo a los animales observados en medios marinos y terrestres. Se ha descrito más de un millón de especies vivas y los biólogos estiman que quedarán millones o puede que incluso decenas de millones de especies de artrópodos por descubrir.

Morfológicamente, los **artrópodos** se caracterizan por un cuerpo segmentado y un sofisticado exoesqueleto articulado. Poseen un celoma muy reducido, pero también una extensa cavidad corporal denominada hemoceloma, encerrada por un exoesqueleto, así como apéndices pareados y articulados. El cuerpo de todos los artrópodos se organiza en las regiones diferenciadas de la cabeza y el tronco; en muchas especies, hay una agrupación adicional de segmentos divididos en dos regiones diferenciadas del tronco, normalmente denominadas abdomen y tórax. Deberías ser capaz de indicar el origen de los elementos del plan corporal de los artrópodos en la Figura 33.19.

La metamorfosis es común en los artrópodos. Sus larvas poseen cuerpos segmentados, pero pueden carecer de un exoesqueleto endurecido. Como en otros ecdisozoos, las formas larvaria y adulta se desarrollan mediante la muda.

Al menos algunos segmentos del cuerpo de los artrópodos producen apéndices pareados y articulados. Los apéndices de los artrópodos tienen varias funciones: sentir los aspectos del entorno, intercambiar gases, alimentarse o desplazarse ya sea nadando, caminando, corriendo, saltando o volando. Los apéndices de los artrópodos permiten sentir estímulos del entorno y realizar sofisticados movimientos en respuesta. La mayoría de las especies también poseen sofisticados ojos compuestos capaces de formar imágenes. Un **ojo compuesto** contiene muchas lentes, cada una asociada a una estructura columnar sensible a la luz. (Los humanos y los cefalópodos tienen **ojos simples,** lo que significa que solo tienen una lente). La mayoría de los artrópodos también poseen un par de antenas en la cabeza. Las **antenas** son apéndices largos parecidos a los tentáculos que contienen células receptoras especializadas utilizadas para el tacto o el olfato.

Aunque la filogenia de los artrópodos continúa resolviéndose, la mayoría de los datos coinciden en que todo el filo es monofilético; que los miriápodos (milpiés y ciempiés), los quelicerados (arañas), los insectos y los crustáceos representan cuatro subfilos principales dentro del filo y que los crustáceos e insectos están muy relacionados. El filo de los artrópodos es tan grande y diverso que un tratamiento detallado llenaría todas las páginas de un libro como este; el espacio permite solo unas cuantas notas sobre los cuatro linajes principales.

Artrópodos > Miriápodos (milpiés, ciempiés)

Los **miriápodos** poseen cuerpos relativamente simples, con la región de la cabeza y el tronco largo caracterizado por una serie de segmentos cortos, cada uno de los cuales sostiene uno o dos pares de patas (**Figura 33.22**). Si presentan ojos, estos poseen desde unas cuantas hasta muchas estructuras simples agrupadas a los lados de la cabeza. Las 11.600 especies que se han descrito hasta la fecha habitan en medios terrestres de todo el mundo.

Alimentación Los milpiés y los ciempiés poseen un aparato bucal que puede morder y masticar. Estos organismos viven en troncos caídos podridos y en otros tipos de materiales de plantas muertas que se esparcen por el suelo de los bosques y tierras de hierba. Los milpiés son detritívoros. En cambio, los ciempiés utilizan un par de colmillos venenosos justo detrás de la boca para cazar grupos de insectos. Los ciempiés grandes pueden inyectar suficiente veneno como para debilitar a un humano.

Desplazamiento Los miriápodos caminan o corren con sus múltiples patas; unas cuantas especies excavan. Algunos milpiés poseen alrededor de 190 segmentos en el tronco, cada uno de los cuales cuenta con dos pares de patas, lo que suma un total de unas 750 patas. Los ciempiés suelen tener menos de 30 segmentos, con un par de patas por segmento.

Reproducción Los sexos de los miriápodos son independientes y la fertilización es interna. Los machos depositan el esperma en paquetes que recoge la hembra o que él mismo le transfiere a ella. Después de que las hembras pongan huevos en el entorno, los huevos eclosionan en crías que se desarrollan hasta su fase adulta mediante una serie de mudas.

Especie *Scolopendr*

FIGURA 33.22 Los miriápodos poseen un par de patas en cada segmento del cuerpo.

Artrópodos > Quelicerados (arañas, garrapatas, ácaros, cangrejos herradura, típulas, escorpiones)

La mayoría de las 70.000 especies de quelicerados son terrestres, aunque los cangrejos de herradura y las arañas de mar son marinos. El linaje se considera una clase en la mayoría de los esquemas de clasificación tradicional y tiene varios subgrupos o subclases. El más prominente de estos linajes de quelicerados es el de los arácnidos (arañas, escorpiones, ácaros y garrapatas).

El cuerpo de los quelicerados consta de una región anterior y otra posterior (**Figura 33.23a**). La región anterior carece de antenas para los sentidos del tacto y del olfato, pero suele presentar ojos. El grupo debe su nombre a los apéndices denominados **quelíceros,** que se encuentran cerca de la boca. Según las especies, los quelíceros se utilizan para la alimentación, la defensa, la copulación, el movimiento o la recepción sensorial.

Alimentación Las arañas, los escorpiones y las típulas capturan y pican a insectos o a otras presas. Aunque algunas de estas especies son cazadores activos, la mayoría de las arañas son predadores que se ocultan y esperan. Crean telarañas pegajosas para capturar a sus presas, que vuelan o caminan por la telaraña y son atrapadas posteriormente. La araña siente las vibraciones de la presa que lucha por huir, se abalanza sobre ella y le propina una mordedura tóxica. Los ácaros y las garrapatas son ectoparasitarios y utilizan su aparato bucal cortante para alimentarse en los huéspedes (**Figura 33.23b**). Los cangrejos herradura se alimentan de una variedad de protóstomos, así como de detritos. La mayoría de los escorpiones se alimentan de insectos; las especies más grandes de escorpiones comen culebras y lagartijas ocasionalmente.

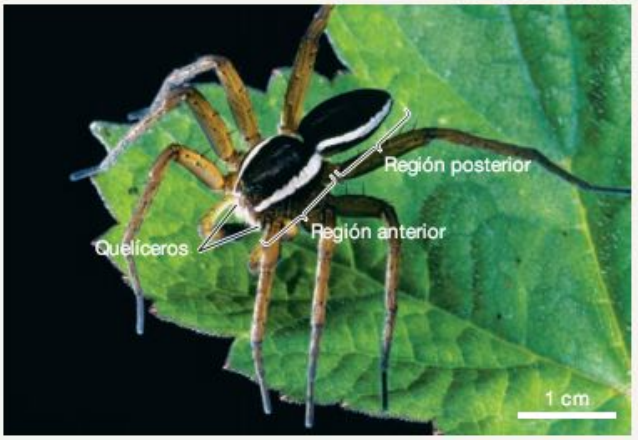
Desplazamiento Al igual que otros artrópodos, los quelicerados se mueven gracias a los músculos unidos a un exoesqueleto. Caminan o se arrastran sobre sus cuatro pares de patas articuladas; algunas especies también pueden saltar. Los cangrejos de herradura y algunas otras formas marinas nadan despacio. Las arañas que acaban de salir del huevo tejen largos hilos sedosos que actúan como globos que el viento transporta con ellas a más de 400 km del punto de eclosión.

Reproducción La reproducción sexual es la norma en los quelicerados, y la fertilización es interna en la mayoría de los grupos. Las demostraciones durante el cortejo son muchas en una gran cantidad de grupos de artrópodos y pueden incluir tanto demostraciones visuales como la liberación de sustancias químicas odoríferas. En las arañas, los machos utilizan órganos que se encuentran en sus patas para transferir esperma a las hembras. Estos órganos penetran en el tracto reproductor de las hembras «bajo llave». Las diferencias en el tamaño y la forma de los genitales del macho son a menudo la única forma de identificar especies de arañas muy relacionadas.

(Continúa en la página siguiente)

Artrópodos > Quelicerados (arañas, garrapatas, ácaros, cangrejos herradura, típulas, escorpiones) *Continuación*

(a) Araña, que muestra rasgos generales de los quelicerados.
Dolomedes fimbriatus



(b) Los ácaros son ectoparasitarios.
Especie *Dermatophagoides*

FIGURA 33.23 Los quelicerados poseen dos regiones corporales.

EJERCICIO Etiqueta las dos regiones principales del cuerpo y los quelíceros en el apartado (b).

El desarrollo es directo, lo que significa que no se produce metamorfosis. En las arañas, los machos pueden presentar un insecto muerto como regalo a la hembra que lo devora mientras se aparean; en algunas especies, el propio macho es devorado mientras se transfiere el esperma. En los escorpiones, las hembras retienen los huevos fertilizados. Después de que los huevos eclosionen, la cría escala a la espalda de la madre, donde permanecen hasta que son lo suficientemente mayores como para cazar por sí mismas.

Artrópodos > Insecta (insectos)

Hasta ahora, se han nombrado unas 925.000 especies de insectos, pero seguro que existen muchas más. En cuanto a la diversidad de especies y al número de individuos, los insectos dominan los medios terrestres. Asimismo, las larvas de algunas especies son comunes en las corrientes de agua dulce, las charcas y los lagos. La **Tabla 33.1** proporciona notas detalladas sobre ocho de los linajes, denominados órdenes, más prominentes de insectos.

Los **insectos** se distinguen por poseer tres regiones corporales: (1) **cabeza,** (2) **tórax** y (3) **abdomen** (véase Figura 33.7). En la superficie ventral del tórax, hay tres pares de patas. La mayoría de las especies poseen uno o dos pares de alas, montadas en la parte dorsal (espalda) del tórax. Normalmente la cabeza contiene tres grupos de aparatos bucales que derivan de apéndices articulados, un cuarto par de aparatos bucales, un par de antenas, que se utilizan para tocar y oler, y un par de ojos compuestos.

Alimentación Puesto que la mayoría de las especies de insectos poseen cuatro grupos de partes bucales (labro, mandíbula, maxilar y labio) que varían increíblemente en cuanto a su estructura según la especie, los insectos pueden alimentarse de cualquier modo concebible y de casi cualquier tipo de fuente alimentaria disponible en la tierra. En las especies con metamorfosis holometabólica, las larvas poseen cuerpos similares a los gusanos; la mayoría se alimentan de depósitos de alimento, aunque algunos lo hacen de hojas. Los adultos son predadores o parásitos de tejidos de plantas o animales. Puesto que hay tantos insectos que se alimentan de líquidos o tejidos de plantas, la diversificación de los insectos está muy correlacionada con la diversificación de las plantas terrestres. Los insectos predadores suelen alimentarse de otros insectos; los insectos parasitarios suelen someter a otros artrópodos o mamíferos.

Desplazamiento Los insectos utilizan sus patas para caminar, correr o nadar o utilizan sus alas para volar. Cuando los insectos caminan o corren, la secuencia de movimientos suele hacer que tres de sus seis patas mantengan el contacto con la tierra en todo momento.

Reproducción Los sexos de los insectos son independientes. El apareamiento suele producirse mediante copulación directa, en la que el macho introduce un órgano de transferencia de esperma en la hembra. La mayoría de las hembras ponen huevos, pero en unas cuantas especies los huevos se retienen hasta la eclosión. Muchas especies también son capaces de reproducirse asexualmente, a través de la producción de huevos sin fertilizar mediante mitosis. En la gran mayoría de las especies, se produce una metamorfosis completa o incompleta; la metamorfosis completa es la más común.

TABLA **33.1 Principales órdenes de los insectos**

Orden	Nombre común	Cantidad de especies conocidas	Descripción
Coleópteros («alas de vaina»)	Escarabajos	350.000	*Rasgos principales:* las alas córneas anteriores, denominadas élitros, protegen a las alas posteriores membranosas que potencian el vuelo. Durante el vuelo, los élitros se sujetan a los lados y actúan como estabilizadores. *Alimentación:* los adultos son predadores y carroñeros importantes. Las larvas se denominan gusanos y con frecuencia presentan aparatos bucales para masticar. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. *Notas:* linaje con más especies del árbol de la vida. Varían de 0,25 mm a 10 cm de longitud. Los escarabajos eran muy valorados en el antiguo Egipto.
Lepidópteros («alas escamosas») © Gustav W. Verderber	Mariposas, polillas	180.000	*Rasgos principales:* las alas están cubiertas de diminutas escamas a menudo coloridas. Las alas anteriores y las alas posteriores se enganchan entre sí y se mueven como una sola. *Alimentación:* las larvas suelen tener un aparato bucal que mastica y se alimentan de depósitos de alimento vegetal o de masas de alimento; con frecuencia, los adultos se alimentan de néctar. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. *Notas:* algunas especies migran largas distancias.
Dípteros («dos alas»)	Moscas (incluidos los mosquitos, jejenes, zancudos)	120.000	*Rasgos principales:* las alas posteriores reducidas, denominadas halteres, actúan como estabilizadores durante el vuelo. *Alimentación:* los adultos suelen alimentarse de líquido; con frecuencia, las larvas son parasitarias. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. *Notas:* las primeras moscas del registro fósil aparecieron hace 225 millones de años.
Himenópteros («alas membranosas»)	Hormigas, abejas, avispas	115.000	*Rasgos principales:* las alas anteriores y posteriores membranosas se cierran a la vez con diminutos ganchos, de modo que actúan como una sola ala durante el vuelo. Poseen antenas como palos. *Alimentación:* la mayoría de las hormigas se alimentan de materiales vegetales; la mayoría de las abejas de alimentan de néctar; las avispas son predadoras y con frecuencia tienen larvas parasitarias. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. Los machos son haploides (eclosionan de huevos sin fertilizar) y las hembras son diploides (eclosionan de huevos fertilizados). Las hembras depositan los huevos con un ovipositor, que en algunas especies se modifica en un aguijón utilizado para la defensa. Con frecuencia, las larvas son alimentadas y protegidas por los adultos. *Notas:* la mayoría de las especies viven en colonias, y muchas son «eusociales», lo que significa que algunos individuos de la colonia ayudan a criar a la descendencia de la reina, pero nunca se reproducen entre ellos.

(Continúa en la página siguiente)

TABLA **33.1** **Principales órdenes de los insectos** *(continuación)*

Orden	Nombre común	Cantidad de especies conocidas	Descripción
Hemípteros («alas diferentes») 	Bichos (incluidos los saltahojas, áfidos, cigarras, insectos escamosos)	85.000	*Rasgos principales:* poseen una ala anterior densa con una punta membranosa; aparato bucal modificado para perforar y succionar. *Alimentación:* la mayoría succionan los jugos de las plantas, pero algunos son predadores. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. *Notas:* su longitud varía de 1 mm a 11 cm.
Ortópteros («alas rectas») 	Saltamontes, grillos	20.000	*Rasgos principales:* las patas posteriores grandes y musculares potencian el movimiento mediante saltos. *Alimentación:* la mayoría poseen un aparato bucal masticador y se alimentan de hojas. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis incompleta. En muchas especies, los machos cantan de forma característica para atraer a las hembras. *Notas:* su longitud varía de 5 mm a 11,5 cm.
Tricópteros («alas peludas») 	Fríganos	12.000	*Rasgos principales:* las alas están cubiertas de pelos diminutos. *Alimentación:* los adultos carecen de aparato bucal y no se alimentan; todas las larvas son acuáticas y se alimentan de detritos. La mayoría de las larvas forman una carcasa protectora de piedras y ramas diminutas. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. *Notas:* las larvas y los adultos son importantes fuentes alimentarias para los peces.
Odonatos («dientes») 	Libélulas, caballitos del diablo	6.500	*Rasgos principales:* cuatro alas membranosas y abdómenes largos y finos. *Alimentación:* las larvas y los adultos son predadores, con frecuencia se alimentan de moscas. La raíz odon- de su nombre hace referencia a las fuertes estructuras similares a dientes de su mandíbula. *Reproducción:* todos experimentan una metamorfosis completa. *Notas:* cazan utilizando la vista y poseen antenas reducidas (utilizadas para tocar y oler), pero enormes ojos con hasta 28.000 lentes.

Artrópodos > Crustáceos (gambas, langostas, cangrejos, percebes, isópodos, copépodos)

Las 67.000 especies de **crustáceos** que se han identificado hasta la fecha viven principalmente en medios marinos y de agua dulce. Sin embargo, unas cuantas especies de cangrejos y algunos isópodos son terrestres. (Los isópodos terrestres se conocen como cochinillas). Los crustáceos son comunes en aguas superficiales, donde son importantes consumidores. También son importantes animales de pasto y predadores en medios bénticos de aguas superficiales.

El cuerpo segmentado de la mayoría de los crustáceos se divide en dos regiones distintas: (1) el cefalotórax, que combina la cabeza y el tórax, y (2) el abdomen. Muchos crustáceos poseen un **carapacho,** una sección del exoesqueleto parecida a una placa que cubre y protege el cefalotórax (**Figura 33.24a**). Se trata del único tipo de artrópodo con dos pares de antenas y posee unos sofisticados ojos compuestos, normalmente montados en pedúnculos (**Figura 33.24b**). Los crustáceos y los trilobites fueron los primeros artrópodos que aparecieron en el registro fósil.

Alimentación La mayoría de los crustáceos poseen entre 4 y 6 pares de aparatos bucales que derivan de apéndices articulados y como grupo utilizan todo tipo de estrategias de alimentación conocidas. Los percebes (**Figura 33.24c**) y muchas gambas se alimentan de partículas en suspensión y utilizan estructuras plumosas ubicadas en los apéndices de la cabeza o del cuerpo para capturar a las presas que se acercan. Los cangrejos y las langostas son cazadores activos, herbívoros y carroñeros. Normalmente poseen un par de partes bucales denominadas **mandíbulas** que muerden o mastican. Los individuos capturan y retienen su fuente alimentaria con las garras u otros tipos de apéndices de alimentación cerca de su boca y, a continuación, utilizan sus mandíbulas para triturar los alimentos en pequeños trozos que puedan ingerirse. Como herbívoros o detritívoros, muchas especies de crustáceos dependen de las algas para alimentarse.

Desplazamiento Las extremidades de los crustáceos son muy diversas: las especies poseen muchos pares de extremidades y es común que posean más de un tipo. Las estructuras de las extremidades en los crustáceos incluyen formas de pala utilizadas para nadar, estructuras plumosas utilizadas para capturar el alimento suspendido en el agua y apéndices articulados que posibilitan sofisticados movimientos de marcha y carrera. Los percebes son uno de los pocos tipos de crustáceos sésiles. Los percebes adultos cimentan su cabeza a una roca o a otro sustrato duro, secretan una concha protectora de carbonato cálcico y utilizan sus patas para capturar partículas alimentarias y transferirlas a la boca.

Reproducción La mayoría de los crustáceos son machos o hembras y lo habitual en ellos es la reproducción sexual. La fertilización suele ser interna y los huevos suele retenerlos la hembra hasta la eclosión. La mayor parte de los crustáceos atraviesan varias fases larvarias diferentes; muchas especies incluyen una fase larvaria denominada **nauplio,** que suele ser planctónica. Un nauplio posee un solo ojo y apéndices que se desarrollan en los dos pares de antenas y las partes bucales del adulto.

(a) Langosta de alta mar. *Enoplometopus occidentalis*

(b) Percebe rojo. Especie *Tetraclita*

(c) Cangrejo violinista. *Uca vocans*

FIGURA 33.24 La mayoría de los crustáceos son acuáticos.

EJERCICIO Rodea el cefalotórax de la langosta (cabeza y tórax combinados).

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las filogenias moleculares presentan la hipótesis de que los protóstomos son un grupo monofilético dividido en dos subgrupos principales: los lofotrocozoos (Lophotrochozoa) y los ecdisozoos (Ecdysozoa).

Los protóstomos constan de unos 20 filos y se identificaron originalmente porque sus embriones experimentan un desarrollo temprano similar. Sin embargo, los biólogos no reconocieron la existencia de los lofotrocozoos y de los ecdisozoos hasta hace muy poco. Algunos filos de los lofotrocozoos poseen características estructuras alimentarias denominadas lofóforos y muchos poseen un tipo particular de larvas denominadas trocóforas. Las especies de ecdisozoos crecen mediante mudas, lo que significa que abandonan su antigua envoltura externa y forman una nueva y más grande.

Deberías ser capaz de explicar las relaciones filogenéticas entre los tres linajes principales de bilaterales y de indicar el origen del crecimiento mediante mudas y las larvas trocóforas, así como los patrones de desarrollo de los protóstomos y los deuteróstomos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Protostome Diversity

Aunque los individuos de muchos filos de protóstomos carecen de extremidades, y viven en sedimentos marinos, los linajes más diversos y ricos en especies (moluscos y artrópodos) poseen planes corporales con una serie de características complejas y distintivas. Los moluscos y los artrópodos habitan en una gran variedad de medios.

Todos los protóstomos son triploblásticos y bilateralmente simétricos, pero la naturaleza de la cavidad corporal es variable. Los filos de especies de protóstomos similares a los gusanos poseen celomas bien desarrollados que proporcionan un esqueleto hidrostático utilizado en la locomoción. Sin embargo, los gusanos planos carecen de celoma y tanto los nematodos como los rotíferos desarrollaron un pseudoceloma de forma independiente. El celoma también es muy reducido o inexistente en los linajes de los moluscos y artrópodos, aunque poseen una cavidad corporal. El cuerpo de los moluscos está formado por un pie muscular, una masa visceral de órganos y un manto protector. El cuerpo de los artrópodos está segmentado, se divide en regiones especializadas como la cabeza, el tórax y el abdomen de los insectos, y está protegido por un exoesqueleto de quitina.

Deberías ser capaz de explicar el motivo por el que los gusanos planos carecen de celoma y por qué los artrópodos poseen un celoma increíblemente reducido.

Eventos clave provocaron la diversificación de los protóstomos, incluidos varios linajes que pasaron de vivir en el agua a vivir en la tierra, la diversificación de apéndices y aparatos bucales y la evolución de la metamorfosis tanto de las formas marinas como de las formas terrestres.

La transición a la vida en la tierra se produjo varias veces de forma independiente a lo largo de la evolución de los protóstomos. Resultó más sencillo gracias a las conchas herméticas y exoesqueletos, así como a la capacidad de trasladarse a zonas húmedas. La diversificación de los apéndices y aparatos bucales proporcionó a los protóstomos la capacidad de desplazarse y encontrar alimento de formas innovadoras. La evolución de una fase larvaria fue significativa, porque permitió que las crías de las especies sésiles se dispersasen a nuevos hábitats y porque permitió que los jóvenes y adultos encontrasen alimento de distintas formas.

Deberías ser capaz de sugerir hipótesis para explicar la razón por la que la metamorfosis puede resultar ventajosa en los medios terrestres y marinos.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Por qué es lógico que los moluscos posean un celoma increíblemente reducido o que carezcan de él por completo?
   a. Evolucionaron a partir de los gusanos planos, que también carecen de celoma.
   b. Se trata de los protóstomos más avanzados de todos.
   c. Sus cuerpos están encerrados por un manto, que puede secretar una concha o no.
   d. Poseen un pie muscular y una masa visceral que completa las funciones de un celoma.
2. ¿Qué característica(s) distingue(n) a la mayoría de los filos de especies de protóstomos parecidas a los gusanos entre sí?
   a. Varían su aparato bucal y sus métodos de alimentación.
   b. Difieren sus modos de locomoción: escarban, nadan, se arrastran o caminan.
   c. La metamorfosis puede ser inexistente, incompleta o completa.
   d. Poseen un celoma bien desarrollado y un plan corporal de un tubo dentro de otro.
3. ¿Qué función tiene el exoesqueleto de los artrópodos?
   a. Puesto que las partes duras se fosilizan más fácilmente que los tejidos blandos, la presencia de un exoesqueleto ha proporcionado a los artrópodos un buen registro fósil.
   b. No tiene una función bien establecida. (Los trilobites poseían un exoesqueleto y se extinguieron).
   c. Proporciona protección y funciones de locomoción.
   d. Posibilita el crecimiento mediante mudas.
4. ¿Por qué es lógico que los platelmintos posean cuerpos aplanados?
   a. Tienen cuerpos simples y evolucionaron temprano en la diversificación de los protóstomos.
   b. Carecen de celoma, así que su cuerpo no puede formar un diseño de un tubo dentro de otro.
   c. Un cuerpo plano ofrece un área superficial para el intercambio gaseoso, que compensa su carencia de órganos para este.
   d. Son predadores que se ocultan y esperan el paso de alguna presa aplanándose contra el sustrato.

5. En cuanto al número de especies, número de individuos y duración en el registro fósil, ¿cuál de los siguientes filos de animales similares a los gusanos ha tenido más éxito? Según las hipótesis, ¿qué función parece ser la responsable de este éxito?
   a. Anélidos (un plan corporal segmentado).
   b. Platelmintos (simetría bilateral, pero acelomados).
   c. Foronídeos (un lofóforo sirve de aparato alimentario).
   d. Equiuros (una probóscide estriada se utiliza para alimentarse de partículas en suspensión).

6. ¿Qué filo de los protóstomos se distingue por presentar segmentos corporales organizados en regiones diferenciadas?
   a. Los moluscos.
   b. Los artrópodos.
   c. Los anélidos.
   d. Los nematodos.

Respuestas: 1. d; 2. a; 3. c; 4. c; 5. a; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe los rasgos que distinguen a los lofotrocozoos y ecdisozoos. Describe los rasgos que son comunes en ambos grupos.
2. Define un plan corporal segmentado. ¿La segmentación evolucionó una o varias veces durante la evolución de los protóstomos? Justifica tu respuesta.
3. La naturaleza del celoma cambió drásticamente a lo largo de la evolución de los protóstomos. Describe la estructura y función del celoma en los nematodos, rotíferos y en los filos de protóstomos similares a los gusanos aparte de los gusanos planos.
4. Compara y contrasta la función de la metamorfosis en el ciclo vital de un protóstomo marino y sedentario, como la almeja, y de un protóstomo terrestre y activo, como una mariposa.
5. Explica el motivo por el que la evolución del exoesqueleto y de las extremidades articulados fue tan importante incluso en la evolución de los artrópodos.
6. El texto afirma que la diversificación de los protóstomos fue conducida en gran medida por la diversificación de la estructura del aparato bucal y las estrategias de alimentación. Teniendo en cuenta únicamente los filos de organismos similares a los gusanos, da un ejemplo de este patrón.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Recuerda que el filo de los platelmintos incluye tres grupos principales: los turbelarios de vida libre, los cestodos parasitarios y los trematodos parasitarios. Dada la gran sencillez morfológica de los parasitos, los investigadores sugieren que derivan de formas de vida libre más complejas. Describe una filogenia de platelmintos que apoye las hipótesis de que los gusanos planos ancestrales eran organismos de vida libre morfológicamente complejos y que el parasitismo es una derivación.
2. Los braquiópodos son un filo de los lofotrocozoos. A pesar de no estar muy relacionados con los moluscos, los braquiópodos parecen moluscos bivalvos (almejas o mejillones) y actúan como ellos. En realidad, los braquiópodos se alimentan de partículas en suspensión, viven en dos conchas de carbonato cálcico unidas por una especie de bisagra en el caso de algunas especies y se enganchan a las rocas o a otras superficies duras del fondo oceánico. ¿Cómo es posible que los braquiópodos y bivalvos sean tan parecidos si no comparten ningún ancestro común reciente?
3. Los moluscos incluyen un grupo de unas 370 especies similares a los gusanos denominado Aplacophora. Aunque los aplacóforos carecen de concha, su cutícula secreta escamas o espinas de carbonato cálcico. Carecen de un pie bien desarrollado y algunas especies poseen una rádula simple.
   - Prevé en qué lugar del árbol filogenético de los moluscos relativo a los bivalvos, los gasterópodos, los quitones y los cefalópodos se encuentran los aplacóforos. Explica tu razonamiento.
   - Prevé dónde viven los aplacóforos y cómo se mueven. Explica tu razonamiento.
4. Ten en cuenta que: (a) los primeros artrópodos que aparecieron en el registro fósil fueron los crustáceos marinos y los trilobites, (b) los insectos terrestres aparecieron relativamente tarde en la evolución de los artrópodos, (c) el grupo de los crustáceos denominados isópodos incluye formas acuáticas y terrestres, (d) los miriápodos son estrictamente terrestres, y (e) los análisis de los datos de la secuencia de DNA sugieren que los crustáceos y los insectos están muy relacionados. Según estas observaciones, ¿estás de acuerdo con la hipótesis de que los artrópodos realizaran la transición del medio acuático al terrestre más de una vez? Explica tu razonamiento.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Animales deuteróstomos

34

En la mayoría de los hábitats, los «predadores principales», es decir, los animales que cazan a otros animales y que no son presa de ningún otro grupo, son deuteróstomos.

CONCEPTOS CLAVE

- Los linajes de deuteróstomos con mayor número de especies son los equinodermos y los grupos de vertebrados denominados peces óseos y los tetrápodos.
- Los equinodermos y los vertebrados poseen planes corporales únicos. Los equinodermos son radialmente simétricos en su fase adulta y poseen un sistema vascular hidráulico. Todos los vertebrados tienen un cráneo y un endoesqueleto extensible de hueso o cartílago.
- La diversificación de los equinodermos se produjo por la evolución de apéndices denominados podios; la diversificación de los vertebrados se produjo por la evolución de la mandíbula y las extremidades.
- Los seres humanos son una diminuta ramita dentro del árbol de la vida. Los chimpancés y los seres humanos divergieron de un ancestro común que vivió en África hace 6 ó 7 millones de años. Desde entonces, han existido al menos 14 especies similares a los seres humanos.

Los **deuteróstomos** incluyen a los animales con el cuerpo más largo y a algunos de los más complejos morfológicamente. Varían desde estrellas de mar que se aferran a los pilotes de los muelles, hasta los peces que entran y salen de los arrecifes de coral o los ñúes que cruzan las llanuras del Serengueti de África oriental.

Los biólogos se ven atraídos por los deuteróstomos en parte debido a su importancia en los sistemas natural y humano. Puede que los deuteróstomos no sean tan numerosos como los insectos y otros protóstomos, pero actúan como predadores y herbívoros clave en la mayoría de los hábitats marinos y terrestres. Si dibujas una cadena alimentaria que trace el flujo de energía desde las algas o plantas hasta varios niveles de consumidores (véase Capítulo 30), los deuteróstomos se encuentran casi siempre al principio de la cadena. Además, los seres humanos confiamos en los deuteróstomos (especialmente en los **vertebrados,** o animales con columna vertebral) para obtener alimento y energía. El pescado y el ganado domesticado son fuentes de proteínas fundamentales en la mayoría de las culturas y, en la mayoría de los países en desarrollo, la agricultura aún se basa en la energía que generan los bueyes, los caballos, los carabaos o las mulas. En los países industrializados, millones de personas observan las aves, planifican vacaciones para ir a ver a los grandes mamíferos en parques nacionales o tienen vertebrados como mascotas. Los seres humanos somos deuteróstomos, tenemos un especial interés en nuestros parientes más cercanos y sentimos un cariño especial por ellos.

Para introducir a este grupo clave, empecemos con una descripción general de los rasgos morfológicos que distinguen a los principales linajes de deuteróstomos y continuemos pro-

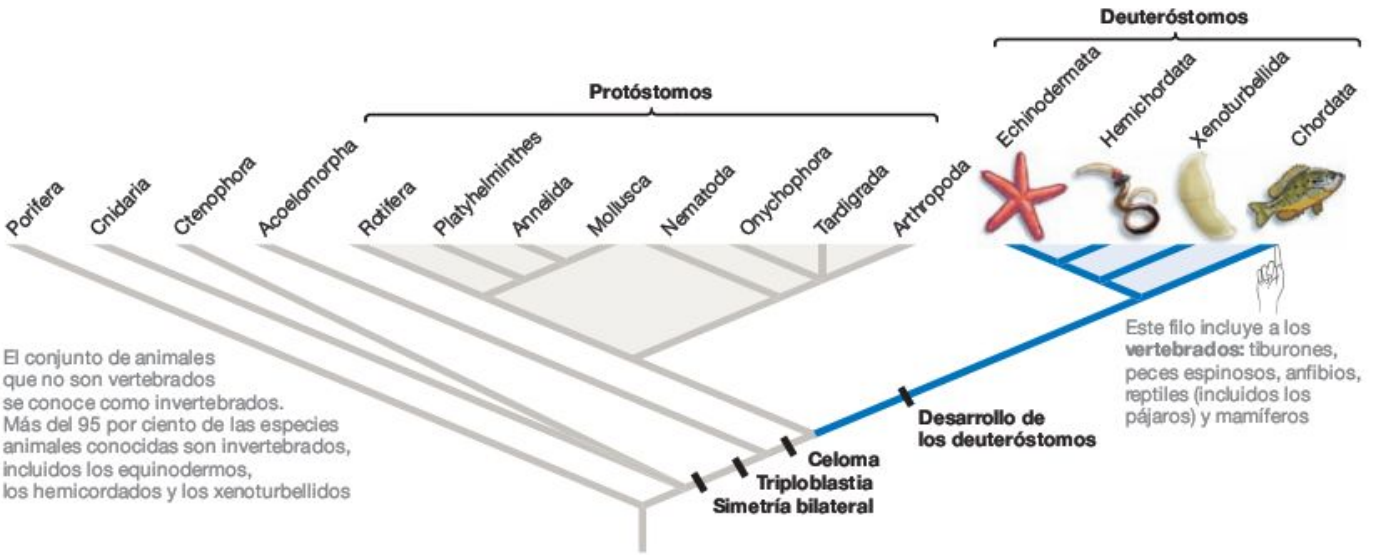


FIGURA 34.1 Hay cuatro filos de deuteróstomos. Los deuteróstomos incluyen los filos Echinodermata, Hemichordata, Xenoturbellida y Chordata. Los vertebrados son un subfilo de cordados.

PREGUNTA ¿Los invertebrados son un grupo monofilético o parafilético?

fundizando en las relaciones filogenéticas que existen entre los principales grupos de vertebrados, así como en las innovaciones evolutivas que produjo su diversificación. Tras resumir las características clave de los linajes de deuteróstomos, el capítulo concluye con una introducción a la evolución humana.

34.1 Evolución de los deuteróstomos

La mayoría de los biólogos reconocen únicamente cuatro filos de deuteróstomos: Echinodermata, Hemichordata, Xenoturbellida y Chordata (**Figura 34.1**). Los equinodermos incluyen a las estrellas y erizos de mar. Los hemicordados, o «gusanos bellota», seguramente no te resultarán familiares; estos escarban en las arenas o lodos marinos y se alimentan de partículas depositadas o en suspensión. Un género solitario con dos especies similares a los gusanos, denominado *Xenoturbella*, se reconoció como un filo característico en 2006. Los cordados incluyen a los vertebrados. Por su parte, los vertebrados incluyen a los tiburones, los peces espinosos, los anfibios, los reptiles (incluidos los pájaros) y los mamíferos. Los animales que no son vertebrados se conocen en conjunto como **invertebrados.** Los equinodermos, hemicordados y *Xenoturbella* se consideran invertebrados, incluso aunque sean deuteróstomos.

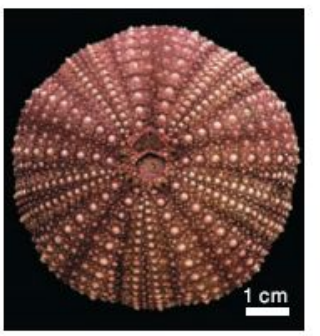
Inicialmente, los deuteróstomos se agruparon juntos porque todos presentaban un desarrollo embrionario temprano de un modo parecido. Cuando las ballenas jorobadas, los erizos de mar o los seres humanos empiezan a crecer, la segmentación es radial, el intestino empieza a desarrollarse desde su parte posterior hasta su parte anterior, es decir, el ano se forma en primer lugar y la boca después, y se desarrolla un celoma (si existe) a partir de partes salientes del mesodermo (véase Capítulo 32).

Aunque los deuteróstomos comparten importantes rasgos del desarrollo embrionario, sus planes corporales adultos y sus métodos de alimentación, modos de locomoción y medios de reproducción son muy diversos. Exploremos cuáles son los animales deuteróstomos y cómo se diversificaron, empezando por los rasgos morfológicos que distinguen a los equinodermos, los cordados y los vertebrados.

¿Qué es un equinodermo?

Todos los deuteróstomos se consideran bilaterales porque evolucionaron a partir de un ancestro que era bilateralmente simétrico (véase Capítulo 32). Sin embargo, pronto se produjo un evento destacable en la evolución de los equinodermos: el origen de un único tipo de simetría radial. Los **equinodermos**

(a) Los equinodermos adultos son radialmente simétricos.

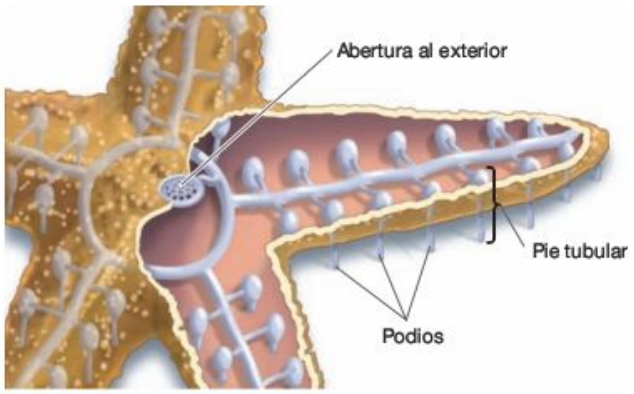


(b) Las larvas de los equinodermos son bilateralmente simétricas.

FIGURA 34.2 La simetría corporal difiere entre los equinodermos adultos y larvarios. (a) El esqueleto de un adulto y **(b)** la larva del erizo marino *Strongylocentrotus franciscanus*. Las larvas bilateralmente simétricas se metamorfosean y emergen como adultos radialmente simétricos.

PREGUNTA ¿Por qué los equinodermos se consideran miembros del linaje denominado bilaterales (animales bilateralmente simétricos)?

(a) Los equinodermos poseen un sistema vascular hidráulico.



(b) Los podios se proyectan desde el interior del cuerpo.

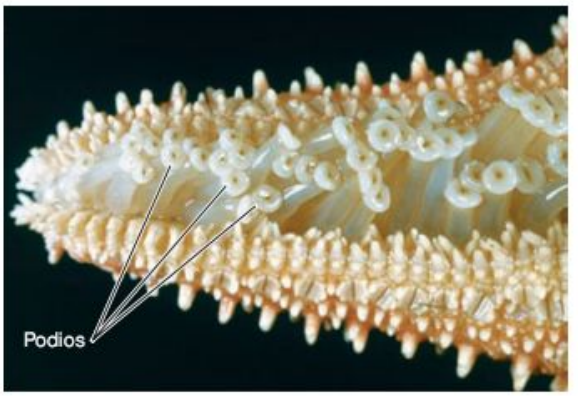


FIGURA 34.3 Los equinodermos poseen un sistema vascular hidráulico. (a) El sistema vascular hidráulico es una serie de tubos y depósitos que se irradian por todo el cuerpo para formar un sofisticado esqueleto hidrostático. **(b)** Los podios ayudan al movimiento porque se extienden desde el cuerpo y pueden agarrarse al sustrato y liberarse de este.

EJERCICIO Los equinodermos poseen un endoesqueleto justo debajo de la piel, que funciona como protección. Señálalo en el apartado (a).

adultos poseen cuerpos con una simetría radial de cinco lados, denominada simetría pentarradial (**Figura 34.2a**), incluso aunque tanto sus larvas como sus ancestros son bilateralmente simétricos (**Figura 34.2b**).

Recuerda del Capítulo 32 que los animales radialmente simétricos no poseen las regiones posterior y de la cabeza bien desarrolladas. Como resultado, tienden a interaccionar con el entorno en todas las direcciones de inmediato en vez de enfrentarse al entorno en una dirección. Si los equinodermos adultos son capaces de moverse, tienden a hacerlo por igual en todas las direcciones y no solo hacia delante.

El otro evento destacable en la evolución de los equinodermos fue el origen de una característica morfológica única: una serie de cámaras y tubos ramificados y llenos de líquido denominados **sistema vascular hidráulico** (**Figura 34.3a**). Uno de los tubos se abre al exterior, donde se une a la pared corporal, de modo que el agua del mar puede salir del sistema y entrar en él. Dentro, los líquidos se mueven mediante la sacudida de los cilios que rodean el interior de los tubos y las cámaras. En efecto, el sistema vascular hidráulico forma un sofisticado esqueleto hidrostático.

La Figura 34.3a resalta una parte particularmente importante del sistema denominada pie tubular. Los **pies tubulares** son estructuras alargadas llenas de líquido. Los **podios** (literalmente, «pies») son secciones de los pies tubulares que se proyectan hacia fuera del cuerpo (**Figura 34.3b**) y entran en contacto con el sustrato. A medida que los podios se extienden y se contraen de forma coordinada a lo largo de la base de un equinodermo, van agarrándose al sustrato y soltándose de este alternativamente. Como resultado, el individuo se mueve.

Otra característica notable del cuerpo de los equinodermos es su **endoesqueleto,** que es una estructura dura de soporte ubicada justo dentro de una fina capa de tejido epidérmico. (La estructura de la Figura 34.2a es un endoesqueleto). A medida que se desarrolla un individuo, las células secretan placas de carbonato cálcico dentro de la piel. Según las especies involucradas, puede que las placas permanezcan independientes y formen una estructura flexible o se fundan en una carcasa rígida. Junto con la simetría radial y el sistema vascular hidráulico, este tipo de endoesqueleto es una sinapomorfia, un rasgo que identifica a los equinodermos como un grupo monofilético. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de indicar el origen de la simetría pentarradial en los adultos, el sistema vascular hidráulico y el endoesqueleto de los equinodermos de la Figura 34.1.

Hay otros dos filos que forman un grupo monofilético con los equinodermos: Xenoturbellida y Hemichordata. Los xenoturbellidos («gusanos planos peculiares») poseen planes corporales muy simples y similares a los de los gusanos. Carecen de intestino, celoma o cerebro, y se alimentan absorbiendo nutrientes de los sedimentos acuáticos. Los hemicordados deben su nombre («semicordados») a una característica inusual que se encuentra en los cordados: aberturas en la garganta denominadas **hendiduras branquiales faríngeas.** Los hemicordados son suspensívoros y viven enterrados en hábitats turbios del fondo oceánico. Como se muestra en la **Figura 34.4,** sus hendiduras branquiales faríngeas funcionan en la alimentación y en el intercambio gaseoso. El agua entra por la boca, fluye por las estructuras donde se extraen oxígeno y partículas alimentarias y sale por las hendiduras branquiales faríngeas. Sin embargo,

FIGURA 34.4 Los hemicordados se alimentan de partículas en suspensión a través de las hendiduras branquiales faríngeas. Los hemicordados, también conocidos como gusanos bellota, excavan en lodos marinos y son suspensívoros.

no forman parte del filo de los cordados, porque carecen de varias características definitorias que comparten los cordados.

Si comprendes este punto, deberías ser capaz de indicar dos eventos de la Figura 34.1: el origen de las hendiduras branquiales faríngeas observadas en los hemicordados y en los cordados; y la pérdida de las hendiduras branquiales faríngeas en los equinodermos y *Xenoturbella*.

¿Qué es un cordado?

Los **cordados** se definen por la presencia de cuatro características morfológicas: (1) las hendiduras branquiales faríngeas; (2) una barra de soporte rígida pero flexible denominada **notocorda,** que recorre el cuerpo; (3) un grupo de células nerviosas que recorren el cuerpo y forman una **cuerda nerviosa** dorsal hueca y (4) una cola muscular postanal, es decir, una cola que contiene músculo y se extiende más allá del ano.

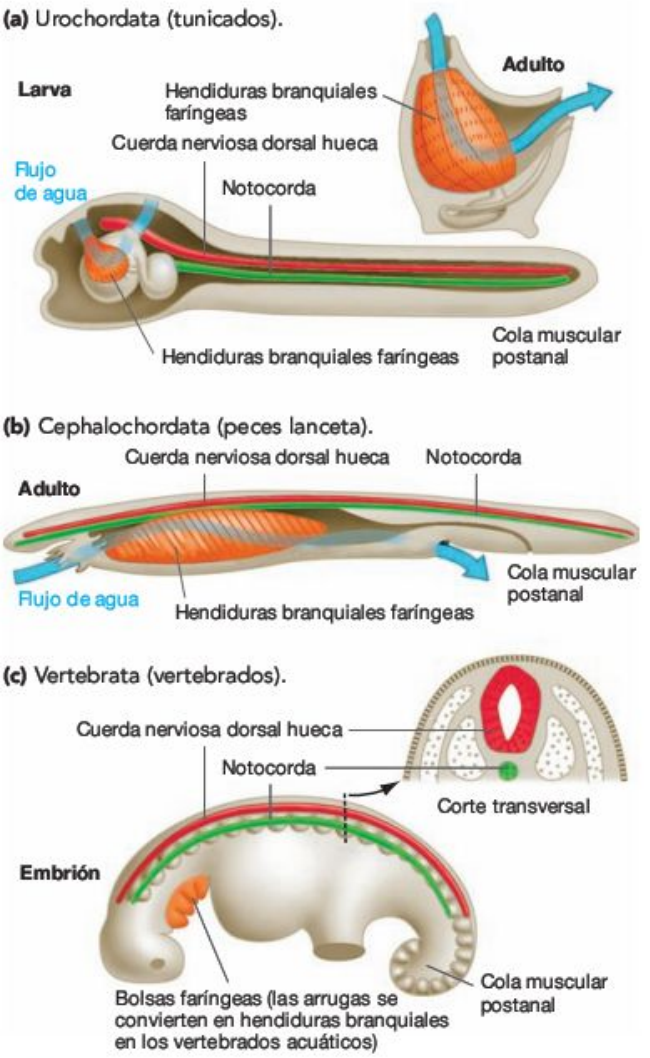


FIGURA 34.5 Cuatro rasgos distinguen a los cordados. En los cordados, tanto las larvas como los adultos poseen notocordas y colas musculares además de hendiduras branquiales faríngeas y cuerdas nerviosas dorsales huecas. Los tres linajes principales de los cordados son **(a)** los tunicados, **(b)** los peces lanceta y **(c)** los vertebrados.

PREGUNTA En las larvas de los tunicados y de los peces lanceta, ¿cuál es la función de la notocorda y la cola?

El filo de los cordados está formado hasta por tres linajes principales, tradicionalmente denominados subfilos: los (1) urocordados, (2) los cefalocordados y (3) los vertebrados. Las cuatro características definitorias de los cordados (hendiduras branquiales faríngeas, notocordas, cuerdas nerviosas dorsales huecas y colas) se encuentran en estas especies.

- Los **urocordados** también se denominan tunicados. Como muestra la **Figura 34.5a,** las hendiduras branquiales faríngeas se encuentran presentes tanto en las larvas como en los adultos y funcionan para la alimentación y el intercambio gaseoso, al igual que en los hemicordados. No obstante, la notocorda, la cuerda nerviosa dorsal hueca y la cola están presentes solo en las larvas. Puesto que la notocorda refuerza la cola, las contracciones musculares de cada lado de la cola de una larva la sacuden hacia atrás y hacia delante y provocan los movimientos de nado. A medida que las larvas nadan o flotan en las aguas superficiales del océano, se dejan arrastrar a nuevos hábitats donde puede que el alimento sea más abundante.

  Los urocordados subrayan una conclusión fundamental sobre la evolución de los cordados: las cuatro características que distinguen al grupo permitieron la aparición de nuevos tipos de alimentación y movimiento. Los adultos utilizan las hendiduras branquiales faríngeas en la alimentación de partículas en suspensión. La notocorda funciona como un endoesqueleto simple en la larva, mientras que los nervios organizados en la cuerda dorsal estimulan los músculos de la cola que posibilitan los movimientos de nado con eficacia.

- Los **cefalocordados** también se denominan peces lanceta o anfibios; son pequeños, móviles, se alimentan de partículas en suspensión y son algo similares a los peces (**Figura 34.5b**). Los cefalocordados adultos viven en hábitats del fondo oceánico, donde excavan en la arena y se alimentan de partículas en suspensión con la ayuda de sus hendiduras branquiales faríngeas. Los cefalocordados también poseen una notocorda que refuerza sus cuerpos, de modo que las contracciones musculares de cada lado provocan un movimiento como el de los peces cuando nadan durante la dispersión o copulación.

- Los vertebrados (**Figura 34.5c**) incluyen a los tiburones, varios linajes de peces (**Cuadro 34.1,** pág. 744), anfibios, reptiles (incluidos los pájaros) y mamíferos. En los vertebrados, la cuerda nerviosa dorsal hueca está elaborada en la familiar espina dorsal, un grupo de células nerviosas que van del cerebro a la parte posterior del cuerpo. Las estructuras denominadas bolsas faríngeas están presentes en todos los embriones de los vertebrados. En las especies acuáticas, las arrugas entre las bolsas se abren en aberturas branquiales y se desarrollan en parte del órgano principal de intercambio gaseoso; las **branquias.** Sin embargo, en las especies terrestres, las hendiduras branquiales no se desarrollan después de la formación de las bolsas faríngeas. Una notocorda también aparece en todos los embriones de los vertebrados. En vez de funcionar en el soporte corporal y el movimiento, ayuda a organizar el plan corporal. Recuerda del Capítulo 22 que las células de la notocorda secretan proteínas que ayudan a inducir la forma-

ción de **somitas,** que son bloques de tejido segmentados que se forman a lo largo del cuerpo. Aunque la propia notocorda desaparezca, las células de los somitas se diferencian más tarde en las vértebras, las costillas y los músculos esqueléticos de la espalda, la pared corporal y las extremidades. Así, la notocorda es un mero instrumento en el desarrollo del rasgo que dio su nombre a los vertebrados.

¿Qué es un vertebrado?

Los vertebrados son un grupo monofilético que se distingue por dos rasgos: una columna de estructuras óseas o cartilaginosas, denominadas **vértebras,** que se forman a lo largo de los lados dorsales en la mayoría de las especies, y un **cráneo,** una carcasa ósea, cartilaginosa o fibrosa que encierra el cerebro. La columna vertebral es importante, porque protege la espina dorsal. El cráneo es importante porque protege el cerebro y órganos sensoriales, como los ojos.

El cerebro de los vertebrados se desarrolla como una excrecencia de la mayor parte del extremo anterior de la cuerda nerviosa dorsal hueca y es importante para la forma de vida de los vertebrados. Los vertebrados son predadores y herbívoros activos que pueden realizar movimientos dirigidos y rápidos gracias a su endoesqueleto. Los movimientos coordinados son posibles en parte porque los vertebrados poseen un gran cerebro dividido en tres regiones características: (1) un **prosencéfalo,** donde se encuentra el sentido del olfato; (2) un **mesencéfalo,** asociado con la vista y (3) un **rombencéfalo,** responsable del equilibrio y el oído. En los grupos de vertebrados que han evolucionado más recientemente, el prosencéfalo es una gran estructura denominada **cerebro,** y el romebencéfalo consta de regiones hipertrofiadas denominadas **cerebelo** y **bulbo raquídeo.** (La estructura y las funciones del cerebro de los vertebrados se detallan en el Capítulo 45). La evolución de un gran cerebro, protegido por un cráneo duro, fue una innovación clave en la evolución de los vertebrados.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los deuteróstomos incluyen cuatro filos: los equinodermos, hemicordados, xenoturbellidos y cordados.
- En los cordados, los vertebrados son el subfilo más diverso morfológicamente y con mayor cantidad de especies.

Deberías ser capaz de...

1) Trazar un simple árbol filogenético que muestre las relaciones entre los linajes de los equinodermos, hemicordados, cordados y vertebrados.
2) Identificar las innovaciones clave que distinguen a cada uno de estos cuatro grupos.
3) Explicar por qué son importantes cada una de estas innovaciones en la alimentación o el movimiento.

34.2 Evolución de los vertebrados

Los vertebrados han sido el centro de una exhaustiva investigación durante más de 300 años, en parte porque son grandes y llamativos y, en parte, porque incluyen a los seres humanos. Todo este esfuerzo ha dado fruto proporcionando un creciente y profundo entendimiento del modo en que se diversificaron los vertebrados. Observemos los datos del registro fósil relevantes sobre los eventos clave de la evolución de los vertebrados; a continuación, examinaremos la mejor estimación actual sobre las relaciones filogenéticas entre los vertebrados.

Registro fósil de los vertebrados

Tanto los equinodermos como los vertebrados están presentes en los depósitos de Burgess Shale que se formaron durante la explosión del Cámbrico que se produjo hace 542–488 millones de años (véase Capítulo 27). Los fósiles de los vertebrados de estas rocas muestran que los primeros miembros de este linaje vivieron en el océano hace unos 540 millones de años, que poseían cuerpos aerodinámicos y similares a los peces y que parecían tener un cráneo formado por cartílago. El **cartílago** es un tejido duro que consta de células dispersas en una matriz parecida al gel de polisacáridos y fibras de proteína. Varios grupos de los primeros vertebrados poseían endoesqueletos formados por cartílago, al igual que los tiburones y las rayas actuales.

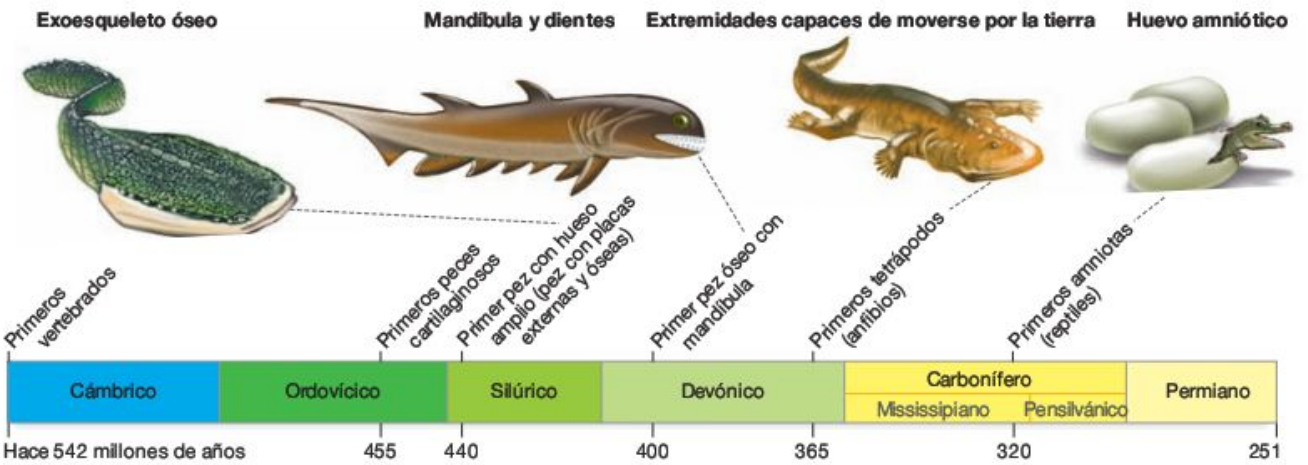


FIGURA 34.6 Línea del tiempo del registro fósil de los vertebrados.

Siguiendo la apariencia de los vertebrados, el registro fósil documenta una serie de innovaciones clave que se produjeron a medida que se diversificaba este linaje (**Figura 34.6**):

- Los vertebrados fósiles de la primera parte del periodo silúrico, hace unos 440 millones de años, son los primeros fósiles que poseen hueso. El **hueso** es un tejido que consta de células y vasos sanguíneos revestidos de una matriz formada principalmente por un compuesto de calcio y fosfato denominado hidroxiapatita, junto con una pequeña cantidad de fibras de proteínas. Cuando el hueso evolucionó al principio, dicha evolución no se produjo en el endoesqueleto. En lugar de eso, el hueso fue depositado en unas placas como escamas que formaron un **exoesqueleto,** es decir, una dura estructura hueca que envuelve al cuerpo. Según la morfología global de los fósiles, los biólogos han deducido que estos animales nadaban gracias a una notocorda y a que respiraban y se alimentaban tragando agua y filtrándola a través de sus hendiduras branquiales faríngeas. Es de suponer que las placas óseas les ayudaban a protegerse de los diversos predadores.
- El primer pez óseo con mandíbula apareció en el registro fósil hace unos 400 millones de años. La evolución de la mandíbula fue significativa porque proporcionó a los vertebrados la capacidad de morder, lo que significa que dejaron de limitar su alimentación a las partículas en suspensión o depositadas. En lugar de eso, se convirtieron en herbívoros o predadores. Poco después, las mandíbulas con dientes aparecen en el registro fósil. Con mandíbulas y dientes, los vertebrados se armaron y se convirtieron en animales peligrosos. El registro fósil muestra que, a continuación, apareció una espectacular expansión de peces con mandíbula, que llenaron los hábitats marinos y de agua dulce.
- El siguiente hito en la evolución de los vertebrados fue la transición al medio terrestre. Los primeros animales que poseían miembros y eran capaces de moverse en la tierra datan de hace unos 365 millones de años. Estos fueron los primeros **tetrápodos** («de cuatro patas»), animales con cuatro miembros (Figura 34.6).
- Unos 20 millones de años después de la aparición de los tetrápodos en el registro fósil, están presentes los primeros

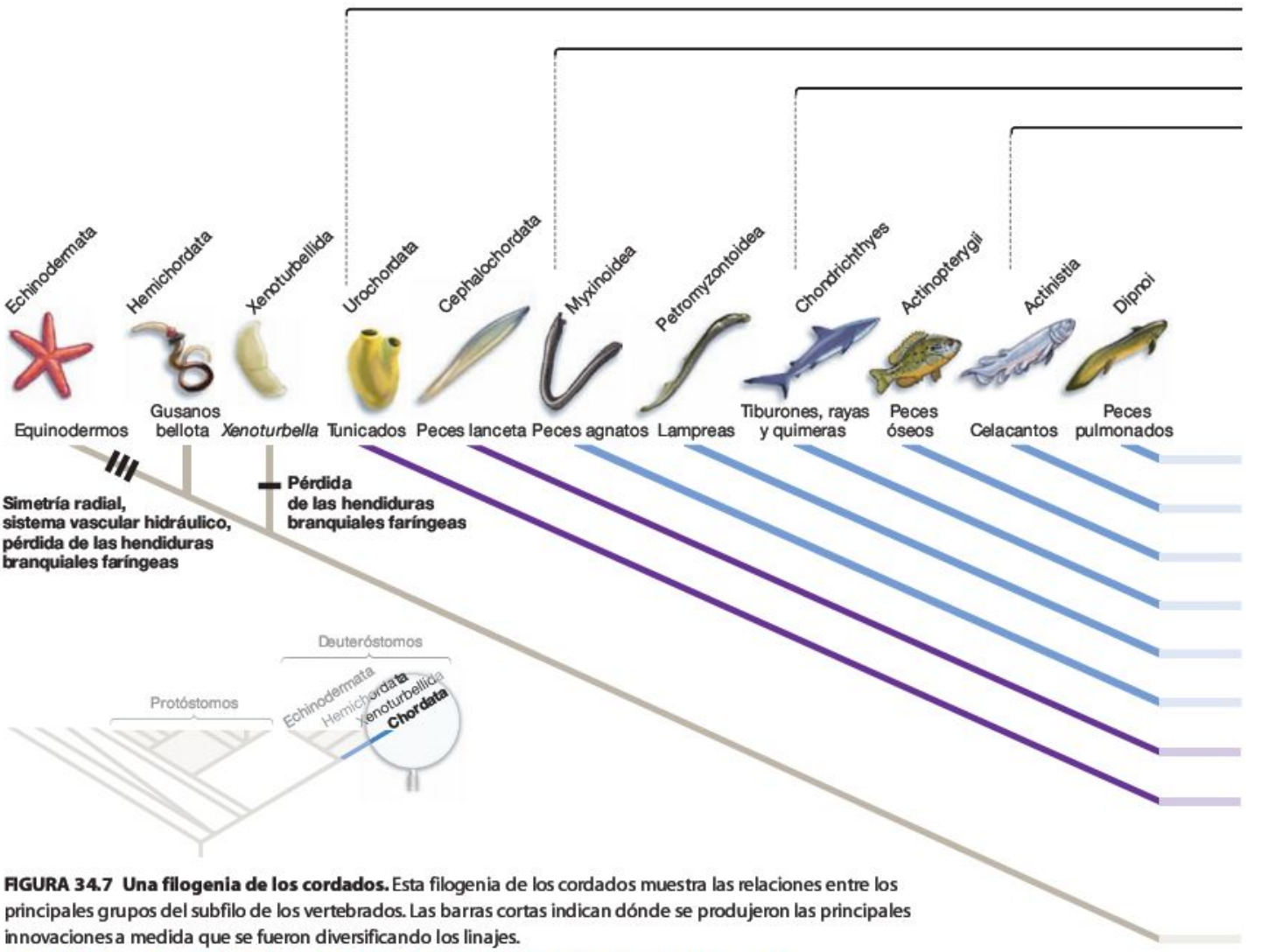


FIGURA 34.7 Una filogenia de los cordados. Esta filogenia de los cordados muestra las relaciones entre los principales grupos del subfilo de los vertebrados. Las barras cortas indican dónde se produjeron las principales innovaciones a medida que se fueron diversificando los linajes.

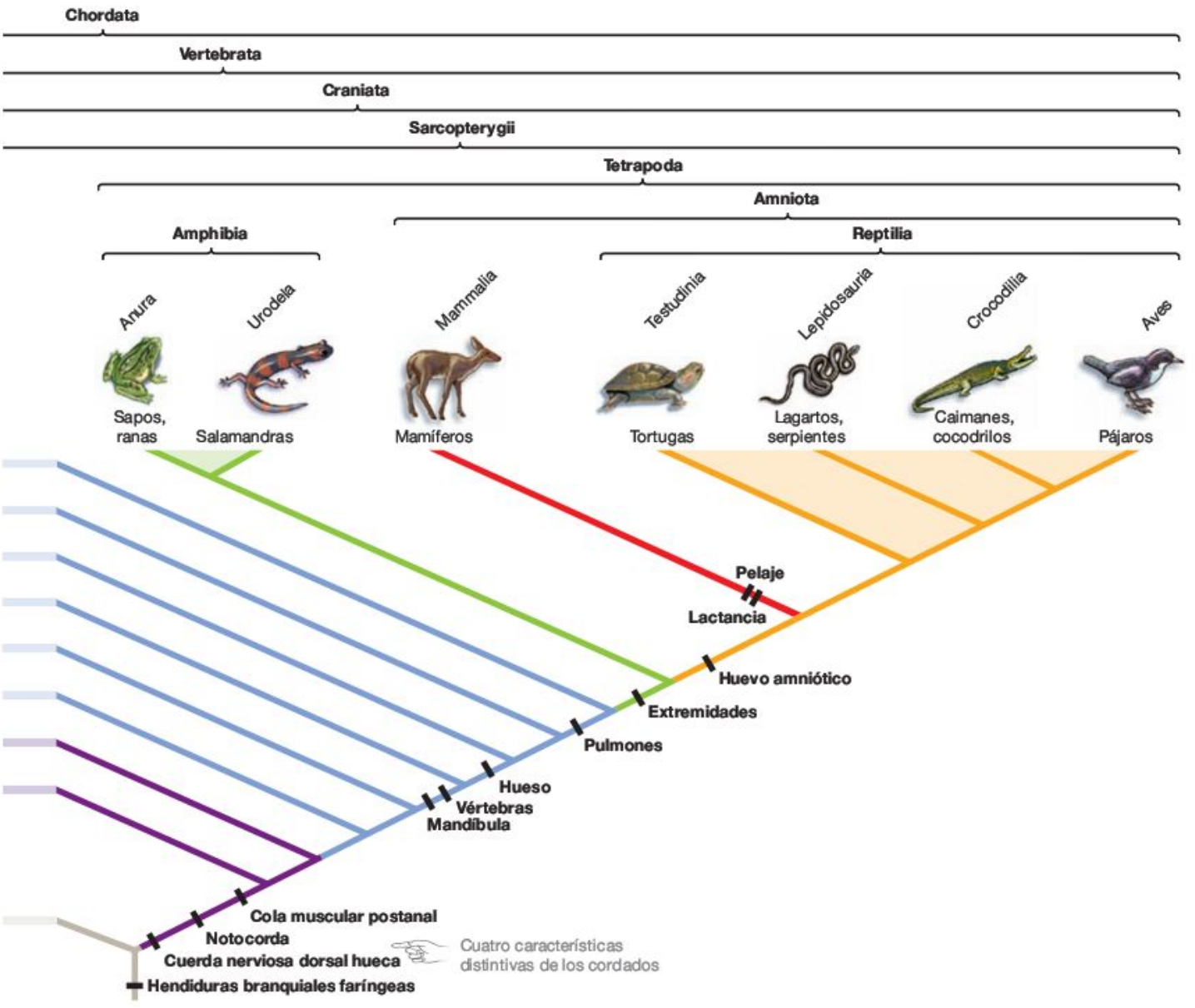
PREGUNTA ¿Qué grupo está más relacionado con los anfibios, los mamíferos o los pájaros?

amniotas. Amniota es un linaje de vertebrados que incluye a todos los tetrápodos aparte de los anfibios. Los **amniotas** deben su nombre a una adaptación clave: el huevo amniótico. Un **huevo amniótico** es un huevo que tiene una cáscara hermética o envoltura que encierra una fuente de alimento rodeada de membrana, una fuente de agua y un depósito de desechos. La evolución del huevo amniótico fue significativa porque proporcionó a los vertebrados la capacidad de reproducirse lejos del agua. Los huevos amnióticos resisten la secación, así que los vertebrados que producen huevos amnióticos no tienen que regresar a los hábitats acuáticos para poner sus huevos.

En resumen, el registro fósil indica que los vertebrados evolucionaron mediante una serie de pasos principales, empezando hace unos 540 millones de años con unos vertebrados cuyo endoesqueleto constaba de una notocorda. Los primeros vertebrados dieron lugar a peces cartilaginosos (tiburones y rayas) y a peces con mandíbulas y esqueletos óseos. Después de que surgieran los tetrápodos y que los anfibios parecidos a las salamandras comenzasen a vivir en la tierra, la evolución del huevo amniótico facilitó la evolución de los primeros vertebrados terrestres auténticos. El registro fósil indica que, a continuación, se produjo una expansión de los reptiles, junto con los animales que dieron paso a los mamíferos. ¿Los árboles filogenéticos estimados a partir de análisis de los datos de secuencias de DNA concuerdan con estas conclusiones o no?

Evaluación de filogenias moleculares

La **Figura 34.7** proporciona un árbol filogenético que resume las relaciones entre los vertebrados, según los datos de las secuencias de DNA. Las barras etiquetadas del árbol indican dónde se produjeron las innovaciones principales. Aunque la filogenia de los deuteróstomos continúa siendo un tema de intenso estudio, los investigadores están cada vez más seguros de que las relaciones descritas en la Figura 34.7 son precisas. El Cuadro 34.1 explica algunas de las implicaciones de este árbol en cuanto al modo en que se denominan los linajes del árbol de la vida.



CUADRO 34.1 ¿Qué es un pez?

En el español común, utilizamos la palabra *pez* para referirnos a casi cualquier vertebrado que viva en el agua y que posea un cuerpo aerodinámico y aletas. No obstante, para un biólogo, decir que un organismo es un pez plantea una pregunta: ¿qué pez?

Como muestran las ramas azules de la Figura 34.7, no hay ningún grupo monofilético que incluya a todos los linajes de peces. En lugar de eso, los organismos «pez» son una serie de grupos monofiléticos independientes. Todos juntos forman lo que los biólogos denominan un **grado;** es decir, una secuencia de linajes que son parafiléticos. Puede que recuerdes del Capítulo 30 que las plantas vasculares sin semillas también forman un grado y son parafiléticas.

En los esquemas de nomenclatura que solo reconocen a los grupos monofiléticos, no hay nada parecido a un pez. En lugar de eso, hay peces sin mandíbula, peces cartilaginosos (tiburones y rayas), peces de aletas lobuladas, peces pulmonados y peces óseos. Cada uno de los grupos monofiléticos de peces se explica más detalladamente en la Sección 34.5.

Si entiendes la diferencia entre un grupo parafilético y uno monofilético, deberías ser capaz de describir la Figura 34.7 si realmente hubiera un grupo monofilético denominado «El pez».

La conclusión global de este árbol es que la secuencia de ramificaciones fue deducida a partir de los datos morfológicos y moleculares correlativos con la secuencia de los grupos de registro fósil. Si empezamos a estudiar el árbol desde su base, queda claro que los familiares vivos más cercanos de los vertebrados son los cefalocordados. La mayoría de los grupos basales de cordados carecen del cráneo y de la columna vertebral que define a los vertebrados; asimismo, los linajes más antiguos de los vertebrados carecen de mandíbulas y esqueletos óseos. Deberías ser capaz de indicar el origen del cráneo de la Figura 34.7.

Para entender lo que sucedió durante la diversificación posterior de los equinodermos y vertebrados, exploremos con más detalle algunas de las innovaciones principales en cuanto a la alimentación, el movimiento y la reproducción.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El registro fósil documenta una serie de innovaciones que se produjeron a medida que se fueron diversificando los vertebrados, incluidos un esqueleto cartilaginoso, hueso, mandíbulas, miembros y un huevo rodeado de una membrana.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar el modo en que cada una de estas innovaciones permitió que los vertebrados se moviesen, encontrasen alimento o se reprodujesen eficazmente.
2) Indicar el origen de cada uno de estos rasgos clave en un árbol filogenético de vertebrados.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Deuterostome Diversity

34.3 ¿Qué sucede en la diversificación de los deuteróstomos?

En cuanto a cantidad de especies y rango de hábitats ocupados, los linajes de deuteróstomos con mayor éxito son los equinodermos (con 7.000 especies con denominación) y los vertebrados (con 54.000 especies conocidas). Los equinodermos se extienden en los hábitats marinos y son abundantes en estos. En algunos medios de aguas profundas, los equinodermos representan el 95 por ciento de la masa total de los organismos. Entre los vertebrados, los linajes más diversos ecológicamente y con mayor cantidad de especies son los peces óseos y los tetrápodos (**Figura 34.8**). Los peces óseos ocupan hábitats que varían desde aguas profundas, que están siempre a oscuras, hasta charcas de aguas superficiales que se secan cada año. Los tetrápodos incluyen a los grandes herbívoros y predadores de los medios terrestres de todo el mundo.

Actualmente, hay unas 7.000 especies de equinodermos, unas 27.000 especies de peces óseos y unas 27.000 especies de tetrápodos. Para entender por qué han tenido tanto éxito estos linajes, es importante reconocer que poseen planes corporales únicos. Recuerda que los equinodermos son radialmente simétricos y que tienen un sistema vascular hidráulico, y que los peces óseos y los tetrápodos poseen un endoesqueleto óseo. Según esto, la situación de los deuteróstomos parece ser similar a la de los protóstomos. Recuerda del Capítulo 33

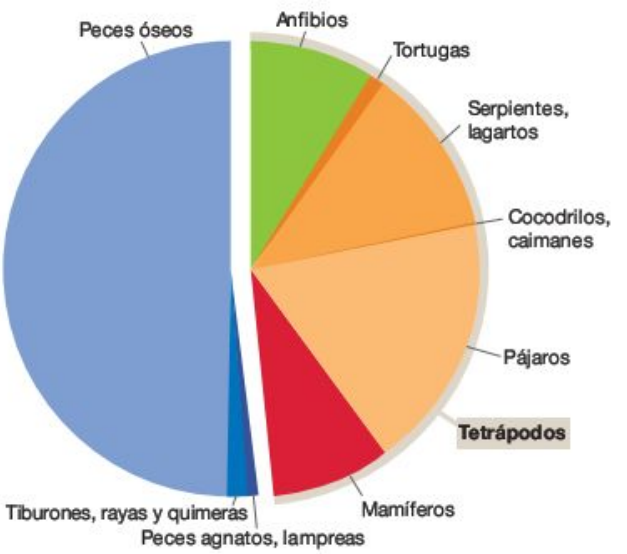


FIGURA 34.8 Abundancia relativa de las especies entre los vertebrados.

que los linajes de protóstomos que más han evolucionado son los artrópodos y los moluscos. Un concepto principal de ese capítulo era que los artrópodos y los moluscos poseen planes corporales únicos entre los protóstomos. Una vez que sus planes corporales característicos se hubieron desarrollado, la evolución mediante la selección natural llevó a una diversificación mayor según originales métodos para alimentarse, moverse y reproducirse.

Alimentación

Los animales se alimentan para vivir y resulta lógico deducir que una de cada cien especies de equinodermos y vertebrados come distintas cosas de diferentes modos. También es lógico deducir que los equinodermos y los vertebrados presenten rasgos que posibiliten diversos modos de alimentación.

Ambas deducciones son correctas. Los equinodermos poseen estrategias alimentarias que son únicas entre los animales marinos. Muchas se basan en el uso de su sistema vascular hidráulico y en los podios. En cambio, los peces óseos y los tetrápodos dependen de su mandíbula.

¿Cómo se alimentan los equinodermos? Según el linaje y las especies en cuestión, los equinodermos se alimentan de partículas en suspensión, alimentos depositados, algas u otros animales. En la mayoría de los casos, los podios de un equinodermo desempeñan una función clave en la obtención de alimento. Por ejemplo, muchas estrellas de mar se alimentan de bivalvos. Las almejas y los mejillones responden a los ataques de las estrellas de mar contrayendo los músculos con los que cierran fuertemente sus conchas. No obstante, sujetando firmemente cada concha con sus podios y tirando, las estrellas de mar pueden abrir a menudo las conchas separándolas unos cuantos milímetros (**Figura 34.9a**). En cuanto se abre una rendija, la estrella de mar extrude su estómago del cuerpo y lo fuerza a pasar por la abertura formada entre las conchas del bivalvo. Al contactar con la masa visceral del bivalvo, el estómago de la estrella de mar secreta enzimas digestivas. A continuación, empieza a absorber las pequeñas moléculas liberadas por la acción enzimática. Más tarde, solo quedan las conchas separadas de la presa.

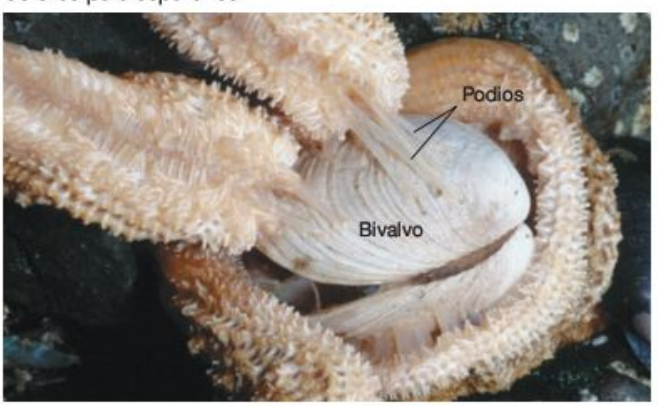
Los podios también están presentes en los equinodermos que se alimentan de partículas en suspensión (**Figura 34.9b**). En la mayoría de los casos, los podios se extienden dentro del agua. Cuando las partículas de alimento entran en contacto con ellos, los podios llevan la comida mediante sacudidas hasta los cilios, que arrastran las partículas hacia la boca del animal. En los que se alimentan de partículas depositadas, los podios secretan mucosidad que se utiliza para absorber el material alimentario del sustrato. A continuación, los podios forman una bola con el mucus cargado de comida y lo mueven hasta la boca.

La mandíbula vertebrada Los grupos de vertebrados más antiguos poseen aparatos bucales relativamente simples. Por ejemplo, los peces agnatos y las lampreas carecen de mandíbula y no pueden morder algas, plantas ni animales. Se alimentan como ectoparásitos o como animales que se comen partículas depositadas y que engullen animales muertos.

Los vertebrados no eran capaces de alimentarse a mordiscos hasta que desarrollaron mandíbulas. La hipótesis principal sobre el origen de la mandíbula propone que la selección natural actuó en las mutaciones que afectaron a la morfología de los **arcos branquiales,** que son regiones curvadas de tejido entre las branquias. Los vertebrados sin mandíbula poseen barras de cartílago que soportan estos arcos branquiales. La hipótesis de los arcos branquiales propone que la mutación y la selección natural aumentaron el tamaño de un arco y modificaron ligeramente su orientación, lo que dio lugar a la primera mandíbula activa (**Figura 34.10**). Tres evidencias, explicadas desde la anatomía y embriología comparativas, apoyan la hipótesis del arco branquial:

1. Tanto los arcos branquiales como las mandíbulas constan de barras aplanadas de tejido óseo o cartilaginoso que se engoznan y se doblan hacia delante.
2. Durante el desarrollo, la misma población de células da lugar a los músculos que mueven las mandíbulas y a los músculos que mueven los arcos branquiales.

(a) Los podios se adhieren a las conchas de los bivalvos y tiran de ellas para separarlas.



(b) Los podios atrapan partículas de alimento en suspensión.

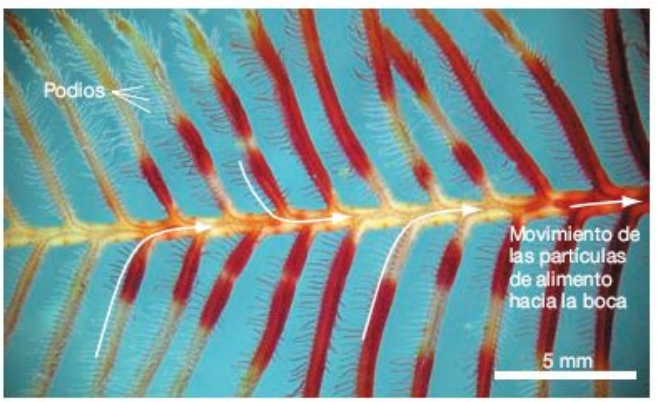


FIGURA 34.9 Los equinodermos utilizan sus podios para alimentarse. **(a)** Una estrella de mar abre ligeramente a los bivalvos y, a continuación, evagina su estómago hasta el bivalvo para digerirlo. **(b)** Las estrellas plumosas extienden sus podios para alimentarse de partículas en suspensión.

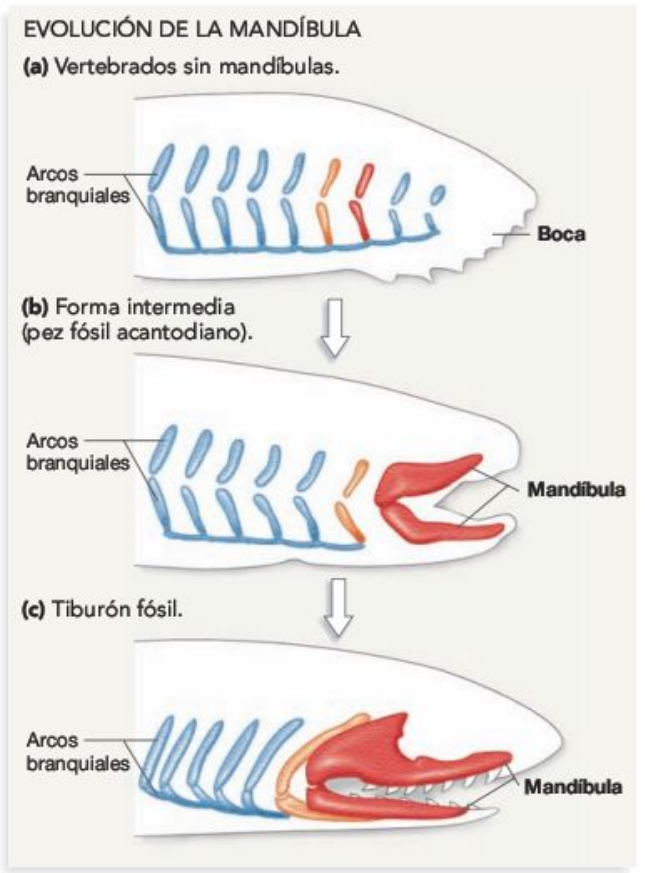


FIGURA 34.10 Hipótesis sobre la evolución de la mandíbula. (a) Los arcos branquiales soportan las branquias en los vertebrados sin mandíbulas. **(b)** En el registro fósil, los huesos de la mandíbula aparecieron primero en los peces fósiles denominados acantodianos. **(c)** Los tiburones fósiles que aparecieron más tarde poseían mandíbulas más elaboradas.

PREGUNTA El paso de los arcos branquiales a las mandíbulas de los peces acantodianos es complejo. Aún hay que descubrir las formas intermedias en el registro fósil. ¿Tendrían alguna función las fases intermedias de la evolución de la mandíbula?

3. A diferencia de la mayoría de las otras partes del esqueleto de los vertebrados, las mandíbulas y los arcos branquiales derivan de células especializadas del embrión denominadas células de la cresta neural.

En conjunto, estos datos respaldan la hipótesis de que las mandíbulas evolucionaron a partir de los arcos branquiales.

Para explicar por qué los peces óseos presentan métodos de alimentación tan diversos, los biólogos apuntan a las importantes modificaciones de la mandíbula. Por ejemplo, en la mayoría de los peces óseos, la mandíbula es extensible, lo que significa que puede sobresalir para morder o mordisquear el alimento. Además, varios linajes de peces óseos especialmente ricos en especies poseen un conjunto de mandíbulas faríngeas. La **mandíbula faríngea** («garganta») consta de arcos branquiales modificados que funcionan como un segundo conjunto de mandíbulas, situadas en la parte trasera de la boca. Las mandíbulas faríngeas son importantes porque hacen que el procesamiento de alimento sea particularmente eficaz. (Para obtener más información sobre la estructura y función de las mandíbulas faríngeas, véase Capítulo 43).

En resumen, la expansión de los peces óseos se activó en gran parte debido a la evolución de la mandíbula, mediante modificaciones que posibilitaron el hecho de que sobresaliese la mandíbula y mediante el origen de la mandíbula faríngea. Sin embargo, la historia de los tetrápodos es distinta. Aunque la estructura de la mandíbula varía algo según el grupo de tetrápodos, la adaptación que activó su diversificación inicial involucró a su capacidad de obtener alimento, no de morderlo y procesarlo.

Desplazamiento

Las adaptaciones características de los equinodermos y los tetrápodos implican la locomoción. Ya hemos explorado el sistema vascular hidráulico y los pies tubulares de los equinodermos; aquí nos centraremos en los miembros de los tetrápodos.

La mayoría de los tetrápodos viven en la tierra y utilizan sus miembros para desplazarse. No obstante, para que los vertebrados triunfasen en el medio terrestre, tuvieron que ser capaces no solo de desplazarse fuera del agua, sino también de respirar aire y evitar la desecación. Para entender cómo se consiguió esto, observa la morfología y el comportamiento de sus familiares actuales más cercanos, los peces pulmonados (**Figura 34.11**). La mayoría de las especies vivas de peces pulmonados habitan en aguas superficiales con poco oxígeno. Para complementar el oxígeno absorbido por sus branquias, poseen pulmones y respiran aire. Algunos también poseen aletas lobuladas soportadas por huesos y son capaces de caminar cortas distancias por marismas acuosas o en el fondo de las charcas. Además, algunas especies pueden sobrevivir a largas sequías escarbando en el lodo.

Los fósiles proporcionan fuertes vínculos entre los peces pulmonados y los primeros vertebrados que habitaban en la tierra. La **Figura 34.12** muestra tres de las especies involucradas. La primera, un animal acuático relacionado con los peces pulmonados actuales, procede del periodo devónico, hace unos 382 millones de años. La segunda es uno de los tetrápodos más antiguos encontrados hasta la fecha. Este animal aparece en el registro fósil hace unos 365 millones de años. La tercera es un fósil de tetrápodo más reciente, que data de hace unos 350 millones de años. La figura resalta la cantidad y organización de los huesos que hay en la aleta del pez fósil, así como la cantidad y organización de los huesos en los miembros de los primeros ar-

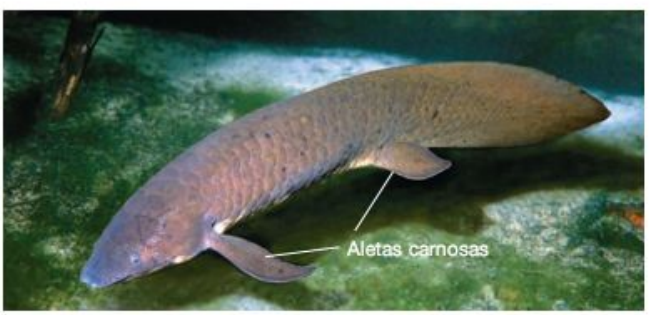


FIGURA 34.11 Los peces pulmonados poseen aletas como miembros. Algunas especies de peces pulmonados pueden caminar o arrastrarse cortas distancias gracias a sus aletas carnosas.

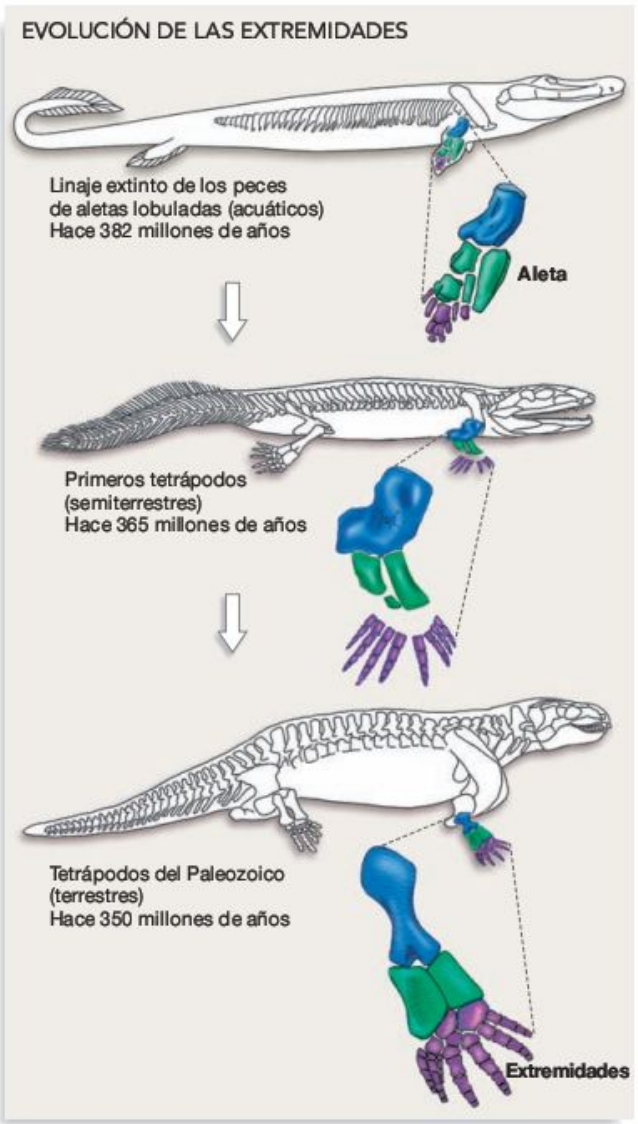


FIGURA 34.12 Evidencia fósil de la evolución de aletas a extremidades. La cantidad y organización de los huesos en las aletas y los miembros de estos organismos fósiles concuerdan con la forma general de los miembros en los tetrápodos modernos. La codificación de colores indica los elementos homólogos.

trópodos. La codificación de colores destaca que cada aleta o miembro posee un solo elemento óseo que es proximal (más cercano al cuerpo) y dos huesos que son distales (más lejos del cuerpo) y se organizan a cada lado, seguidos por una serie de elementos distales. Puesto que las estructuras son similares y ningún otro grupo animal tiene esta organización en los miembros, la evidencia de la semejanza es consistente. Según el estilo de vida de los peces pulmonados actuales, los biólogos sugieren que la mutación y la selección natural transformaron gradualmente las aletas en extremidades a medida que los primeros tetrápodos se hacían más independientes en los hábitats terrestres.

La hipótesis de que los miembros de los tetrápodos evolucionaron a partir de las aletas de los peces también ha sido respaldada por la evidencia genética molecular. Los trabajos recientes han demostrado que varias proteínas reguladora involucradas en el desarrollo de las aletas de los peces cebra y en las partes anteriores de los miembros de los ratones son homólogas. En concreto, las proteínas producidas por varios géneros *Hox* diferentes se encuentran simultáneamente y en las mismas zonas en extremidades y aletas. Estos datos sugieren que estos apéndices son diseñados por los mismos genes. Como resultado, los datos respaldan la hipótesis de que los miembros de los tetrápodos evolucionaron a partir de aletas.

Tras la evolución de los miembros de los tetrápodos, la selección natural los elaboró en estructuras que se utilizan para correr, deslizarse, arrastrarse, excavar o nadar. Además, las alas y la capacidad de volar evolucionaron independientemente en tres linajes de tetrápodos: los reptiles voladores extinguidos denominados pterosaurios, los pájaros y los murciélagos. Los tetrápodos y los insectos son los únicos animales que han llegado hasta el cielo. El **Cuadro 34.2** explora cómo evolucionó el vuelo en los pájaros.

En resumen, la evolución de la mandíbula proporcionó a los tetrápodos el potencial para capturar y procesar una gran variedad de alimentos. Con extremidades podían moverse eficazmente en el medio terrestre en busca de alimento. ¿Qué hay del otro reto clave de la vida terrestre? ¿Cómo se reprodujeron los tetrápodos de modo que su descendencia pudiese sobrevivir fuera del agua?

Reproducción

Entre los distintos linajes de peces, unas cuantas especies solo experimentaron una reproducción asexual. Cuando tiene lugar la reproducción sexual, puede basarse en la fertilización interna o externa y en su condición de ovíparos, vivíparos u ovovivíparos. Además, el cuidado de los padres es exhaustivo en algunas especies de peces, y a menudo implica proteger los huevos de los predadores y ventilarlos para mantener un elevado nivel de oxígeno. Sin embargo, todos los peces ponen sus huevos o nacen en el agua. Los tetrápodos fueron los primeros vertebrados capaces de reproducirse en la tierra.

Tres innovaciones evolutivas clave proporcionaron a los tetrápodos la capacidad de reproducirse con éxito en el medio terrestre: (1) el huevo amniótico, (2) la placenta y (3) la elaboración del cuidado de los padres. Exploremos cada una de estas innovaciones.

¿Qué es un huevo amniótico? Los huevos amnióticos poseen cáscaras que minimizan la pérdida de agua a medida que el embrión se desarrolla en el interior. Los primeros tetrápodos, al igual que los anfibios actuales (sapos, ranas y salamandras), carecían de huevos amnióticos. Aunque sus huevos estaban revestidos por una membrana, los primeros tetrápodos ponían huevos que se secarían y morirían a menos que se pusieran en el agua. Este hecho limitó el rango de hábitats que estos animales podían explorar. Al igual que los anfibios actuales, los primeros tetrápodos estaban limitados a vivir en pantanos, lagos o charcas, o cerca de ellos.

En cambio, los reptiles (incluidos los pájaros) y los mamíferos que ponen huevos producen huevos amnióticos. La membrana externa del huevo amniótico es curtida en las tortugas, las serpientes y los lagartos, pero es dura (debido a la

CUADRO 34.2 La evolución del vuelo de las aves

En el año 2003 Xing Xu y sus colaboradores anunciaron el descubrimiento de un espectacular dinosaurio fosilizado denominado *Microraptor gui*. Como muestra la **Figura 34.13,** el *M. gui* poseía plumas que cubrían sus alas, su cuerpo y sus patas. Sin embargo, siendo tan impresionante, el *M. gui* solo era una de una impresionante serie de especies de dinosaurio con plumas descubierta por el grupo de Xu. En conjunto, las especies descubiertas recientemente responden a varias preguntas clave sobre la evolución de los pájaros, las plumas y el vuelo:

FIGURA 34.13 Los dinosaurios desarrollaron plumas. La representación de un artista sobre la posible apariencia del *Microraptor gui,* un dinosaurio que tenía plumas en el cuerpo y en sus cuatro patas.

- *¿Los pájaros evolucionaron a partir de los dinosaurios?* Según las características de su esqueleto, todas estas especies fósiles descubiertas recientemente pertenecen claramente a un linaje de dinosaurios denominados dromaeosaurios. Los fósiles vinculan definitivamente a los dromaeosaurios con los primeros pájaros fósiles conocidos.
- *¿Cómo evolucionaron las plumas?* Los fósiles respaldan el modelo de Xu de la evolución de las plumas según una serie de etapas, empezando por simples proyecciones desde la piel y culminando con las complejas estructuras observadas en los pájaros actuales (**Figura 34.14**). El *M. gui,* por ejemplo, presentaba dos tipos distintos de plumas, pero carecía de las plumas complejas encontradas en los pájaros contemporáneos. No obstante, la controversia radica en si la función original de las plumas era el cortejo, otros tipos de demostración o el aislamiento. En los pájaros actuales, las plumas tienen su función en la demostración, el aislamiento y el vuelo.
- *¿Los pájaros empezaron a volar desde el suelo hacia arriba o lanzándose desde los árboles?* Más específicamente, ¿el vuelo evolucionó con especies capaces de correr que empezaron a saltar y planear o a realizar vuelos cortos, con la ayuda de las plumas para subir? ¿O evolucionó a partir de especies que habitaban en los árboles y utilizaban las plumas para planear de un árbol a otro, al igual que las ardillas actuales? Puesto que es improbable que el *M. gui* pudiese correr bien con las patas llenas de plumas, Xu y sus colaboradores propusieron que el vuelo evolucionó a partir de especies que habitaban en los árboles y planeaban. Un análisis reciente sugiere que el *M. gui* utilizaba sus cuatro patas emplumadas como alas, en una organización de biplano que hizo que planear fuese una acción especialmente eficaz.

Una vez que los dinosaurios desarrollaron plumas y planeaban por el aire, el registro fósil muestra que una serie de adaptaciones hicieron que el vuelo po-

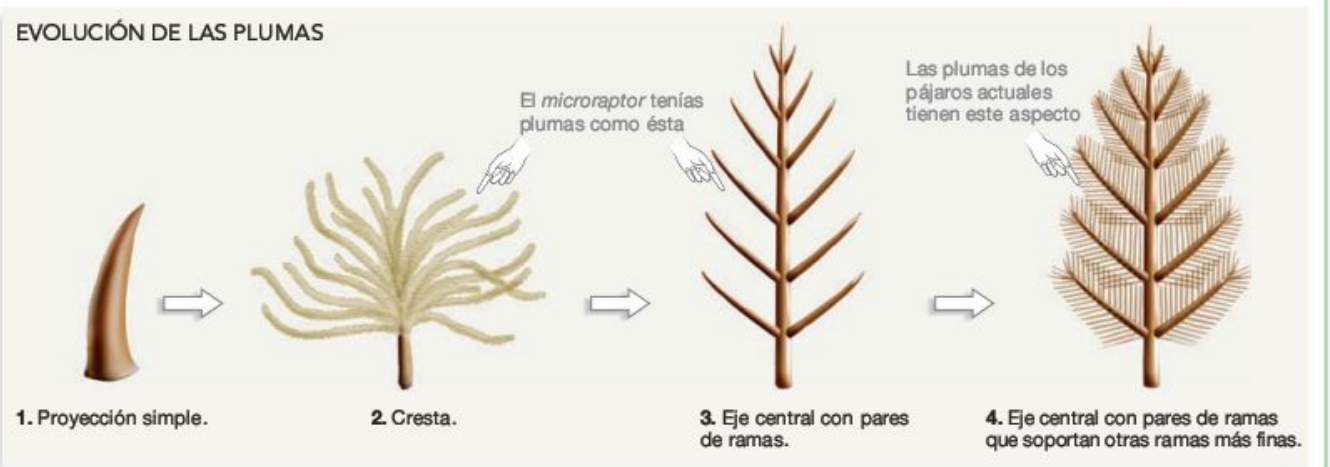


FIGURA 34.14 Las plumas evolucionaron mediante fases intermedias. El registro fósil respalda este modelo sobre la evolución de las plumas.

PREGUNTA Sugiere una función de las proyecciones simples y la cresta en los predecesores de los pájaros, antes de su evolución a plumas más complejas que posibilitaron el planeo o el vuelo potenciado por el batir de las alas.

tenciado por el batir de sus alas fuese cada vez más eficaz. Aunque la mayoría de los dinosaurios poseen un esternón plano, la misma estructura de los pájaros presenta una proyección alargada denominada quilla, que proporciona una gran área superficial a la que se unen los músculos del vuelo (**Figura 34.15;** ten en cuenta que en un pollo o un pavo los músculos del vuelo se denominan «pechuga»). Los pájaros también son extraordinariamente ligeros para su tamaño, principalmente porque poseen una cantidad de huesos drásticamente reducida y porque sus huesos más largos son huecos y de paredes finas, aunque están fortalecidos por «puntales» óseos (véase Figura 34.15). Los pájaros también son capaces de pasar largos periodos de actividad constante durante todo el año, porque son **endotermos,** lo que significa que mantienen una elevada temperatura corporal al producir calor en sus tejidos. Desde los dinosaurios que saltaban y planeaban de un árbol a otro, los pájaros han evolucionado hasta convertirse en extraordinarias máquinas de vuelo.

FIGURA 34.15 Además de las plumas, los pájaros poseen varias adaptaciones que les permiten volar.

deposición de carbonato cálcico) en los cocodrilos, los pájaros y los mamíferos que ponen huevos. Además de poseer una concha o membrana externas muy herméticas, un huevo amniótico contiene un suministro de agua rodeado de una membrana en una solución rica en proteínas denominada **albumen** (**Figura 34.16**). El propio embrión se envuelve en una membrana protectora interna conocida como el **amnios.** Dentro del huevo amniótico, el embrión está bañado en líquido. El propio huevo es muy resistente a la desecación.

La evolución del huevo amniótico fue un evento clave en la diversificación de los tetrápodos, porque permitió que las tortugas, serpientes, lagartos, cocodrilos, pájaros y mamíferos que ponen huevos se reprodujesen en cualquier medio terrestre, incluso en hábitats tan secos como el desierto. Los miembros del linaje denominado Amniota ahora ocupan todos los tipos de medios terrestres. En cambio, durante la evolución de los mamíferos, se produjo una segunda innovación principal en la reproducción que eliminó la necesidad de poner cualquier tipo de huevo: la placenta.

La placenta Recuerda del Capítulo 32 que los animales que ponen huevos se denominan **ovíparos,** mientras que las especies que nacen en partos se llaman **vivíparos.** En muchos animales vivíparos, las hembras producen un huevo que contiene una yema rica en nutrientes. No obstante, en vez de poner huevos, la madre los retiene en el interior de su cuerpo. En estas especies **ovovivíparas,** la descendencia en desarrollo depende de los recursos de la yema del huevo. No obstante, en la mayoría de los mamíferos, los huevos que producen las hembras carecen de yema. Después de la fertilización y la retención del huevo, la madre produce una placenta en su útero. La **placenta** es un órgano rico en vasos sanguíneos y que facilita un flujo de oxígeno y nutrientes de la madre a la cría en desarrollo (**Figura 34.17**). Tras un periodo de desarrollo denominado **gestación,** el embrión emerge del cuerpo de la madre.

¿Por qué evolucionaron la condición de vivíparo y la placenta? Los biólogos han respondido a esta pregunta seña-

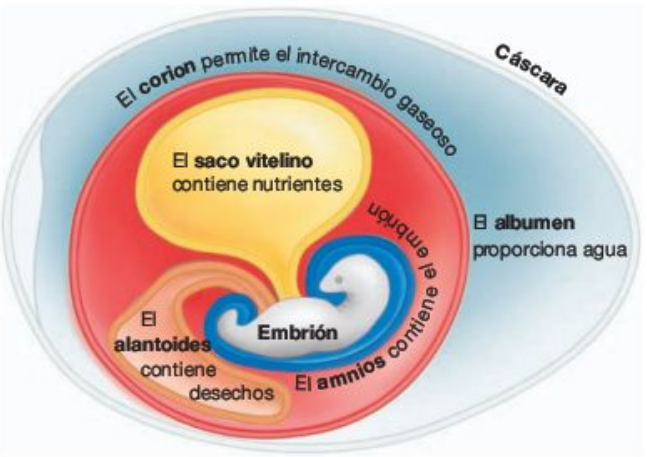


FIGURA 34.16 Un huevo amniótico. Los huevos amnióticos poseen sacos rodeados de membrana que mantienen los nutrientes, el agua y los desechos, y que permite el intercambio gaseoso.

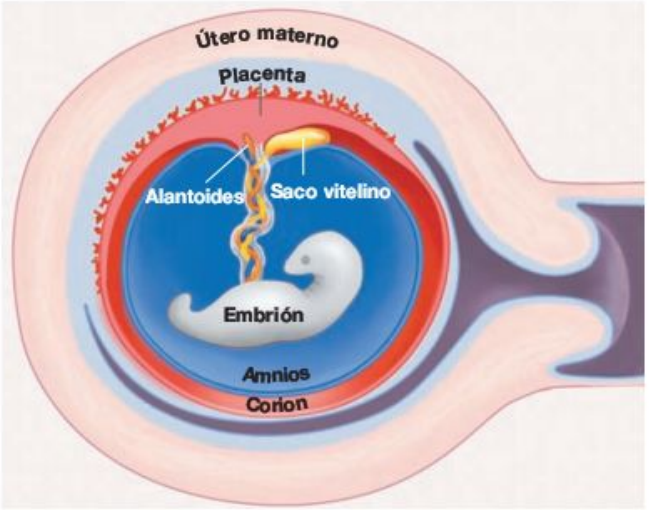


FIGURA 34.17 La placenta permite que la madre alimente al feto internamente.

PREGUNTA Compara las posiciones relativas del corion y el amnios aquí con las del huevo amniótico (Figura 34.16). ¿Son iguales o distintas?

lando que las hembras tienen una cantidad finita de tiempo y energía disponibles para invertir en la reproducción. En consecuencia, una hembra puede producir una gran cantidad de pequeñas crías o una pequeña cantidad de crías grandes, pero no una gran cantidad de crías grandes. Dicho de un modo más técnico, todas las hembras se enfrentan a un **elemento de compensación** (un compromiso ineludible) entre la cantidad de crías que puede producir y su tamaño. En algunos linajes, la selección natural ha favorecido los rasgos que permiten que las hembras produzcan una pequeña cantidad de crías grandes y bien desarrolladas. La condición de vivíparos y la placenta son dos de tales rasgos. En comparación con los insectos o equinodermos hembra, que suelen poner miles o incluso millones de huevos a lo largo de su vida, un mamífero hembra produce tan solo unas cuantas crías. Sin embargo, puesto que esas crías están protegidas dentro de su cuerpo y se alimentan allí hasta que están bien desarrolladas, es mucho más probable que sobrevivan en comparación con los embriones de las estrellas de mar o de los insectos. Incluso después del nacimiento de sus crías, muchos mamíferos continúan invirtiendo tiempo y energía en criarlas.

Cuidado por parte de los padres Se refiere a cualquier acción realizada por un progenitor que mejore la capacidad de sus crías para sobrevivir, incluyendo la incubación de los huevos para mantenerlos calientes durante el principio del desarrollo, el mantenimiento de las crías calientes y secas, el suministro de alimento a las crías y su protección frente al peligro. En algunas especies de sapos e insectos, las madres transportan los huevos o las crías que acaban de salir de sus huevos; en los peces, los padres suelen vigilar los huevos durante el desarrollo y ventilarlos con agua rica en oxígeno.

El cuidado de los padres más exhaustivo que se ha observado entre los animales corresponde al de los mamíferos y al de las aves. En ambos grupos, la madre y a menudo el padre continúan alimentando y cuidando a las crías tras el parto o la eclosión, a veces durante muchos años (**Figura 34.18**). Los mamíferos hembra también **lactan;** es decir, producen un líquido rico en nutrientes denominado leche y los utilizan para alimentar a sus crías tras el nacimiento. Al combinar la placenta y la lactancia, los mamíferos placentarios realizan la inversión más exhaustiva que se conoce de tiempo y energía en las crías. Entre los animales grandes, se cree que la evolución del cuidado exhaustivo de los padres es la razón principal del éxito evolutivo de los mamíferos y las aves.

(a) Las madres de los mamíferos alimentan y protegen a sus crías recién nacidas.

(b) Muchas especies de aves reciben un cuidado exhaustivo por parte de sus padres.

FIGURA 34.18 El cuidado por parte de los padres en mamíferos y aves. (a) Los mamíferos hembra alimentan y protegen a los embriones dentro de sus cuerpos hasta que las crías están bien desarrolladas. Al nacer las crías, la madre las alimenta con leche hasta que son capaces de alimentarse por sí mismas. En algunas especies, los padres continúan alimentando y protegiendo a sus crías durante muchos años. **(b)** En las aves, uno de los padres o ambos pueden incubar los huevos, proteger el nido y alimentar a las crías tras la eclosión.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los equinodermos y los vertebrados poseen diseños corporales únicos. La diversificación posterior de cada linaje se basó en las innovaciones que posibilitaron a las especies alimentarse, moverse y reproducirse de nuevas formas. La mayoría de los equinodermos utilizan sus podios para moverse, pero se alimentan de formas muy diversas, incluso utilizando sus podios para hacer palanca y abrir los bivalvos y para alimentarse de partículas en suspensión o depositadas.
- Durante la evolución de los vertebrados, se produjeron una serie de innovaciones clave: las mandíbulas, que posibilitaron morder y procesar alimentos, las extremidades, que permitieron que los tetrápodos pasasen al medio terrestre y los huevos amnióticos, que podían ponerse en la tierra.

Deberías ser capaz de...

1) Resumir las hipótesis principales para explicar la evolución de las mandíbulas y las extremidades.
2) Dibujar la estructura de un huevo amniótico.
3) Explicar la función del mayor cuidado de los padres en la evolución de las aves y mamíferos.

34.4 Linajes clave: equinodermos

Los equinodermos («piel espinosa») se denominaban así por las púas o pinchos observados en muchas especies. Son bilateralmente simétricos como larvas, pero se metamorfosean y desarrollan en adultos radialmente simétricos. Como adultos, todos poseen un sistema vascular hidráulico y producen placas de carbonato cálcico en su piel para formar un endoesqueleto.

Los equinodermos que viven hoy día forman los cinco linajes principales, tradicionalmente reconocidos como clases: (1) estrellas plumosas y lirios de mar, (2) estrellas de mar, (3) estrellas quebradizas y estrellas cesta, (4) erizos de mar y galletas de mar, y (5) pepinos de mar (**Figura 34.19**). La mayoría de las estrellas plumosas y lirios de mar son animales sésiles y suspensívoros. Las estrellas quebradizas y las estrellas cesta poseen cinco o más brazos largos que se irradian hacia fuera desde un pequeño disco central. Utilizan estos brazos para alimentarse de partículas en suspensión o depositadas absorbiendo material con moco, o para capturar pequeñas presas animales. Los pepinos de mar son animales con forma de salchicha que se alimentan de partículas en suspensión o depositadas con ayuda de pies tubulares modificados denominados tentáculos que se organizan en espiral alrededor de sus bocas. Las estrellas de mar, los erizos de mar y las galletas de mar se describen con más detalle a continuación.

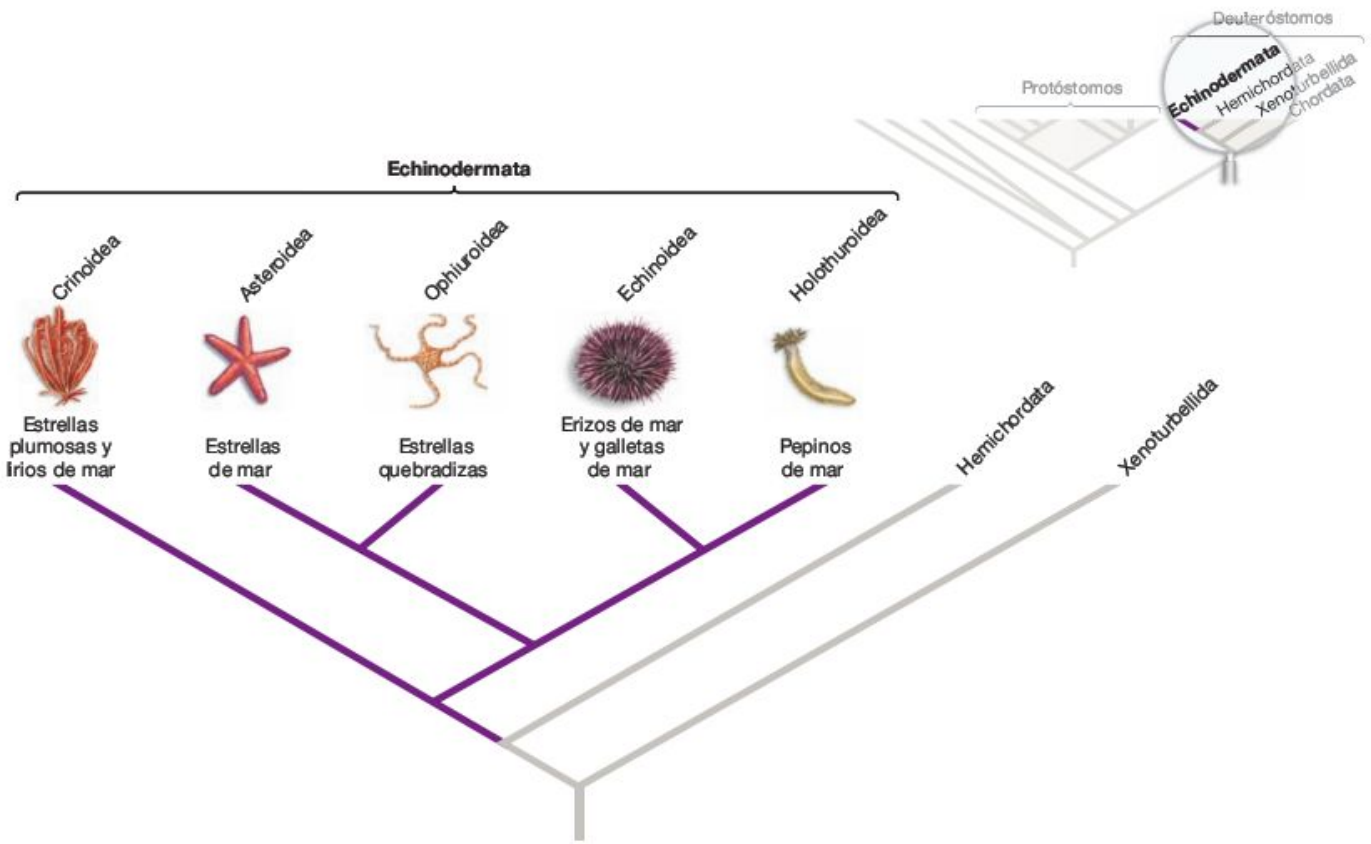


FIGURA 34.19 Existen cinco linajes principales de equinodermos.

Equinodermos > Asteroidea (estrellas de mar)

Las 1.700 especies conocidas de estrellas de mar poseen cuerpos con cinco o más brazos largos (en algunas especies hasta 40) que se irradian desde un centro que contiene la boca, el estómago y el ano (**Figura 34.20**). No obstante, a diferencia de las estrellas quebradizas, los brazos de las estrellas de mar no salen desde la región central mediante articulaciones claras. Deberías ser capaz de indicar el origen de los cinco brazos, continuos con la región central, en la Figura 34.19.

Cuando han crecido totalmente, las estrellas de mar pueden variar en tamaño desde menos de 1 cm de diámetro hasta 1 m transversalmente. Viven en sustratos duros o blandos en las costas de todos los océanos del mundo. Aunque las púas que son características de algunos equinodermos se reducen hasta formar protuberancias en la superficie de la mayoría de las estrellas de mar, las estrellas de corona de espinas y algunas otras especies poseen púas prominentes, rectas y móviles.

Alimentación Las estrellas de mar son predadoras o carroñeras. Algunas especies abren las conchas de los bivalvos con sus pies tubulares y evaginan su estómago hasta la masa visceral de la presa. Las esponjas, los percebes y los caracoles también son presas comunes. La estrella de mar de corona de espinas está especializada en alimentarse de corales y es originaria del océano Índico y de las aguas occidentales del océano Pacífico. Su población se ha disparado recientemente, quizá porque las personas están recogiendo a su mayor predador, un gran caracol denominado tritón, por su bonita concha. Las grandes poblaciones de estrellas de corona de espinas han llevado a la destrucción de grandes áreas de arrecifes de coral.

Desplazamiento Las estrellas de mar se arrastran con la ayuda de sus pies tubulares. Normalmente uno de los cinco o más brazos se utiliza como apéndice frontal o principal a medida que se mueve el animal.

Reproducción La reproducción sexual predomina en las estrellas de mar y los sexos son independientes. Al menos un brazo de la estrella de mar está lleno de órganos reproductores que producen cantidades masivas de gametos (millones de huevos por hembra en algunas especies). Las especies originarias de hábitats del polo norte, donde las condiciones son especialmente duras, cuidan de sus propias crías reteniendo los huevos fertilizados en su cuerpo hasta que estos eclosionan. La mayoría de las estrellas de mar son capaces de regenerar los brazos que pierden en ataques de los predadores o en tormentas. Algunas especies pueden reproducirse asexualmente dividiendo su cuerpo en dos; a continuación, cada una de las dos partes regenera la mitad que le falta.

Pycnopodia helianthoides

FIGURA 34.20 Las estrellas de mar pueden poseer muchos brazos.

Equinodermos > Equinos (erizos de mar y galletas de mar)

En la actualidad, viven unas 800 especies de equinos, la mayoría de las cuales son erizos de mar o galletas de mar. Los erizos de mar poseen cuerpos con forma esférica y largas púas y se arrastran por los sustratos (**Figura 34.21a**). Las galletas de mar son aplanadas y con forma de disco, poseen púas cortas y escarban en sedimentos blandos (**Figura 34.21b**). Deberías ser capaz de indicar el origen de los cuerpos globulares o con forma de disco en la Figura 34.19.

Alimentación Las galletas de mar utilizan sus podios cubiertos de moco para recopilar partículas alimentarias en la arena o en otros sustratos blandos. La mayoría de los tipos de erizos de mar son herbívoros. En algunas zonas del mundo, los erizos son rumiantes muy importantes de quelpos y otros tipos de algas. En realidad, cuando las poblaciones de erizos son elevadas, su capacidad de rumiar puede evitar la formación de bosques de quelpos. La mayoría de los equinoides poseen una estructura alimentaria única similar a la mandíbula en la boca que consta de hasta cinco dientes de carbonato cálcico unidos a los músculos. En muchas especies, este aparato puede extenderse y retraerse a medida que se alimenta el animal.

Desplazamiento Mediante sus podios, los erizos de mar se arrastran y las galletas de mar escarban. Los erizos de mar también pueden mover sus púas para ayudar a arrastrarse por un sustrato.

Reproducción La reproducción sexual predomina en los erizos de mar y en las galletas de mar. La fertilización es externa y los sexos están separados.

(a) Erizo de mar. *Echinus tylodes*

(b) Galleta de mar. *Dendraster excentricus*

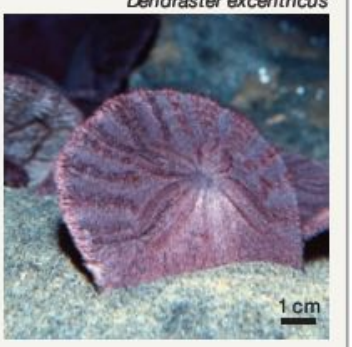


FIGURA 34.21 Los erizos de mar y las galletas de mar están estrechamente relacionados.

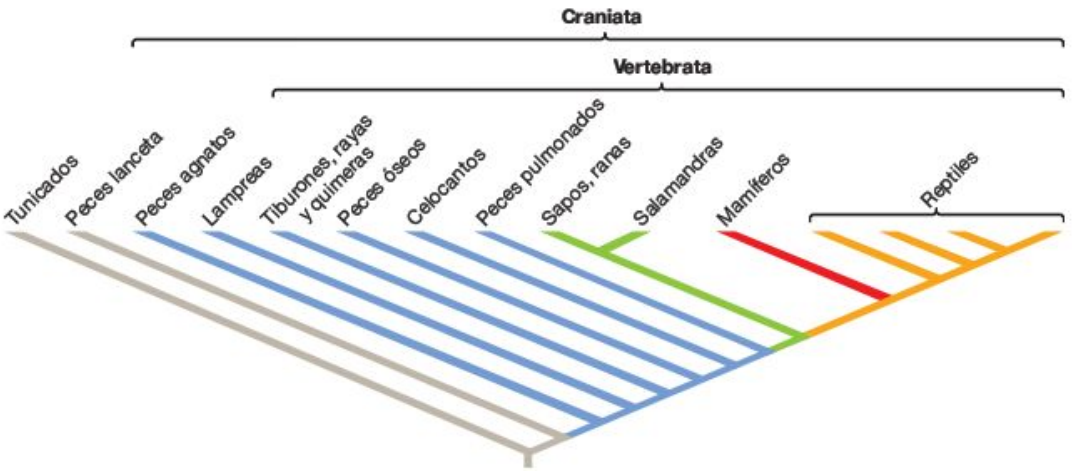


FIGURA 34.22 Los craneados y los vertebrados son grupos monofiléticos. Todos los vertebrados son craneados, pero no todos los craneados son vertebrados.

EJERCICIO Dibuja un corchete en la parte superior del árbol para indicar qué grupos pertenecen a los cordados.

34.5 Linajes clave: cordados

Los cordados están formados por tres subgrupos o subfilos principales: (1) los urocordados (también denominados tunicados, o ascidias y sálpidos), (2) los cefalocordados (peces lanceta) y (3) los craneados y vertebrados (**Figura 34.22**). Hay unas 1.600 especies de tunicados, 24 especies de peces lanceta y más de 50.000 vertebrados. En alguna fase de su ciclo vital, todas las especies del filo de los cordados poseen una cuerda nerviosa dorsal hueca, una notocorda, hendiduras branquiales faríngeas y una cola muscular que se extiende más allá del ano.

Cordados > Urocordados (tunicados)

Los urocordados también se denominan tunicados, los dos subgrupos principales se conocen como ascidias mentulas y sálpidos. Todas las especies descritas hasta la fecha (300 aproximadamente) viven en el océano. Las ascidias viven en el fondo oceánico (**Figura 34.23a**), mientras que los sálpidos viven en mar abierto (**Figura 34.23b**).

Los rasgos característicos de los urocordados incluyen un revestimiento de polisacárido a modo de exoesqueleto, denominado túnica, que cubre el cuerpo y lo sostiene; un intestino con forma de U y dos aberturas, denominadas sifones, por donde el agua entra y sale del individuo durante la alimentación. Deberías ser capaz de indicar el origen de la túnica, los sifones y el intestino con forma de U en la Figura 34.22.

Alimentación Los urocordados adultos utilizan sus hendiduras branquiales faríngeas para alimentarse de partículas en suspensión. Las aberturas atrapan las partículas presentes en el agua que entra por un sifón y sale por el otro sifón.

Desplazamiento Las larvas nadan gracias a la notocorda, que fortalece el cuerpo y funciona como un simple endoesqueleto. Las larvas son una fase de dispersión y no se alimentan. Los adultos son sésiles y flotan en las corrientes.

Reproducción En la mayoría de las especies, los individuos producen tanto esperma como huevos. En algunas especies, el esperma y los huevos se depositan en el agua y la fertilización es externa; en otras especies, el esperma se libera en el agua, pero se retienen los huevos, así que la fertilización y el desarrollo temprano son internos. La reproducción asexual mediante la formación de yemas también es común en algunos grupos.

(a) Ascidia. *Ciona intestinalis*

(b) Sálpido. *Salpa fusiformis*

FIGURA 34.23 Las ascidias y los sálpidos viven en hábitats distintos.

Cordados > Cefalocordados (peces lanceta)

Hasta la fecha se han descrito unas dos docenas de especies de cefalocordados, todos encontrados en arenas marinas. Los peces lanceta (también llamados anfibios) poseen varias características intermedias entre los vertebrados y los invertebrados. La principal es una notocorda que retienen los adultos, en los que funciona como un endoesqueleto. Deberías ser capaz de indicar el origen de la notocorda que retienen los adultos en la Figura 34.22.

Alimentación Los cefalocordados adultos se alimentan escarbando en los sedimentos hasta que solo su cabeza sobresale del agua. Absorben agua por la boca y atrapan las partículas alimentarias mediante sus hendiduras branquiales faríngeas.

Desplazamiento Los adultos poseen grandes bloques musculares organizados en una serie a lo largo de la notocorda. Los peces lanceta son grandes nadadores ya que la notocorda flexible y con forma de barra fortalece el cuerpo haciendo que este se mueva al contraerse los bloques de músculos (**Figura 34.24**).

Reproducción Se desconoce la reproducción asexual y los individuos son machos o hembras. Los gametos se liberan en el entorno y la fertilización es externa.

Branchiostoma lanceolatum

FIGURA 34.24 Los peces lanceta parecen peces, pero no son vertebrados.

Cordados > Craneados > Mixines (peces agnatos) y Petromizóntidos (lampreas)

Aunque recientes análisis filogenéticos indican que los peces agnatos y las lampreas pueden pertenecer a dos linajes independientes, algunos datos sugieren que son un solo grupo denominado Agnatha («sin mandíbula»). Puesto que estos animales son los únicos vertebrados que carecen de mandíbula, aún se hace referencia a las 110 especies de los dos grupos como peces sin mandíbula. Los peces agnatos y las lampreas son los únicos miembros supervivientes de las primeras ramas de la base de los vertebrados.

Los peces agnatos y las lampreas poseen cuerpos largos y finos, y son acuáticos. La mayoría de las especies miden menos de 1 m de longitud cuando han crecido por completo. Los peces agnatos carecen de cualquier tipo de columna vertebral, pero las lampreas poseen pequeñas piezas de cartílago a lo largo de su cuerda nerviosa dorsal hueca. Tanto los peces agnatos como las lampreas tienen el cerebro protegido por un cráneo, al igual que los vertebrados. Deberías ser capaz de indicar el origen del cráneo en la Figura 34.22.

Alimentación Los peces agnatos son carroñeros y predadores (**Figura 34.25a**). Depositan alimento en los cadáveres de peces y ballenas, y se piensa que algunos escarban en el cieno del fondo del océano para alimentarse de poliquetos y otras presas enterradas. En cambio, las lampreas son ectoparásitos. Se unen a los lados de los peces o de otros huéspedes mediante succión; a continuación, utilizan las púas de su boca y lengua para raspar hasta formar un agujero en el lateral de su víctima (**Figura 34.25b**). Cuando la herida está abierta, succionan sangre y otros fluidos corporales.

(a) Pez agnato.

Eptatretus stoutii

(b) Las lampreas se alimentan de peces.

Petromyzon marinus

FIGURA 34.25 Los peces agnatos y las lampreas son vertebrados sin mandíbula.

(Continúa en la siguiente página)

Cordados > Craneados > Mixinos (peces agnatos) y Petromizóntidos (lampreas) *Continuación*

Desplazamiento Los peces agnatos y las lampreas poseen notocordas bien desarrolladas y nadan realizando movimientos ondulantes. Las lampreas también pueden moverse por sí mismas a contracorriente, contra el flujo de agua, uniendo sus ventosas a las rocas y rizando el resto de su cuerpo hacia delante, como un gusano medidor. Aunque las lampreas poseen aletas que facilitan la locomoción, carecen de los apéndices laterales pareados (púas o miembros que emergen de cada lado) que tienen los vertebrados.

Reproducción No se conoce casi nada sobre su apareamiento y desarrollo embrionario. Algunas lampreas habitan en medios de agua dulce; otras son **anádromas,** es decir, pasan su vida adulta en el océano, pero que nadan hasta la superficie para respirar. La fertilización es externa y los adultos mueren tras reproducirse una vez. Los huevos de lamprea eclosionan en larvas que parecen peces lanceta y actúan como estos. Las larvas escarban en los sedimentos y se alimentan de partículas en suspensión durante varios años antes de metamorfosearse en adultos que puedan nadar libremente.

Cordados > Vertebrados > Condrictios (tiburones, rayas y quimeras)

Las 970 especies de este linaje se distinguen por su esqueleto cartilaginoso (*chondrus* es la palabra griega de cartílago), la presencia de mandíbulas y la existencia de aletas pareadas. Las aletas pareadas fueron una importante innovación evolutiva porque estabilizan el cuerpo durante el nado rápido, de modo que evitan que suban o bajen, se inclinen hacia un lado o hacia el otro o se balanceen. Deberías ser capaz de indicar el origen de las aletas pareadas, que también se encuentran en otros grupos de organismos similares a los peces, en la Figura 34.22.

La mayoría de los tiburones, rayas y quimeras son marinos, aunque unas cuantas especies viven en medios de agua dulce. Los tiburones poseen cuerpos aerodinámicos y con forma de torpedo, así como una cola asimétrica, pues la zona dorsal tiene una longitud mayor que la zona ventral (**Figura 34.26a**). En cambio, el plano dorsoventral del cuerpo de las rayas y de las quimeras es muy aplanado (**Figura 34.26b**).

Alimentación Unas cuantas especies de rayas y tiburones se alimentan del plancton en suspensión, pero la mayoría de las especies de este linaje son predadoras. Las quimeras y las rayas yacen en el fondo oceánico y preparan una emboscada a los animales que pasan cerca de ellos; las rayas eléctricas capturan a sus presas aturdiéndolas con descargas eléctricas de hasta 200 voltios. En cambio, la mayoría de los tiburones son cazadores activos que muerden a sus presas en mar abierto. Las especies más grandes de tiburones se alimentan de peces grandes o de mamíferos marinos. Los tiburones se conocen como los «principales predadores» de muchos ecosistemas marinos, porque se encuentran en la cima de la cadena alimenticia; nadie los come. No obstante, el mayor de todos los tiburones, el tiburón ballena, se alimenta de partículas en suspensión. Los tiburones ballena filtran el plancton fuera del agua a medida que pasa por sus branquias.

Desplazamiento Las rayas y las quimeras nadan sacudiendo sus aletas pectorales totalmente extendidas. (Las aletas pectorales se sitúan a los lados de un organismo; las aletas dorsales se sitúan en la superficie dorsal). Los tiburones nadan balanceando sus cuerpos de un lado a otro y sacudiendo sus grandes colas.

Reproducción Los tiburones se reproducen por fertilización interna, y los huevos fertilizados pueden depositarse en el agua o retenerse hasta que eclosionen y las crías estén bien desarrolladas. En algunas especies de vivíparos, los embriones se unen a la madre mediante tejido especializado en una placenta como la de los mamíferos, donde se produce el intercambio de gases, nutrientes y desechos. Las quimeras son ovíparas, pero las rayas son vivíparas.

(a) Los tiburones tienen forma de torpedo. *Prionace glauca*

(b) Las quimeras y las rayas son planas. *Taeniura melanospila*

FIGURA 34.26 Los tiburones y las rayas poseen esqueletos cartilaginosos.

Cordados > Vertebrados > Actinopteigios (peces óseos)

Actinopterygii significa «aleta ósea». Como podrás deducir fácilmente, estos peces poseen aletas que se sostienen gracias a largas bielas óseas organizadas en un patrón de raya. Se trata del grupo viviente de vertebrados más antiguo con un esqueleto óseo. Sus cuerpos están cubiertos de escamas entrelazadas que proporcionan un revestimiento rígido pero flexible; también poseen una **vejiga natatoria** llena de gas. La evolución de la vejiga natatoria fue un importante avance porque evitaba que los peces óseos se hundieran. Los tejidos pesan más que el agua, así que los cuerpos de los organismos acuáticos tienden a hundirse. Los tiburones y las rayas, por ejemplo, tienen que nadar para no hundirse. En cambio, los peces óseos poseen una vejiga que cambia de volumen según la posición del individuo. El gas entra en la vejiga cuando un pez óseo nada hacia abajo; el gas sale cuando el pez nada hacia arriba. De este modo, los peces óseos mantienen una flotación neutral en aguas de varias profundidades y de varias presiones. Deberías ser capaz de indicar el origen de las aletas en raya y de la vejiga natatoria en la Figura 34.22.

Los actinopterigios son el linaje de vertebrados con mayor número de especies, duración en el registro fósil y amplitud de hábitats ocupados. Hasta ahora se han identificado casi 27.000 especies de peces óseos. En las clasificaciones tradicionales, los Actinopterygii se consideran una clase.

El linaje más importante de los peces óseos es Teleostei. En torno al 96 por ciento de todas las especies vivas de peces, incluidos grupos familiares como el atún, la trucha, el bacalao y el pez de colores, son teleósteos (**Figura 34.27**).

Alimentación Los teleósteos pueden succionar alimento hacia sus bocas, agarrarlo con su mandíbula extensible y procesarlo, a continuación, con los dientes de la mandíbula y con la mandíbula faríngea de la garganta. El tamaño y la forma de la boca, los dientes de la mandíbula y los dientes de la mandíbula faríngea están todos correlacionados con el tipo de alimento consumido. Por ejemplo, la mayoría de los teleósteos predadores poseen largas mandíbulas con forma de arpón y armadas con dientes puntiagudos, y con dientes como cuchillas en su mandíbula faríngea. Además de ser los principales predadores, los peces óseos son los más importantes de los grandes herbívoros tanto en el medio marino como en el de agua dulce.

Desplazamiento Los peces óseos nadan contrayendo los músculos de los lados derecho e izquierdo de la cabeza alternativamente desde la cabeza hasta la cola, lo que produce rápidas ondulaciones de un lado a otro. Sus cuerpos son aerodinámicos para reducir el roce del agua. Los teleósteos poseen una cola flexible y simétrica, que reduce la necesidad de utilizar sus aletas pectorales (laterales) como dispositivos de conducción y estabilización durante el nado rápido.

Reproducción La mayoría de las especies de peces óseos se reproducen por fertilización externa y son ovíparas; algunas especies presentan fertilización interna con un desarrollo externo; no obstante, otras presentan fertilización interna y son vivíparos. Aunque es habitual que los peces liberen los huevos en el agua y los dejen desarrollarse por sí mismos, en algunas especies los padres cuidan a las crías. Los padres pueden llevar los huevos fertilizados en las aletas, en la boca o en bolsas especializadas para guardarlas hasta que los huevos eclosionen. En los teleósteos de agua dulce, las crías se desarrollan directamente; pero las especies marinas poseen larvas que son muy distintas de las formas adultas. A medida que se desarrollan, las larvas de los peces marinos se metamorfosean en su forma joven, que después se convierte en adulta.

Holocentrus rufus

FIGURA 34.27 Los teleósteos son peces óseos con una cola flexible.

Cordados > Vertebrados > Sarcopterigios > Actinistia (celacantos) y Dipnoos (peces pulmonados)

Aunque los celacantos y los peces pulmonados representan linajes independientes, a veces se agrupan y pasan a denominarse **peces de aletas lobuladas.** Los peces de aletas lobuladas son comunes y diversos en el registro fósil del periodo devónico, hace unos 400 millones de años, pero actualmente solo viven ocho especies. Sin embargo, son importantes porque representan un vínculo evolutivo crucial entre los peces óseos y los tetrápodos. En vez de tener aletas soportadas por rayas de hueso, sus aletas son lóbulos carnosos soportados por una matriz lineal (no radial) de huesos y músculos, similares a las que se observan en los miembros de los tetrápodos (**Figura 34.28**). Deberías ser capaz de indicar el origen de una matriz lineal de huesos que forman la aleta en la Figura 34.22.

Los celacantos son marinos y ocupan hábitats a 150–700 m por debajo de la superficie. En cambio, los peces pulmonados viven en charcas y ríos superficiales de agua dulce (véase Figura 34.11). Como su nombre indica, los peces pulmonados poseen pulmones y respiran aire cuando los niveles de oxígeno de sus hábitats disminuyen.

(Continúa en la siguiente página)

Cordados > Vertebrados > Sarcopterigiosi > Actinistia (celacantos) y Dipnoos (peces pulmonados) *Continuación*

Latimeria chalumnae

FIGURA 34.28 Los celacantos son peces de aletas lobuladas.

Algunas especies escarban en el lodo y entran en un estado de inactividad, parecido al del sueño, cuando su hábitat se seca durante la estación seca de cada año.

Alimentación Los celacantos cazan peces. Los peces pulmonados son **omnívoros,** lo que significa que se alimentan tanto de algas y material vegetal como de animales.

Desplazamiento Los celacantos nadan ondulando sus aletas pectorales y pélvicas en la misma secuencia que utilizan los tetrápodos con sus miembros al caminar. Los peces pulmonados nadan ondeando sus cuerpos, y pueden utilizar sus aletas para caminar por el fondo de las charcas.

Reproducción Se rigen por la reproducción sexual, con fertilización interna en el caso de los celacantos y externa en los peces pulmonados. Los celacantos son ovovivíparos; los peces pulmonados ponen huevos. Los huevos de los peces pulmonados eclosionan en larvas que recuerdan a las crías de salamandra.

Cordados > Vertebrados > Anfibios (ranas, salamandras y caecilias)

Las 5.500 especies de **anfibios** que viven actualmente forman tres clados distintivos que suelen ordenarse por términos: (1) ranas y sapos, (2) salamandras y (3) caecilias. Los anfibios se encuentran por todo el mundo y ocupan charcas, lagos o medios terrestres húmedos (**Figura 34.29a**). Si se traduce literalmente, su nombre significa «que vive en ambos lados». El nombre es adecuado porque los adultos de la mayoría de las especies de anfibios se alimentan en el medio terrestre, aunque ponen sus huevos en el agua. En muchas especies de anfibios, el intercambio gaseoso se produce exclusivamente o en parte a través de su piel húmeda y cubierta de mucosidad. Deberías ser capaz de indicar el origen de la «respiración epidérmica» en la Figura 34.22.

Alimentación Los anfibios adultos son carnívoros. La mayoría de los sapos son predadores que se ocultan y esperan a sus presas y utilizan sus largas lenguas extensibles para capturar a las presas que pasan cerca de ellos. Las salamandras también poseen una lengua extensible, que algunas especies utilizan para alimentarse. Las caecilias terrestres se alimentan de lombrices y otros animales que habitan bajo tierra; las formas acuáticas se alimentan de vertebrados y pequeños peces.

Desplazamiento La mayoría de los anfibios poseen cuatro extremidades bien desarrolladas. En el agua, los sapos y las ranas se desplazan sacudiendo sus patas posteriores para nadar; en tierra, sacuden sus patas posteriores hacia fuera para saltar o brincar. Las salamandras caminan por la tierra; en el agua, ondean el cuerpo para nadar. Las caecilias carecen de extremidades y ojos; las formas terrestres escarban en suelos húmedos (**Figura 34.29b**).

Reproducción Los sapos son ovíparos y se reproducen por fertilización externa, pero las salamandras y las caecilias se reproducen por fertilización interna. La mayoría de las salamandras son ovíparas, pero muchas caecilias son vivíparas. En algunas especies de sapos, los padres pueden vigilar o incluso transportar los huevos. En muchas especies de sapos, las crías se desarrollan en el agua y se alimentan de partículas en suspensión de las plantas o algas. Las larvas de las salamandras son carnívoras. Más tarde, las larvas se metamorfosean drásticamente en adultos terrestres. Por ejemplo, los renacuajos (que parecen como peces) de los sapos y ranas desarrollan miembros, y sus branquias son sustituidas por pulmones.

(a) Los sapos y otros anfibios ponen sus huevos en el agua.

Bufo periglenes

(b) Las caecilias son anfibios sin extremidades.

Ichthyophis kohtaoensis

FIGURA 34.29 Los anfibios son los tetrápodos más antiguos.

Mammalia (mamíferos)

Los **mamíferos** se reconocen fácilmente por la presencia de pelaje, que sirve para aislar el cuerpo. Al igual que los pájaros, los mamíferos son endotermos que mantienen elevadas temperaturas corporales mediante la oxidación de grandes cantidades de alimento y la generación de gran cantidad de calor. En vez de aislarse mediante plumas, los mamíferos retienen calor porque la superficie corporal está cubierta de capas de pelaje. La endotermia evolucionó independientemente en los

pájaros y los mamíferos. En ambos grupos, se cree que la endotermia es una adaptación que permite que los individuos mantengan un gran nivel de actividad, especialmente por la noche o durante épocas de frío.

Además de ser endotérmicos y poseer pelaje, los mamíferos poseen **glándulas mamarias,** una estructura única que posibilita la lactancia. La evolución de las glándulas mamarias proporcionó a los mamíferos la capacidad de ofrecerles a sus crías un cuidado especialmente extenso. Los mamíferos son también los únicos vertebrados con músculos faciales y labios que poseen una mandíbula inferior formada a partir de un solo hueso. En las clasificaciones tradicionales, Mammalia se designa como una clase (**Figura 34.30**).

Los mamíferos evolucionaron cuando los dinosaurios y otros reptiles eran los grandes herbívoros y predadores dominantes en los medios terrestre y acuático. Los primeros mamíferos del registro fósil aparecen hace unos 195 millones de años; la mayoría eran pequeños animales que probablemente solo estaban activos por la noche. Muchas de las 4.800 especies de mamíferos que viven actualmente presentan una buena visión nocturna y un gran sentido del olfato, como se supone que tenían sus ancestros. La radiación adaptativa que dio lugar a la diversidad actual de los mamíferos no se produjo hasta después de la extinción de los dinosaurios hace unos 65 millones de años. Tras la extinción de los dinosaurios, los mamíferos se diversificaron en linajes de herbívoros grandes y pequeños, predadores grandes y pequeños o cazadores marinos; las funciones ecológicas que una vez realizaron los dinosaurios y los extintos reptiles oceánicos denominados mosasaurios.

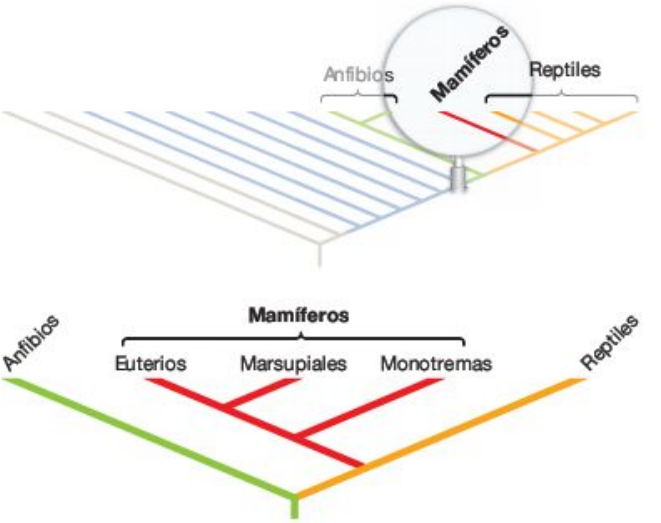


FIGURA 34.30 Los mamíferos son un grupo monofilético.

Mamíferos > Monotremas (ornitorrincos, osos hormigueros espinosos)

Las **monotremas** son los linajes de mamíferos vivos actualmente más antiguos y solo se encuentran en Australia y Nueva Zelanda. Ponen huevos y tienen índices metabólicos (es decir, un índice de uso de oxígeno y oxidación de azúcares para obtener energía) inferiores a otros mamíferos. Existen tres especies: una especie de ornitorrinco y dos especies de oso hormiguero espinoso. Deberías ser capaz de indicar el origen del pelaje y la lactancia en la Figura 34.30.

Alimentación Los monotremas poseen un pico curtido. El ornitorrinco se alimenta de larvas de insectos, moluscos y otros pequeños animales de las corrientes de agua (**Figura 34.31a**). Los osos hormigueros espinosos se alimentan de hormigas, termitas y lombrices (**Figura 34.31b**).

Desplazamiento Los ornitorrincos nadan con ayuda de sus pies palmeados. Los osos hormigueros espinosos caminan sobre sus cuatro patas.

Reproducción Los ornitorrincos ponen sus huevos bajo tierra, mientras que los osos hormigueros espinosos mantienen sus huevos en una bolsa de su barriga. Las crías eclosionan rápidamente, y la madre debe continuar manteniéndolas calientes y secas durante otros cuatro meses.

(a) Ornitorrinco. *Ornithorhynchus anatinus*

(b) Oso hormiguero espinoso. *Tachyglossus aculeatus*

FIGURA 34.31 Los ornitorrincos y los osos hormigueros espinosos son mamíferos que ponen huevos.

Mamíferos > Marsupiales

Las 275 especies de **marsupiales** conocidas viven en Australia y América (**Figura 34.32**) e incluyen a las zarigüeyas, canguros, ualabis y koalas. Aunque las hembras tienen una placenta que alimenta a los embriones durante su desarrollo, las crías nacen tras un breve periodo embrionario y están escasamente desarrolladas. Las crías se arrastran desde la abertura del tracto reproductor de la hembra hasta los pezones de la hembra, donde succionan leche. Permanecen unidas a su madre hasta que crecen lo suficiente como para moverse de forma independiente. Deberías ser capaz de indicar el origen de la placenta y la condición de vivíparo (rasgos que también se encuentran en los mamíferos euterios) en la Figura 34.30.

Didelphis virginiana

FIGURA 34.32 Los marsupiales nacen después de un breve periodo embrionario. Las zarigüeyas son los únicos marsupiales en Norteamérica.

Alimentación Los marsupiales son herbívoros, omnívoros o carnívoros. En muchos casos, la evolución convergente se ha producido en los marsupiales que son increíblemente parecidos a las especies placentarias en cuanto a morfología general y estilo de vida. Por ejemplo, un marsupial denominado lobo de Tasmania que se ha extinguido recientemente era un cazador social de patas largas similar a los lobos grises norteamericanos y del norte de Eurasia. Una especie de marsupiales nativa de Australia se alimenta de hormigas, es parecida al oso hormiguero de Sudamérica, que no es un marsupial y actúa de un modo muy similar a este.

Desplazamiento Los marsupiales se mueven arrastrándose, planeando, caminando, corriendo o saltando.

Reproducción Las crías de los marsupiales pasan más tiempo desarrollándose mientras están enganchados al pezón de su madre que mientras están dentro de su cuerpo alimentados a través de la placenta.

Mamíferos > Euterios (mamíferos placentarios)

Las 4.300 especies aproximadas de **mamíferos placentarios, euterios,** están distribuidas por todo el mundo. Son con diferencia el grupo con más cantidad de especies y más diverso morfológicamente de los mamíferos.

Los biólogos agrupan a los mamíferos placentarios en 18 linajes denominados órdenes. Los seis órdenes con mayor cantidad de especies son los roedores (ratas, ratones y ardillas; 1.814 especies), los murciélagos (986 especies), los insectívoros (erizos, topos, musarañas; 390 especies), los artiodáctilos (cerdos, hipopótamos, ballenas, ciervos, ovejas, ganado; 293 especies), los carnívoros (perros, osos, gatos, comadrejas, focas; 274 especies) y los primates (lémures, monos, chimpancés, seres humanos; 235 especies).

Hylobates lar

FIGURA 34.33 Los euterios son el grupo más diverso y con mayor cantidad de especies de los mamíferos.

Alimentación El tamaño y la estructura de los dientes poseen una estrecha relación con la dieta de los mamíferos placentarios. Los herbívoros poseen grandes dientes planos para triturar las hojas y otro material vegetal grueso; los predadores poseen dientes afilados eficaces para morder y desgarrar carne. Los omnívoros, como los seres humanos, suelen tener varios tipos distintos de dientes. La estructura del tracto digestivo también está correlacionada con la dieta de los mamíferos placentarios. Por ejemplo, en algunos herbívoros, el estómago hospeda organismos unicelulares que digieren la celulosa y otros polisacáridos complejos.

Desplazamiento En los mamíferos placentarios, la estructura de los miembros está muy correlacionada con el tipo de movimiento realizado. Los euterios vuelan, planean, corren, caminan, nadan, escarban o se balancean en los árboles (**Figura 34.33**). Los miembros son reducidos o inexistentes en grupos acuáticos como las ballenas y los delfines, que nadan ondeando sus cuerpos.

Reproducción Los euterios se reproducen por fertilización interna y son vivíparos. Una amplia placenta se desarrolla a partir de la combinación de tejidos maternos y fetales; y en el nacimiento, las crías están mucho más desarrolladas que en los marsupiales; algunos son capaces de caminar o correr minutos después de salir del cuerpo de la madre. Deberías ser capaz de indicar el origen del parto atrasado (mayor desarrollo antes del nacimiento) en la Figura 34.30. Todos los euterios alimentan a sus crías con leche hasta que estas han crecido lo suficiente como para procesar alimentos sólidos. Un periodo prolongado de cuidado paterno, que se extiende más allá de la fase de lactancia, es común ya que las crías aprenden a escapar de los predadores y encuentran alimento por sí mismas.

Reptilia (tortugas, serpientes y lagartos, cocodrilos, pájaros)

Los **reptiles** son un grupo monofilético y representan uno de los dos linajes principales vivos de los amniotas; el otro linaje consta de los extintos reptiles similares a los mamíferos y de los mamíferos actuales. La principal característica distintiva de los linajes de los reptiles y mamíferos es la cantidad y la ubicación de las aberturas laterales del cráneo. Los músculos de la mandíbula que posibilitan sofisticados movimientos al morder y masticar pasan a través de estas aberturas y se unen a los huesos en la parte superior del cráneo.

Algunas características permiten la adaptación de los reptiles a la vida en la tierra. Su piel es impermeable gracias a una capa de escamas de la proteína denominada queratina, que también es uno de los principales componentes del pelaje de los mamíferos. Los reptiles respiran aire mediante unos pulmones bien desarrollados y ponen huevos amnióticos con cáscara que resisten la desecación. En las tortugas, el huevo posee una cáscara curtida; en otros reptiles, la cáscara está hecha de duro carbonato cálcico. La fertilización es interna, porque el esperma y el huevo deben encontrarse y formar el cigoto antes de que se formen la membrana amniótica y la cáscara. Si la fertilización fuera externa, el esperma tendría que atravesar la cáscara y el amnios para alcanzar la célula del huevo.

Los reptiles incluyen a los dinosaurios, pterosaurios (reptiles voladores), mosasaurios (reptiles marinos) y otros linajes extintos que empezaron a prosperar hace unos 250 millones de años hasta su extinción masiva de finales del Cretácico, hace 65 millones de años. Actualmente los reptiles están representados por cuatro linajes principales, tradicionalmente reconocidos como subclases: (1) las tortugas, (2) las serpientes y lagartos, (3) los cocodrilos y caimanes, y (4) los pájaros (**Figura 34.34**). Exceptuando a los pájaros, todos estos grupos son **ectotérmicos** («captan el calor del exterior»), lo que significa que sus individuos no usan calor generado internamente para regular su temperatura corporal. Sin embargo, sería un error concluir que los reptiles distintos de los pájaros no regulan su temperatura corporal cuidadosamente. Los reptiles toman el sol, buscan la sombra y tienen otros comportamientos para mantener su temperatura corporal a un nivel adecuado.

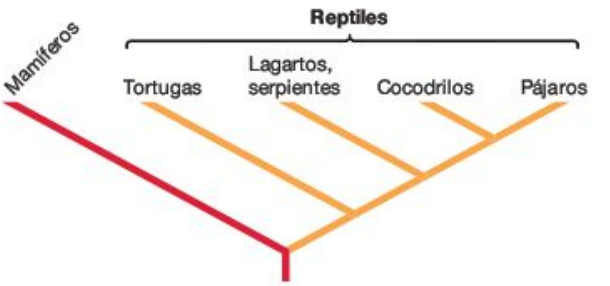


FIGURA 34.34 Los reptiles son un grupo monofilético.

Reptiles > Testudinos (tortugas)

Las 300 especies de tortugas conocidas habitan en medios de agua dulce, agua salada y en el medio terrestre por todo el mundo. Los testudinos se distinguen por poseer una concha compuesta por placas óseas, cubiertas con un material similar en composición a las uñas de los seres humanos, que se fusionan hasta las vértebras y costillas (**Figura 34.35**).

Deberías ser capaz de indicar el origen de la concha de la tortuga en la Figura 34.34. El cráneo de las tortugas es una versión muy modificada del cráneo de otros reptiles. Las tortugas carecen de dientes, pero su mandíbula y el cráneo inferior forman un pico óseo.

Alimentación Las tortugas son carnívoras (se alimentan de cualquier animal que capturan y engullen) o herbívoras. También pueden ser carroñeras. La mayoría de las tortugas marinas son carnívoras. Por ejemplo, las tortugas laúd se alimentan principalmente de medusas, y solo se ven afectadas parcialmente por los cnidocitos de aguijones de las medusas (véase Capítulo 32). En cambio, las especies del linaje de las tortugas de tierra denominadas tortugas terrestres se alimentan de plantas.

Desplazamiento Las tortugas nadan, caminan o escarban. Las especies acuáticas suelen tener pies modificados que funcionan como aletas.

Reproducción Todas las tortugas son ovíparas. Excavan un nido antes de depositar los huevos y no cuidan a sus crías. A menudo, el sexo de una cría de tortuga no está determinado por cromosomas sexuales. En lugar de eso, en muchas especies el género está determinado por la temperatura a la que se desarrolla el huevo. Las elevadas temperaturas producen machos la mayoría de las veces, mientras que las bajas temperaturas suelen producir hembras.

Testudo pardalis

FIGURA 34.35 Las tortugas poseen una concha formada por placas óseas.

Reptiles > Lepidosauros (lagartos, serpientes)

La mayoría de los lagartos y serpientes son pequeños reptiles con cuerpos alargados y piel escamosa. La mayoría de los lagartos poseen patas articuladas bien desarrolladas, pero las serpientes carecen de miembros (**Figura 34.36**). La hipótesis de que las serpientes evolucionaron de ancestros con extremidades está parcialmente respaldada por la presencia de huesos vestigiales de la cadera y las patas en las boas y pitones. Actualmente viven unas 7.000 especies de lagartos y serpientes. Deberías ser capaz de indicar el origen de la piel escamosa en la Figura 34.34.

Alimentación Los pequeños lagartos se alimentan de insectos. Aunque la mayoría de las especies de los grandes lagartos son herbívoros, el varano monitor de 3 m de longitud de la isla de Komodo es un predador que mata y come ciervos. Las serpientes son carnívoras; algunas dominan a sus presas inyectando veneno a través de sus dientes modificados denominados colmillos. Las serpientes se alimentan principalmente de pequeños mamíferos, anfibios e invertebrados, que engullen enteros, primero la cabeza normalmente.

Desplazamiento Los lagartos se arrastran o corren con sus cuatro miembros. Las serpientes y los lagartos sin miembros escarban en el suelo, se arrastran por el suelo o escalan árboles ondeando sus cuerpos.

Reproducción Aunque la mayoría de los lagartos y serpientes ponen huevos, muchos son ovovivíparos. La mayoría de las especies se reproducen sexualmente, pero la reproducción asexual (mediante la producción de huevos por mitosis) se conoce en seis grupos de lagartos y un linaje de serpientes.

Morelia viridis

FIGURA 34.36 Las serpientes son predadores sin extremidades.

Reptiles > Crocodilios (cocodrilos, caimanes)

Solo se conocen 24 especies de cocodrilos y caimanes. La mayoría son tropicales y viven en medios de agua dulce o salada. Poseen ojos ubicados en la parte superior de la cabeza y ventanas nasales en la parte superior del largo hocico, adaptaciones que les permiten permanecer semisumergidos en el agua largos periodos de tiempo (**Figura 34.37**).

Alimentación Los crocodilios son predadores. Sus mandíbulas están llenas de dientes cónicos que son sustituidos continuamente a medida que estos se caen durante la alimentación. El método habitual que utilizan para cazar pequeñas presas son los mordiscos en la pared corporal. Normalmente dominan a las grandes presas por ahogamiento. Los crocodilios se alimentan de anfibios, tortugas, peces, pájaros y mamíferos.

Desplazamiento Los crocodilios y caimanes caminan o corren por la tierra. En el agua, nadan con la ayuda de sus grandes colas musculares.

Reproducción Aunque los crocodilios son ovíparos, el cuidado de los padres es largo. Los huevos se ponen en nidos cubiertos de tierra que son vigilados por los padres. Cuando las crías del interior de los huevos empiezan a vocalizar, los padres las sacan del huevo y llevan a las crías, que acaban de salir del huevo, dentro de la boca hasta una zona cerca del agua. Las crías de crocodilio pueden cazar justo al salir del huevo, pero permanecen cerca de su madre hasta los tres años.
Deberías ser capaz de indicar el origen del largo cuidado de los padres, que también se produce en los pájaros (y dinosaurios), en la Figura 34.34.

Alligator mississippiensis

FIGURA 34.37 Los caimanes están adaptados a la vida acuática.

Reptiles > Aves

El registro fósil proporciona una evidencia concluyente de que los pájaros descienden de un linaje de los dinosaurios que tenía un rasgo único: **plumas.** En los dinosaurios, se piensa que las plumas funcionaban como aislamiento y en demostraciones de cortejo o agresividad. En los pájaros, las plumas aíslan y se utilizan como demostración, pero también proporcionan la propulsión, energía y conducción necesarias para el huevo. Los pájaros presentan muchas otras adaptaciones que posibilitan el vuelo, incluidos los grandes músculos del pecho utilizados para batir las alas. El cuerpo de los pájaros es ligero porque tienen una reducida cantidad de huesos y órganos y porque sus huesos huecos están llenos de sacos de aire unidos a los pulmones. En vez de dientes, los pájaros poseen un pico córneo. Son endodermos, lo que significa que poseen un elevado índice metabólico y que utilizan el calor producido, junto con el aislamiento proporcionado por las plumas, para mantener una temperatura corporal constante. En la actualidad, las 9.100 especies vivas de pájaros ocupan prácticamente todos los hábitats, incluido el océano abierto (**Figura 34.38**). Deberías ser capaz de indicar el origen de las plumas, la endotermia y el vuelo en la Figura 34.34.

Alimentación Los pájaros herbívoros suelen alimentarse de néctar o semillas. La mayoría de los pájaros son omnívoros, aunque muchos son predadores que capturan insectos, pequeños mamíferos, peces, otros pájaros, lagartos, moluscos o crustáceos. El tamaño y la forma del pico de un pájaro están estrechamente relacionados con su dieta. Por ejemplo, las especies depredadoras como los halcones poseen picos afilados con forma de garfio; los pinzones y otros que se alimentan de semillas poseen picos cortos y fornidos que pueden romper las semillas y cascar las nueces; las especies que se alimentan de peces, como la gran garza azul, poseen picos con forma de arpón.

Desplazamiento Aunque la falta de capacidad de vuelo se ha desarrollado repetidamente durante la evolución de los pájaros, casi todas las especies pueden volar. El tamaño y la forma de las alas de los pájaros están muy relacionados con el tipo de vuelo que presentan. Los pájaros que planean poseen alas finas y largas; las especies especializadas en despegues explosivos y vuelos cortos poseen alas cortas y fornidas. Muchos pájaros marinos son eficientes nadadores, que utilizan sus pies palmeados para remar o que baten sus alas para «volar» debajo del agua. Los pájaros que habitan en la tierra, los avestruces y los faisanes, pueden correr largas distancias a una gran velocidad.

Reproducción Los pájaros son ovíparos, pero los padres cuidan a sus crías durante largos periodos. En la mayoría de las especies, uno de los padres o los dos construyen un nido e incuban los huevos. Tras la eclosión de los huevos, los padres alimentan a las crías hasta que son lo suficientemente grandes como para volar y encontrar alimento por sí mismos.

Diomedea melanophris

FIGURA 34.38 Los pájaros son descendientes de los dinosaurios con plumas.

34.6 Linajes clave: la expansión de los homininos

Aunque los seres humanos ocupan una diminuta rama en el árbol de la vida, hay gran cantidad de investigaciones sobre los orígenes del hombre. Esta sección es una introducción al linaje de los mamíferos, denominado primates, el registro fósil de los ancestros de los seres humanos, y está datado según las relaciones entre la población de seres humanos que vive actualmente.

Primates

El linaje de los primates consta de dos grupos principales: los prosimios y los antropoides. Los **prosimios** («antes que los monos») están formados por los lémures, que se encuentran en Madagascar, y los tarseros, lémures y loris de África y Asia meridional. La mayoría de los prosimios viven en los árboles y son nocturnos (**Figura 34.39a**). Los Anthropoidea o **antropoides** («como los seres humanos») incluyen a los monos del

(a) Los prosimios son pequeños primates que viven en los árboles. *Loris tardigradus*

(b) Los monos del Nuevo Mundo son antropoides. *Ateles geoffroyi*

FIGURA 34.39 Hay dos linajes principales de primates. (a) Los prosimios viven en África, Madagascar y Asia del Sur. **(b)** Los antropoides incluyen a los monos del Viejo Mundo, a los monos del Nuevo Mundo y a los grandes simios.

Nuevo Mundo que se encuentran en América Central y en América del Sur, los monos del Antiguo Mundo que viven en África y en las regiones tropicales de Asia, los gibones de los trópicos asiáticos, y los Hominidae, o los **grandes simios,** como orangutanes, gorilas, chimpancés y seres humanos (**Figura 34.39b**). El árbol filogenético de la **Figura 34.40** muestra las relaciones evolutivas entre estos grupos.

Los **primates** se distinguen por poseer los ojos situados en la parte delantera de la cara. Los ojos que miran hacia delante proporcionan una percepción de mayor profundidad que los ojos situados a los lados de la cara. Los primates también tienden a poseer manos y pies eficaces para agarrar, uñas aplanadas en vez de garras en los dedos de pies y manos, un cerebro grande en relación con el tamaño total del cuerpo, un comportamiento social complejo y un periodo de cuidado de las crías más largo.

El linaje de la Figura 34.40 que está formado por los grandes simios, incluidos los seres humanos, se conoce como Hominidae u **homínidos.** Según extensas comparaciones de datos de la secuencia de DNA, queda claro que los seres humanos están más estrechamente relacionados con los chimpancés y que nuestros parientes vivos más cercanos son los gorilas.

En comparación con la mayoría de los tipos de primates, los grandes simios poseen cuerpos relativamente grandes y largos brazos, patas cortas y carecen de rabo. Aunque todas las especies de grandes simios exceptuando a los orangutanes viven principalmente en la tierra, poseen distintas formas de caminar. Cuando los orangutanes están sobre el suelo, ocasionalmente caminan presionando los nudillos contra el suelo. No obstante, es más común que caminen con los puños, es decir, presionando el reverso de las manos contra el suelo. En cambio, los gorilas y chimpancés solo caminan con los nudillos. A veces también se levantan sobre sus dos patas, normalmente para mostrar alguna agresión. Los seres humanos son los únicos grandes simios totalmente **bípedos** («dos pies»), lo que significa que caminan levantados sobre sus dos patas. De hecho, el bipedismo es la característica derivada compartida que define al grupo de los denominados homininos. Los Hominidae (**homininos**) son un grupo monofilético formado por el *Homo sapiens* y por más de una docena de parientes bípedos extintos.

Seres humanos fósiles

Según el registro fósil, el ancestro común que comparten los chimpancés y los seres humanos vivía en África hace unos 7 millones de años. Como grupo, todas las especies pertene-

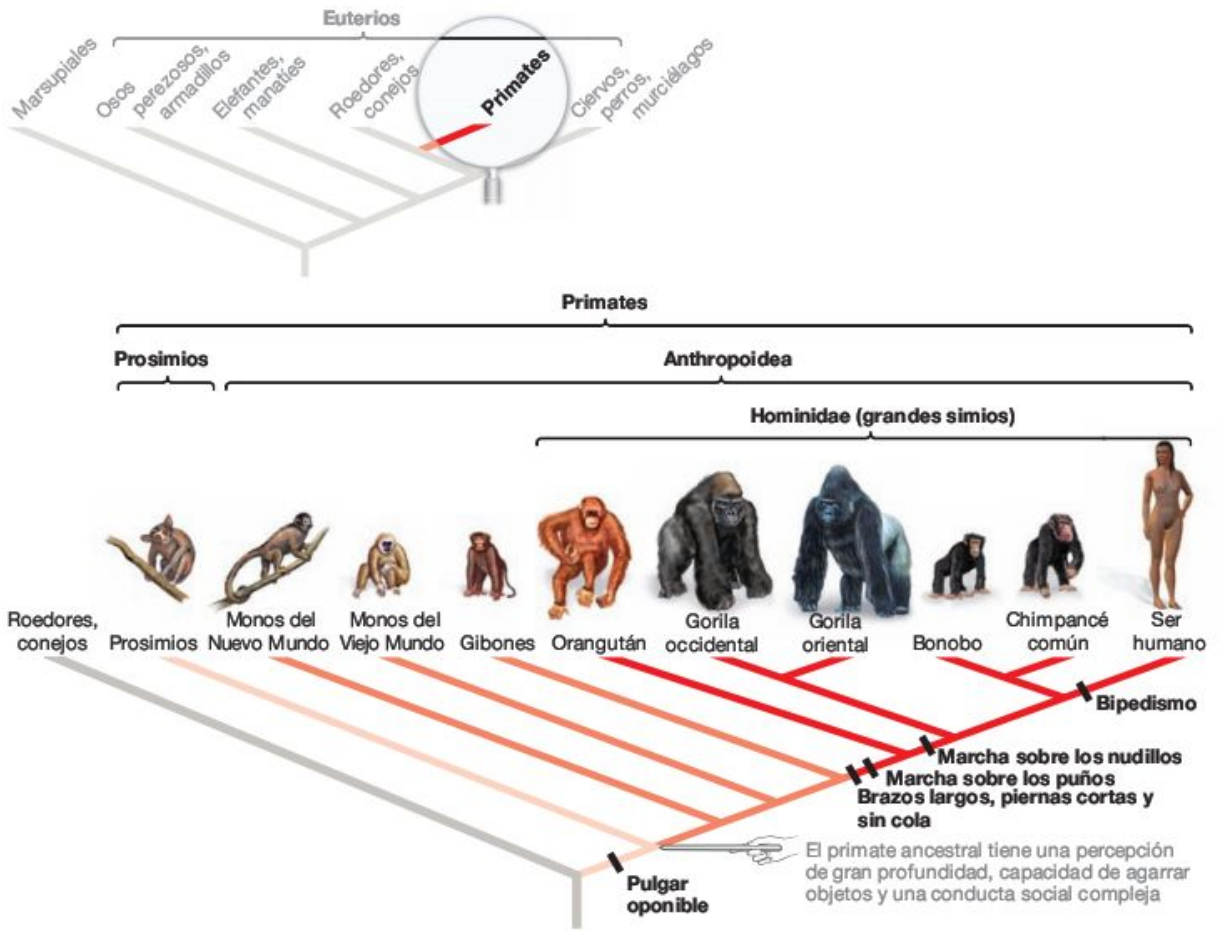


FIGURA 34.40 Filogenia de los monos y los grandes simios. Estimación del árbol filogenético según extensos datos de secuencias de DNA. Según el registro fósil, los seres humanos y los chimpancés comparten un ancestro común que data de hace 6-7 millones de años.

cientes a la rama que conducen a los seres humanos contemporáneos se consideran homininos.

El registro fósil de los homininos, a pesar de no estar tan completo como desearían los investigadores, está mejorando rápidamente. Se han encontrado unas 14 especies hasta la fecha, y cada año de descubren nuevos fósiles que aportan información al debate sobre la ascendencia de los seres humanos. Aunque la nomenclatura de las especies de hominino, así como la interpretación de sus características, continúa siendo muy controvertida, la mayoría de los investigadores están de acuerdo en que estas pueden organizarse en cuatro grupos:

1. ***Australopithecus*** Hasta ahora se han identificado cuatro especies de pequeños simios llamados australopitecinos grráciles (**Figura 34.41a**). El adjetivo *grácil* (o «menudo») es adecuado, porque estos organismos estaban ligeramente formados. Los machos adultos medían unos 1,5 m de altura y pesaban 36 kg aproximadamente. El género denominado *Australopithecus* («simio meridional») se inspiraba en los primeros especímenes, que vinieron de Sudáfrica. Varios linajes evidentes respaldan la hipótesis de que los australopitecinos grráciles eran bípedos. Por ejemplo, el agujero de la parte trasera de su cráneo donde la médula espinal se conecta al cerebro está orientado hacia abajo, justo como en nuestra especie, *Homo sapiens*. En los chimpancés, gorilas y otros vertebrados que caminan sobre cuatro patas, este agujero está orientado hacia atrás.
2. ***Paranthropus*** Tres especies se agrupan en el género *Paranthropus* («aparte de los seres humanos»). Al igual que los australopitecinos grráciles, estos robustos australopitecinos eran bípedos. No obstante, eran mucho más fornidos que las formas grráciles; más o menos de la misma altura, pero con un peso estimado de 8-10 kg más que la media. Además, su cráneo era mucho más ancho y más robusto (**Figura 34.41b**). Las tres especies poseían grandes mejillas y mandíbulas, pómulos muy grandes y una cresta sagital, un reborde óseo en la parte superior del cráneo. Puesto que los músculos de la mandíbula se unen a la cresta sagital y a los pómulos, los investigadores concluyeron que estos organismos tenían una tremenda potencia de mordedura y se alimentaban cascando grandes semillas o material vegetal áspero. A una especie se la apoda «humano cascanueces». El nombre *Paranthropus* se inspira en la hipótesis de que las tres especies conocidas son un grupo monofilético que era una rama lateral durante la evolución de los seres humanos; un linaje independiente que se extinguió.
3. Las primeras especies ***Homo*** del género *Homo* se denominan **seres humanos.** Como muestra la **Figura 34.41c**, las especies de este género poseen una cara más plana y más estrecha, mandíbulas y dientes más pequeños y un cráneo mayor que en los primeros homininos. (El **cráneo** es la parte de la cabeza que encierra el cerebro). La aparición de los primeros miembros del género *Homo* en el registro fósil coincide en gran medida con la aparición de las herramientas hechas de piedra labrada, la mayoría de las cuales se interpretan como hachas o cuchillos de mano. Aunque el registro fósil no descarta la posibilidad de que los *Paranthropus* fabricasen herramientas, muchos investigadores favorecen la hipótesis de que fabricación extensiva de herramientas era un rasgo de diagnóstico de los primeros *Homo*.

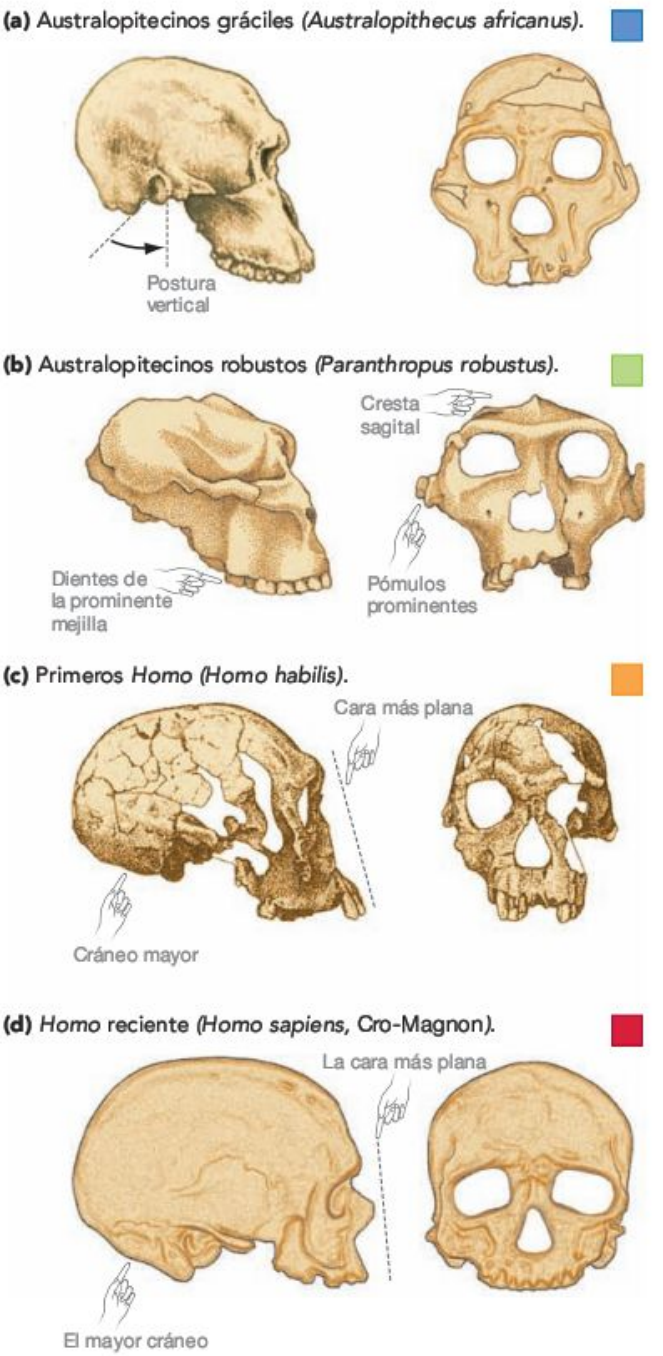


FIGURA 34.41 Los homininos africanos comprenden cuatro grupos principales.

PREGUNTA El cerebro está organizado como aparece en el registro fósil, desde el más antiguo hasta el más reciente; de la (a) a la (d). ¿Cómo cambiaron la frente y el borde de las cejas de los homininos a través del tiempo?

TABLA **34.1** **Características de homininos seleccionados**

Especies	Ubicación de los fósiles	Volumen medio estimado del cráneo (cm^3)	Tamaño corporal medio estimado (kg)	¿Asociada con las herramientas de piedra?
Australopithecus afarensis	África	450	36	no
A. africanus	África	450	36	no
Paranthropus boisei	África	510	44	¿no?
Homo habilis	África	550	34	sí
H. ergaster	África	850	58	sí
H. erectus	África, Asia	1.000	57	sí
H. heidelbergensis	África, Europa	1.200	62	sí
H. neanderthalensis	Oriente Próximo, Europa, Asia	1.500	76	sí
H. floresiensis	Flores (Indonesia)	380	28	sí
H. sapiens	Oriente Medio, Europa, Asia	1.350	53	sí

4. ***Homo* reciente** Las especies de *Homo* datan de hace 1,2 millones de años hasta el presente. Como muestra la **Figura 34.41d,** estas especies poseen caras incluso más planas, dientes más pequeños y carcasas cerebrales mayores que las especies *Homo* anteriores. Por ejemplo, el fósil de 30.000 años de la figura es de una población de *Homo sapiens* (nuestra especie) denominada **Cro-Magnon.** Los hombres de Cro-Magnon eran pintores y escultores expertos que enterraban a sus muertos en tumbas cuidadosamente preparadas. También hay evidencias de que otra especie, los **neandertales** *(Homo neanderthalensis)* creaban arte y enterraban a sus muertos de forma ceremonial. Aunque, quizá, el *Homo* reciente más imponente sea el *H. floresiensis*. Esta especie tan solo se ha encontrado en la isla de Flores (Indonesia), que era también el hogar de una especie de elefantes enanos. Los *H. floresiensis* consistían en individuos que poseían cráneos más pequeños que los de los australopitecinos grácilesy medían 1 m de altura aproximadamente. Los descubrimientos fósiles sugieren que las especies habitaban en la isla desde hace entre 100.000 y 12.000 años atrás y que los elefantes enanos eran su principal fuente de alimento.

La **Tabla 34.1** resume datos del rango geográfico, del volumen del cráneo y el tamaño corporal de las especies seleccionadas de estos cuatro grupos. La **Figura 34.42** proporciona el intervalo de tiempo de cada especie en el registro fósil. Aunque los investigadores carecen de una sólida comprensión de las relaciones filogenéticas entre las especies de hominino, hay algunos puntos claros entre los datos disponibles. En primer lugar, la característica derivada y compartida que define a los homininos es el bipedismo. En segundo lugar, varias especies del linaje estuvieron presentes simultáneamente durante la mayor parte de la evolución de los homininos. Por ejemplo, hace unos 1,8 millones de años, podría haber habido incluso cinco especies de hominino vivas en las zonas oriental y meridional de África. Puesto que se han encontrado fósiles de más de una especie en la misma ubicación geográfica en estratos rocosos de la misma edad, es casi seguro que distintas especies de hominino vivieron en contacto físico. Finalmente, en comparación con los australopitecinos grácilesy robustos, y los grandes simios, las especies del género *Homo* poseen cerebros extremadamente grandes en relación con su tamaño corporal global.

¿Por qué desarrollaron los seres humanos cerebros tan grandes? La principal hipótesis que responde a esta pregunta es que los primeros *Homo* empezaron a utilizar un lenguaje

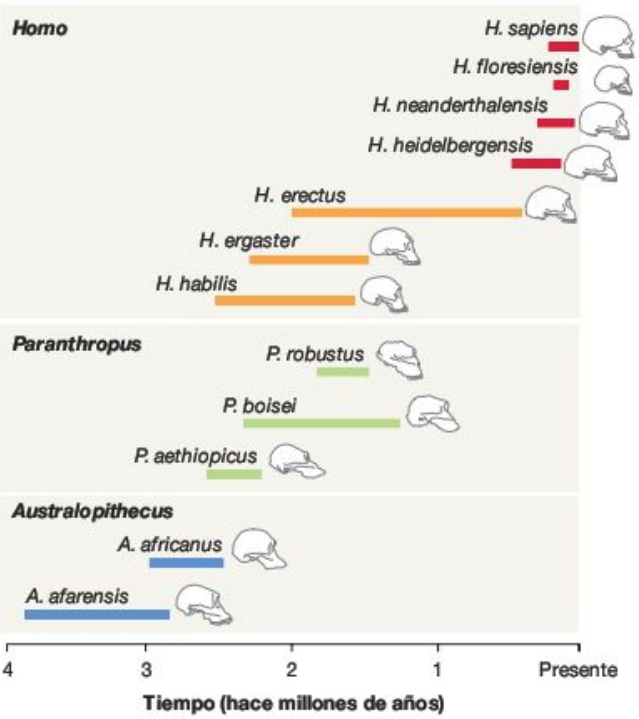


FIGURA 34.42 Línea de tiempo de la evolución de los seres humanos. Trazado de las edades de homininos fósiles seleccionados.

PREGUNTA ¿Cuántas especies de homininos existían hace 2,2 millones de años? ¿Y hace 1,8 millones de años? ¿Y hace 100.000 años?

oral simbólico al iniciar un mayor uso de herramientas. Lo lógico aquí es que el incremento en la fabricación de herramientas y en el uso del lenguaje activase la selección natural en cuanto a capacidad de razonar y comunicarse, lo que requería un cerebro mayor. Para respaldar esta hipótesis, los investigadores indican que, en relación con las zonas cerebrales de otros homininos, las zonas cerebrales responsables del lenguaje aumentaron de tamaño en las primeras especies *Homo*. Existe una evidencia fósil incluso más sólida para el incremento en el uso del discurso en el *Homo neanderthalensis* y en los primeros *Homo sapiens:*

- El hueso hioides es más pequeño en la laringe de los seres humanos modernos y soporta los músculos utilizados en el discurso. En los neandertales y los primeros *Homo sapiens,* el hioides es muy distinto en tamaño y forma al de los chimpancés. Recientemente, los investigadores encontraron un hioides intacto asociado a un individuo neandertal de 60.000 años de edad, y demostraba ser prácticamente idéntico al hioides de los seres humanos modernos.
- Los *Homo sapiens* colonizaron Australia en barca hace unos 60.000-40.000 años. Los investigadores sugieren que una expedición de ese tipo no pudo planearse y llevarse a cabo sin un discurso simbólico.

En resumen, el *Homo sapiens* es el único superviviente de una radiación adaptativa que tuvo lugar en los últimos 7 millones de años. A partir de un ancestro común compartido con los chimpancés, los homininos desarrollaron la capacidad de caminar erectos, fabricar herramientas y hablar.

La hipótesis «fuera de África»

Los primeros fósiles de nuestra propia especie, *Homo sapiens,* aparecen en rocas africanas que datan de hace unos 195.000 años. Desde entonces, durante unos 130.000 años, el registro fósil indica que nuestra especie ocupó África mientras que el *H. neanderthalensis* residía en Europa y en Oriente Próximo. Hay pruebas que sugieren que el *H. erectus* puede haber estado aún presente en Asia en aquel momento. Entonces, en las rocas que datan de hace 60.000–30.000 años, los fósiles de *H. sapiens* se encuentran por Europa, Asia, África y Australia. El *H. erectus* ya había desaparecido en ese momento, y el *H. neanderthalensis* se extinguió tras coexistir con el *H. sapiens* en Europa durante, quizá, mil años.

Las filogenias del *H. sapiens* estimadas con los datos de la secuencia de DNA concuerdan con el patrón del registro fósil. En los árboles filogenéticos que muestran las relaciones entre las poblaciones de seres humanos vivas actualmente, los primeros linajes en desviarse conducen a las poblaciones descendientes que viven en África actualmente (**Figura 34.43**). Según esta observación, puede deducirse que la población ancestral de seres humanos modernos también vivía en África. El árbol muestra que los linajes fueron desviándose posteriormente para formar tres grupos monofiléticos. Puesto que las poblaciones de cada uno de estos clados viven en un área distinta, se cree que los tres linajes descienden de tres ondas de migración principales que se produjeron a medida que una población de *Homo sapiens* se dispersó desde el este de África hasta (1) el norte de África, Europa y Asia central, (2) el noreste de Asia y América y (3) el sureste de Asia y el Pacífico Sur (**Figura 34.44**). En resumen, los datos sugieren que (1) los seres humanos modernos tienen su origen en África y que (2) una población que abandonó África se dividió en tres amplios grupos, que se dispersaron después por todo el mundo.

Este escenario para la evolución del *H. sapiens* se denomina la **hipótesis «fuera de África».** Sostiene que el *H. sapiens* evolucionó independientemente de las especies europeas y asiáticas anteriores de *Homo*, lo que significa que no había cruce entre los *H. sapiens* y los neandertales, *H. erectus* o *H. floresiensis*. Dicho de otra forma, la hipótesis «fuera de África» propone que el *H. sapiens* evolucionó con sus rasgos distintivos en África y, a continuación, se dispersó por el mundo.

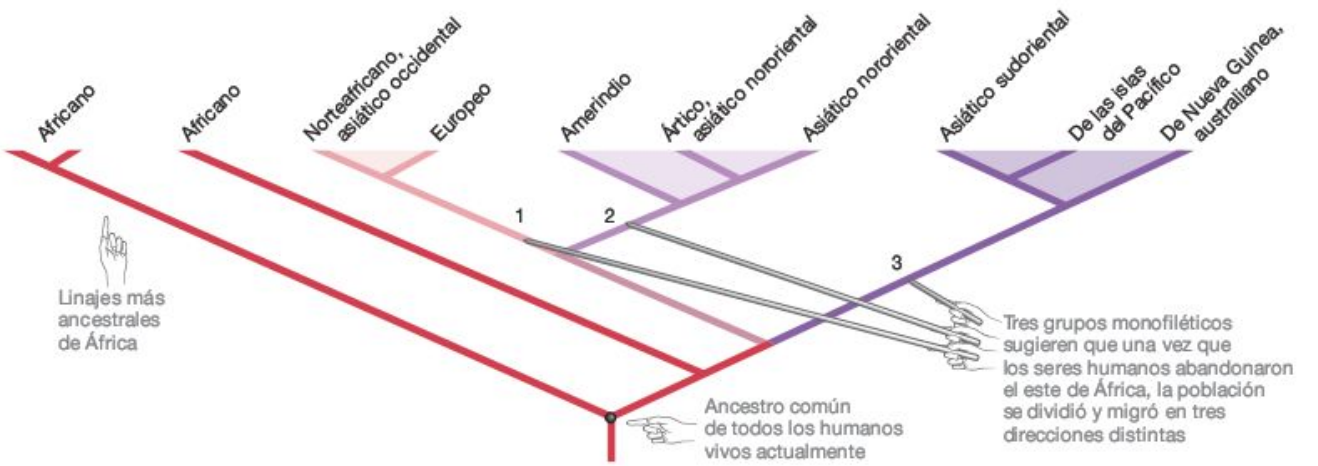


FIGURA 34.43 Filogenia de las poblaciones humanas vivas actualmente. Filogenia de las poblaciones de seres humanos contemporáneos, según se estima a partir de los datos de secuencias de DNA.

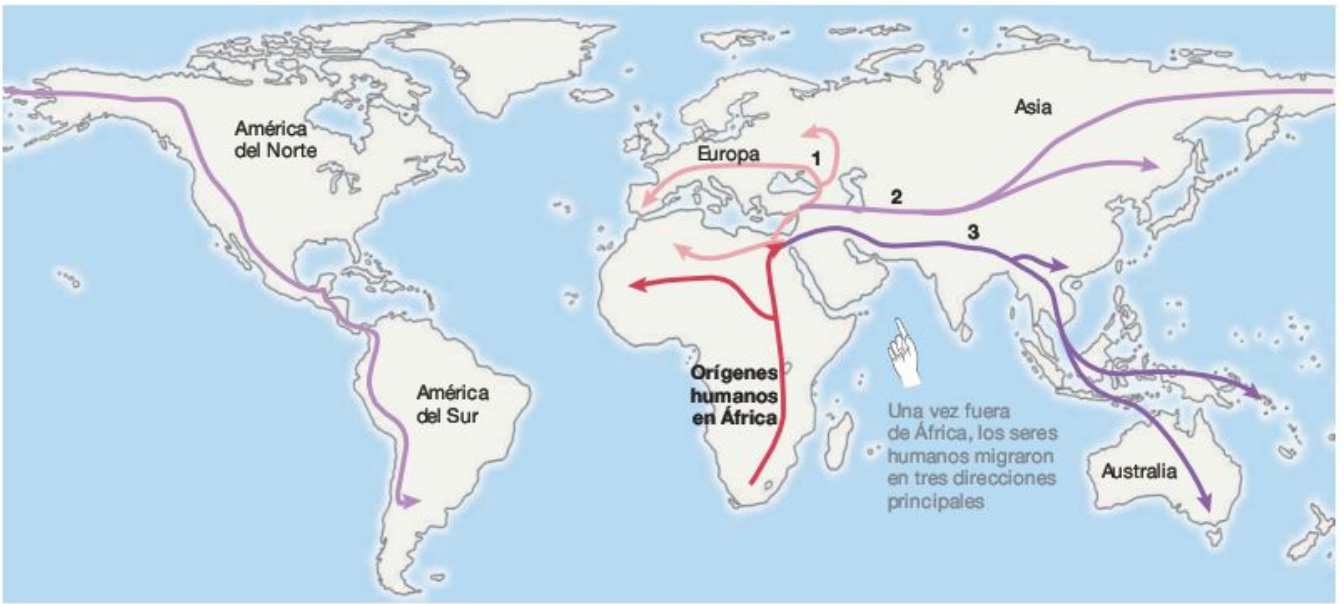


FIGURA 34.44 El *Homo sapiens* tiene su origen en África y se extendió por todo el mundo. La filogenia de la Figura 34.43 respalda la hipótesis de que los seres humanos tuvieron su origen en África y se expandieron a través de tres migraciones principales: al sureste de Asia y las islas del Pacífico, a Europa y al noreste de Asia y el Nuevo Mundo.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los linajes de deuteróstomos con mayor número de especies son los equinodermos y los grupos de vertebrados denominados peces óseos y los tetrápodos.

Los equinodermos, los peces óseos y los tetrápodos también son los predadores y herbívoros de gran envergadura más importantes de medios marinos y terrestres.

Deberías ser capaz de describir cómo serían las cadenas alimenticias en los medios acuáticos y terrestres si no existiesen los equinodermos, los peces óseos ni los tetrápodos.

Los equinodermos y los vertebrados poseen planes corporales únicos. Los equinodermos son radialmente simétricos en su fase adulta y poseen un sistema vascular hidráulico. Todos los vertebrados tienen un cráneo y un endoesqueleto extensible de hueso o cartílago.

Las larvas de los equinodermos son bilateralmente simétricas, pero se metamorfosean en adultos radialmente simétricos. Su sistema vascular hidráulico está formado por tubos y cámaras llenos de líquido y se extienden desde la pared corporal en proyecciones denominadas podios. Los podios pueden extenderse y retraerse en respuesta a las contracciones musculares que mueven los líquidos dentro del sistema vascular hidráulico.

Los cordados se distinguen por la presencia de una notocorda, una cuerda nerviosa dorsal hueca, hendiduras branquiales faríngeas y una cola muscular que se extiende más allá del ano. Los vertebrados se distinguen por la presencia de un cráneo, la mayoría de las especies también poseen vértebras. En grupos de vertebrados más derivados, el plan corporal se caracteriza por un endoesqueleto extenso compuesto de hueso.

Deberías ser capaz de dibujar una estrella de mar y un cefalocordado, así como de etiquetar aspectos del plan corporal que se califica como sinapomorfias.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Deuterostome Diversity

La diversificación de los equinodermos se produjo por la evolución de unos apéndices llamados podios; la diversificación de los vertebrados se produjo por la evolución de la mandíbula y las extremidades.

La mayoría de los equinodermos se mueven mediante sus podios, y muchas especies se alimentan de partículas en suspensión, partículas depositadas o actúan como predadores con la ayuda de sus podios.

Los peces óseos y los tetrápodos utilizan sus mandíbulas para morder el alimento, el cual procesan con los dientes. Las especies de ambos grupos se mueven cuando los músculos unidos a sus endoesqueletos se contraen o se relajan. Los tetrápodos pueden moverse en la tierra, porque sus miembros les permiten caminar, correr o volar. La evolución del huevo amniótico permitió a los tetrápodos poner huevos en la tierra. El cuidado por parte de los progenitores era una adaptación importante en algunos grupos de peces óseos y tetrápodos, especialmente los mamíferos.

Deberías ser capaz de explicar por qué las adaptaciones al movimiento y alimentación eficaces llevaron al éxito evolutivo en cuanto a cantidad y diversidad de especies en los equinodermos y vertebrados.

Los seres humanos son una diminuta ramita dentro del árbol de la vida y junto a los chimpancés divergieron de un ancestro común que vivió en África hace 6-7 millones de años. Desde entonces, han existido al menos 14 especies similares.

El registro fósil de los últimos 3,5 millones de años contiene a menos 14 especies distintas de homininos. Algunos de estos organismos vivieron en África al mismo tiempo, y algunos linajes se extinguieron sin dejar poblaciones descendientes. Así, el *Homo sapiens* es el único representante superviviente de una radiación adaptativa. La filogenia de seres humanos vivos, basada en comparaciones de secuencias de DNA, concuerda con el registro fósil de que el *H. sapiens* se originó en África y se extendió más tarde por Europa, Asia y América. Las secuencias de DNA recuperadas de los huesos fosilizados del *H. neanderthalensis* sugieren que el *H. sapiens* sustituyó a esta especie en Europa sin cruce entre ellas.

Deberías ser capaz de describir las evidencias que respaldan la hipótesis de que habían coexistido varias especies de hominino y que el *Homo sapiens* se originó en África.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. Si encontrases un organismo en una playa, ¿qué características te permitirían afirmar que se trata de un equinodermo?
   a. Adultos radialmente simétricos, púas y la presencia de pies tubulares.
   b. Notocorda, cuerda nerviosa dorsal hueca, hendiduras branquiales faríngeas y una cola muscular.
   c. Exoesqueleto y tres pares de apéndices; regiones de cuerpo (tronco) y cabeza diferenciadas.
   d. Boca que se forma en segundo lugar (después del ano) durante la gastrulación.
2. ¿Cuál es el rasgo distintivo de los vertebrados?
   a. Cráneo.
   b. Mandíbula.
   c. Endoesqueleto óseo.
   d. Endoesqueleto cartilaginoso.
3. ¿Por qué son importantes las mandíbulas faríngeas que se encuentran en muchos peces óseos?
   a. Permiten que la mandíbula principal sea protrusible (extensible).
   b. Posibilitan a los individuos succionar alimento hacia la boca.
   c. Dan lugar a los dientes que se encuentran en los principales huesos de la mandíbula.
   d. Ayudan a procesar el alimento.
4. ¿Cuál de los siguientes linajes forma los aminotas vivos?
   a. Reptiles y mamíferos.
   b. Peces vivíparos.
   c. Sapos, salamandras y caecilias.
   d. Peces agnatos, lampreas y peces cartilaginosos (tiburones y rayas).
5. ¿Cuáles de los siguientes procesos no se realizan en los peces cartilaginosos ni en los peces óseos?
   a. Fertilización interna y condiciones de vivíparo u ovovivíparo.
   b. Fertilización externa y condición de ovíparo.
   c. Formación de una placenta.
   d. Alimentación de las crías.
6. La mayoría de las especies de homininos se conocen solo de África. ¿Qué especies se han encontrado también en otras partes del mundo?
   a. Primeros *Homo* (*H. habilis* y *H. ergaster*).
   b. *H. erectus*, *H. neanderthalensis* y *H. floresiensis*.
   c. Australopitecinos gráciles.
   d. Australopitecinos robustos.

Respuestas: 1. a; 2. a; 3. d; 4. a; 5. d; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica el funcionamiento del sistema vascular hidráulico de los equinodermos como tipo de esqueleto hidrostático.
2. Enumera los cuatro rasgos morfológicos que distinguen a los cordados. ¿Cómo influyen estos rasgos en la locomoción y alimentación de las larvas y los adultos?
3. Describe la evidencia que respalda que las mandíbulas evolucionaron a partir de los arcos branquiales en los peces.
4. Describe la evidencia que respalda la hipótesis de que los miembros de los tetrápodos evolucionaron a partir de las aletas de los peces de aletas lobuladas.
5. En el texto se afirma que «el *Homo sapiens* es el único superviviente de una radiación adaptativa que tuvo lugar en los últimos 7 millones de años». ¿Estás de acuerdo con esta afirmación? ¿Por qué? Identifica las tres tendencias principales de la evolución de los homininos, y propón una hipótesis para explicar cada una de ellas.
6. Explica la mejora que supuso para la supervivencia de las crías de los mamíferos la evolución de la placenta y la lactancia. A lo largo de la vida, ¿por qué se espera que las hembras de los mamíferos produzcan menos huevos que las hembras de los peces?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

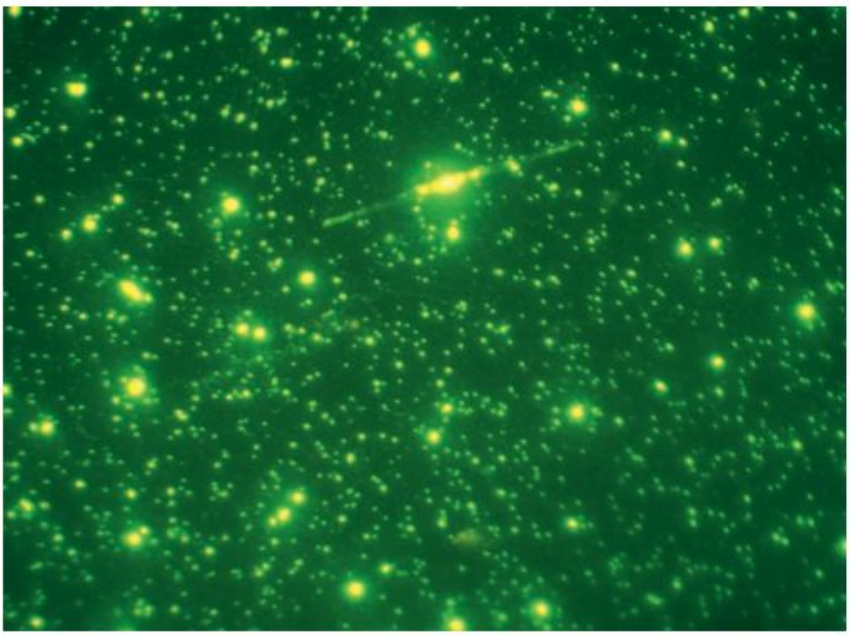
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe las condiciones en las cuales es posible que una especie nueva de *Homo* evolucione a partir de las poblaciones actuales de *H. sapiens*.
2. Compara y contrasta las adaptaciones que activaron la diversificación de los tres linajes animales con mayor cantidad de especies: moluscos, artrópodos y vertebrados.
3. Los hábitats acuáticos ocupan el 73 por ciento de la superficie de la Tierra. ¿Cómo se relaciona este hecho con el éxito de los peces óseos? ¿Cómo se relaciona con el éxito de los celacantos y de otros peces de aletas lobuladas?
4. Los mamíferos y los pájaros son endotérmicos. ¿Heredaron este rasgo de un ancestro común? ¿O la endotermia evolucionó independientemente en estos dos linajes? Justifica tu respuesta con evidencias.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Virus

35



Fotomicrografía creada con agua de mar tratada con un componente fluorescente que se fija a los ácidos nucleicos. Los puntos más pequeños y abundantes son virus. Las numerosas manchas algo más grandes son bacterias y arqueas. Las machas más grandes son protistas.

CONCEPTOS CLAVE

- Los virus son parásitos minúsculos no celulares que infectan a casi todos los tipos de células conocidos. No pueden metabolizar por sí mismos, o sea fuera de las células huéspedes, y se considera que no están vivos. Los diversos tipos de virus infectan especies y tipos de células específicas.
- Aunque los virus son variados a nivel morfológico, pueden clasificarse en dos tipos generales: virus envueltos y no envueltos.
- El ciclo de la infección vírica se reduce a seis etapas: (1) entrada en una célula huésped, (2) producción de proteínas víricas, (3) replicación del genoma vírico, (4) agrupación de una nueva generación de partículas de virus, (5) salida de la célula infectada y (6) transmisión a un nuevo huésped.
- En cuanto a la diversidad, el rasgo clave de los virus es la naturaleza de su material genético. El genoma de los virus puede consistir en una doble hebra de DNA, una sola hebra de DNA, una doble hebra de RNA o uno de diversos tipos de RNA con una sola hebra.

Un **virus** es, a la fuerza, un parásito intracelular. La distinción *a la fuerza* es apropiada porque los virus dependen totalmente de las células huésped. El adjetivo *intracelular* es adecuado porque los virus no se pueden replicar a menos que entren en una célula. El nombre *parásito* es correcto porque los virus se reproducen a expensas de las células de sus huéspedes.

Los virus también pueden definirse por lo que no son. No son células y no están formados por células, así que no son considerados organismos. No pueden producir su propio ATP o aminoácidos o ácidos nucleicos, y tampoco pueden producir proteínas por sí mismos. Los virus entran en una **célula huésped,** se hacen con su maquinaria biosintética y la usan para producir una nueva generación de virus. En el exterior de las células huéspedes, los virus no pueden hacer nada, simplemente existen.

Como no son organismos, nos referimos a los virus como partículas o agentes y no se les ha dado un nombre científico (género + especie). La mayoría de los biólogos argumentarían que los virus ni siquiera están vivos. Sin embargo los virus tienen genoma, están adaptados de manera formidable para explotar las capacidades metabólicas de sus células huéspedes, y evolucionan. La **Tabla resumen 35.1** recoge algunas características de los virus.

La diversidad y abundancia de los virus casi desafía a la descripción. Cada tipo de virus infecta a una especie unicelular específica o a un tipo de célula en una especie multicelular, y casi todos los organismos examinados hasta ahora tienen al menos un tipo de virus como parásito. La bacteria *Escherichia coli*, que reside en el intestino humano, se aqueja por varias docenas de tipos de **bacteriófago** (literalmente, «comedor de bacteria»). Un

TABLA RESUMEN **35.1 Características de los virus frente a características de los organismos**

	Virus	Organismos
Material hereditario	El DNA y el RNA pueden tener una sola hebra o dos hebras	DNA; siempre de doble hebra
¿Presencia de membrana plasmática?	No	Sí
¿Puede llevar acabo la trascripción de manera independiente?	No, incluso si la polimerasa está presente, la transcripción del genoma vírico requiere el uso de ATP y de nucleótidos proporcionados por la célula huésped	Sí
¿Puede llevar a cabo la traducción de manera independiente?	No	Sí
Capacidades metabólicas	Casi ninguna	Extensivas: síntesis de ATP, componentes de carbono reducido, vitaminas, lípidos, ácidos nucleicos, etc.

bacteriófago es un virus que infecta bacterias. Las aguas superficiales de los océanos del mundo están abarrotadas de bacterias y arqueas, sin embargo, en este hábitat, los virus les superan en número en una proporción de 10 a 1. Una botella de vino llena de agua de mar tomada de la superficie del océano contiene unos 10 mil millones de partículas víricas, más de una vez y media la población mundial de seres humanos.

35.1 ¿Por qué los biólogos estudian los virus?

Cualquier estudio de la diversidad de la vida estará incompleto a menos que incluya un vistazo a los parásitos acelulares que explotan esa diversidad. Pero los virus también son importantes desde un punto de vista práctico. Para los asistentes sanitarios, los agrónomos y los guardas forestales estos parásitos son una fuente persistente, a veces catastrófica, de miseria y pérdida económica. La naturaleza de los virus no fue comprendida hasta la década de 1940, pero desde entonces han sido objeto de una investigación intensa. Los biólogos estudian los virus porque causan enfermedades y muerte. En el cuerpo humano, prácticamente cada sistema, tejido y célula puede infectarse por uno o más tipos de virus (**Figura 35.1**). La investigación sobre los virus está motivada por el deseo de minimizar el daño que causan.

Además, los biólogos estudian los virus con el objetivo de explotar su habilidad de penetrar en las células. Recuerda del Capítulo 19 que los virus están siendo probados como posibles agentes terapéuticos en el tratamiento de enfermedades genéticas. Si pueden cambiarse los virus para que lleven copias normales de genes humanos al interior de los pacientes, es posible que los productos genéticos puedan curar síntomas.

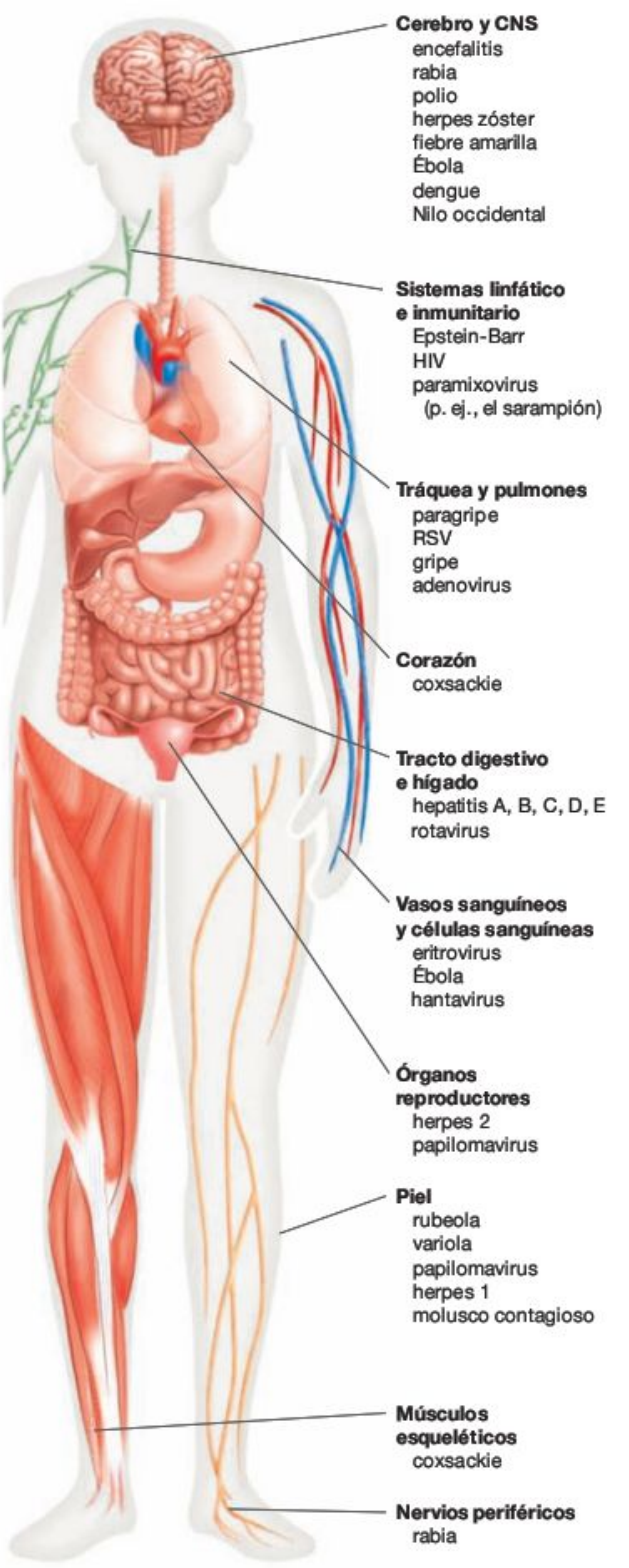


FIGURA 35.1 Órganos humanos y sistemas en los que los virus actúan como parásitos.

EJERCICIO Escoge dos virus con los que estés familiarizado. Al lado de cada uno, escribe los síntomas que causan la infección por ese virus.

Epidemias víricas recientes en humanos

Los médicos y los investigadores utilizan el término **epidémico** para describir una enfermedad que afecta rápidamente a un gran número de individuos sobre un área extensa. Los virus han causado las epidemias más devastadoras de la historia humana reciente. Durante los siglos XVIII-XIX no era extraño que las tribus nativas americanas perdieran al 90 por ciento de sus miembros durante unos cuantos años tras sufrir enfermedades como el sarampión, la viruela y otras, que se extendían por el contacto con los colonizadores europeos. Para apreciar el impacto de estas epidemias, piensa en diez amigos íntimos y parientes, entonces elimina a nueve de ellos.

Una epidemia con alcance mundial se llama **pandemia.** El brote de gripe de 1918-1919, llamado «gripe española», se ha calificado como la pandemia más devastadora documentada hasta la fecha. La gripe es un virus que infecta el tracto respiratorio superior. La cepa del virus de la gripe que emergió en 1918 infectó a individuos de todo el mundo y fue particularmente **virulenta,** lo que significa que tendió a crear una enfermedad grave. En cuestión de horas, tras mostrar los primeros síntomas, los pulmones que antes habían pertenecido a personas sanas llegaban a estar tan infectados que los individuos afectados se asfixiaban hasta la muerte. La mayoría de las víctimas tenían entre 20 y 40 años. El brote viral tuvo lugar justo cuando se acababa la Primera Guerra Mundial, y mató a muchos más individuos que el propio conflicto. Por ejemplo, murieron 10 veces más americanos de gripe que los que lo hicieron en combate. A nivel mundial, se cree que la gripe española ha matado a entre 20 y 50 millones de personas.

Epidemias víricas actuales en los humanos: VIH

En lo que se refiere al número total de individuos afectados, las epidemias del sarampión y la viruela entre los pueblos nativos de América y el brote de gripe de 1918 se ven sobrepasadas sin duda por la incidencia del SIDA. El **síndrome de inmunodeficiencia adquirida** (**sida**) es un mal causado por el **virus de inmunodeficiencia humana** (**VIH; Figura 35.2**). El VIH es, hoy en día, el virus que se estudia de un modo más insistente. Desde principios de la década de 1980, gobiernos y corporaciones privadas de todo el mundo han gastado cientos de millones de dólares en investigación sobre VIH. Hay más biólogos trabajando sobre el VIH que en cualquier otro tipo de virus. Dado el impacto actual y previsto de este virus en la población humana de todo el mundo, la inversión está justificada.

¿Qué hace el VIH para causar una enfermedad? Como otros virus, el VIH es parásito de un determinado tipo de célula. Las células más afectadas por el VIH se llaman linfocitos T colaboradores y macrófagos. Estas células componen el **sistema inmunitario,** que es la defensa del organismo contra las enfermedades. El Capítulo 49 explica hasta qué punto son cruciales los linfocitos T colaboradores y los macrófagos para la respuesta del sistema inmunitario ante bacterias o virus invasores. Sin embargo, si una partícula de VIH consigue infectar una de esas células y reproducirse en su interior, la célula muere mientras cientos de virus nuevos se escapan de su interior e infectan a otras células. Aunque el organismo reemplaza

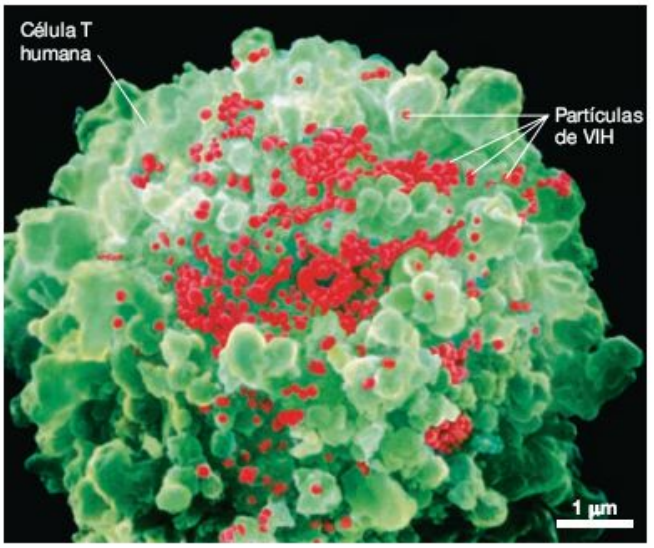


FIGURA 35.2 El virus de inmunodeficiencia humana (VIH). Micrografía electrónica con escaneado coloreado que muestra las partículas del VIH emergiendo de un linfocito T (un tipo de célula del sistema inmunitario) infectado.

constantemente los linfocitos T colaboradores, el número producido es inferior a la cantidad destruida por el VIH. Como resultado, el número total de linfocitos T colaboradores en el torrente sanguíneo se reduce a medida que avanza la infección del VIH (**Figura 35.3**). Cuando la cuenta de los linfocitos T cae, las respuestas del sistema inmunitario contra las bacterias y virus invasores pasan a ser cada vez menos efectivas. Finalmente, quedan demasiado pocos linfocitos T colaboradores

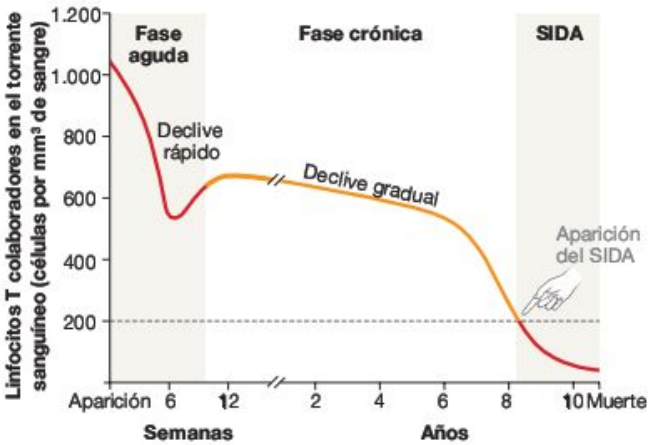


FIGURA 35.3 Declive del recuento de los linfocitos T durante una infección de VIH. Gráfico de los cambios en el número de linfocitos T presentes en el torrente sanguíneo a lo largo del tiempo, basándose en datos de un paciente típico infectado por VIH. La fase aguda de la infección tiene lugar inmediatamente después de la infección y a veces está asociada con síntomas como la fiebre. Los individuos infectados normalmente no muestran síntomas de la enfermedad en la fase crónica, aunque su recuento de linfocitos T está en un declive lento y constante. El SIDA normalmente aparece cuando el recuento de los linfocitos T baja en picado por debajo de los 200/mm³ de sangre.

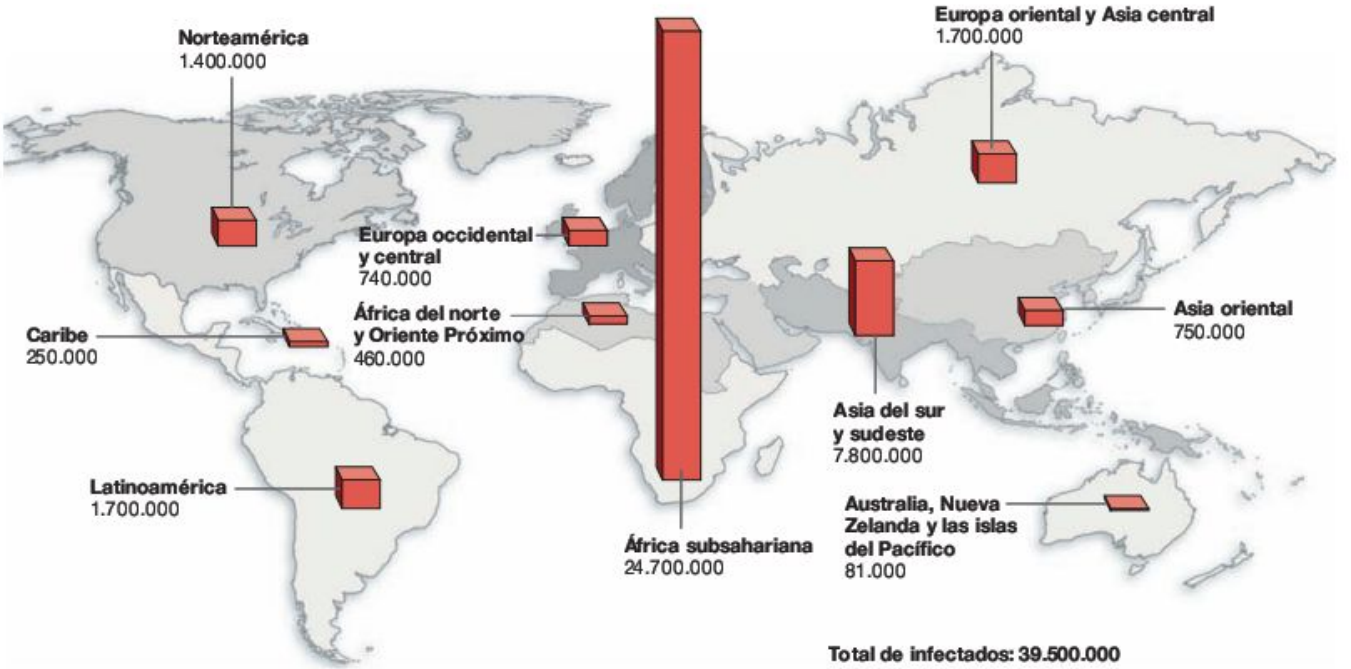


FIGURA 35.4 Distribución geográfica de las infecciones de VIH. Datos, compilados por el programa SIDA de las Naciones Unidas, que muestran, por área geográfica, las cantidades de personas que, en diciembre del 2006, vivían con VIH.

para combatir de manera eficiente los patógenos, y las bacterias y virus patógenos empiezan a multiplicarse sin obstáculos. En casi todos los casos, una o más de esas infecciones resultan fatales. El VIH mata a los individuos de manera indirecta, haciéndolos susceptibles a la neumonía, a las infecciones por hongos y a tipos no corrientes de cáncer.

¿Cuál es el alcance de la epidemia de SIDA? Los investigadores del programa contra el SIDA de las Naciones Unidas estiman que esta enfermedad ha matado ya a 28 millones de personas en todo el mundo. Los ritmos de infección del VIH en el este y el centro de África han sido los mayores, y allí está teniendo lugar una de las mayores crisis de sanidad pública de la historia (**Figura 35.4**). En Bostwana y en otros lugares, los programas de análisis de sangre han confirmado que más de un tercio de todos los adultos tienen SIDA. Aunque puede que haya un lapso de hasta 8-12 años entre la infección inicial y la aparición de la enfermedad, casi todas las personas que resultan infectadas con el virus morirán de SIDA.

Actualmente, las Naciones Unidas estiman que el número total de personas infectadas con VIH en todo el mundo es de unos 39,5 millones. Otros 4,4 millones de personas se infectan cada año, y la pandemia está creciendo. Los investigadores están especialmente alarmados porque el centro de la epidemia se está moviendo de su centro histórico de incidencia, África central y del sur, hacia el sur y el este de Asia. Los ritmos de infección están creciendo rápidamente en algunos de los países más poblados del mundo, en particular en India y en China.

La mayoría de las enfermedades víricas y bacterianas afectan a los muy jóvenes y a los muy viejos. Pero como el SIDA es una enfermedad que se transmite por vía sexual, los jóvenes adultos tienen más probabilidades de contraer el virus y morir. Los individuos que resultan infectados hacia el final de la segunda o tercera década de vida mueren de SIDA en su tercera o cuarta década de vida. Decenas de millones de personas mueren en el inicio de sus vidas. Médicos, políticos, educadores y cooperantes utilizan la misma palabra para describir el impacto de la epidemia: asombroso.

35.2 ¿Cómo estudian los virus los biólogos?

Los investigadores que estudian los virus se centran en dos objetivos: (1) desarrollar vacunas que ayuden a los huéspedes a combatir la enfermedad si resultan afectados y (2) desarrollar fármacos antivíricos que prevengan la replicación del virus en el interior del huésped. Ambos tipos de investigación empiezan con intentos de aislar el virus en cuestión.

Aislar virus lleva a los investigadores al campo de la «nanobiología», donde las estructuras se miden en milmillonésimas partes del metro. (Un nanómetro, abreviado nm, es 10^{-9} metros). El tamaño de los virus varía desde 20 a 300 nm de diámetro. Parecen aún más pequeños al lado de las células eucariotas e incluso de las células bacterianas (**Figura 35.5**). En la cabeza de un alfiler caben millones de virus.

Si las células infectadas por virus pueden criarse en cultivos o recogerse de un individuo huésped, normalmente los investigadores pueden aislar el virus pasando las células a través de un filtro. Los filtros utilizados para estudiar los virus tienen poros que son lo suficientemente grandes como para que los virus pasen a través de ellos, pero también lo suficientemente pequeños como para que no pasen las células. Para demostrar la hipótesis de que la solución que pasa a través del filtro contiene los virus que causan una enfermedad en concreto, los investigadores exponen células huéspedes no infectadas a este fil-

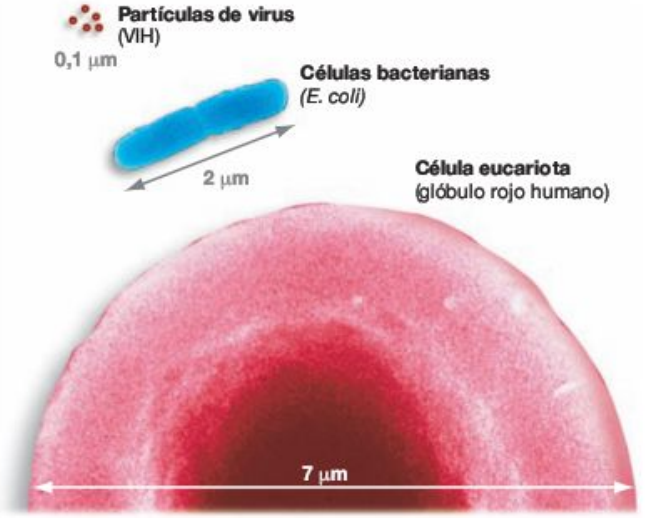


FIGURA 35.5 Los virus son diminutos. Los virus son mucho más pequeños que las células bacterianas o las células eucariotas.

PREGUNTA ¿Cuál es el diámetro de estas partículas de virus en nanómetros?

trado. Si la exposición de las células huéspedes al filtrado tiene como resultado la infección, entonces la hipótesis virus-causalidad es correcta. Así, los investigadores pueden aislar un virus y confirmar que es el agente causativo de una infección. Recuerda del Capítulo 28 que estos pasos se inspiran en los postulados de Koch, que establece los criterios para relacionar un agente infeccioso específico con una enfermedad concreta.

Cuando los biólogos han aislado un virus ¿cómo lo estudian y caracterizan? Empecemos con los rasgos morfológicos, luego pasaremos a considerar la variación de los ciclos víricos de replicación.

Análisis de rasgos morfológicos

Para ver un virus, los investigadores normalmente confían en el microscopio electrónico de transmisión (véase **BioHabilidades 8**). Solo los virus más grandes, como el del sarampión, son visibles con un microscopio óptico. El microscopio electrónico ha revelado que los virus tienen una gran variedad de formas, y muchos virus solo pueden identificarse por la forma (**Figura 35.6**). Sin embargo, en cuanto a la estructura global, los virus pueden clasificarse en dos categorías generales. Los virus pueden estar (1) envueltos en un armazón de proteínas llamado **cápsida** o (2) envueltos por la cápsida y por un **envoltorio** similar a una membrana. Así que, teniendo en cuenta su morfología, una diferenciación importante entre los virus es si están envueltos o no.

Los virus no envueltos están formados de material genético y posiblemente de una o más enzimas dentro de una cápsida: un recubrimiento proteico. El virus no envuelto que se ilustra en la **Figura 35.7a** es un adenovirus. Tú mismo tienes, sin duda alguna, adenovirus en tus amígdalas o en otras partes del tracto respiratorio superior en este mismo momento. Como muestra la micrografía de la Figura 35.6d, la morfología de los virus no envueltos puede ser compleja.

Los virus envueltos también tienen material genético en el interior de la cápsida, pero la cápsida está recubierta por un envoltorio. El envoltorio consiste en un fosfolípido de doble capa mezclado con proteínas víricas y proteínas derivadas de la membrana encontrada en la célula huésped, en concreto la célula huésped en la que se produjo la partícula vírica (**Figura 35.7b**). En secciones posteriores del capítulo se detallará el modo en que la mayoría de estos virus obtienen su envoltorio de una célula huésped infectada.

Tan pronto como el virus ha sido aislado y su morfología general ha sido descrita, normalmente los investigadores se centran en la comprensión de la naturaleza del ciclo de replicación del virus y en intentos de desarrollar una vacuna. Una **vacuna** es una preparación que ayuda al sistema inmunitario del huésped a responder a un tipo específico de virus. El **Cuadro 35.1** explica cómo funcionan las vacunas y por qué no ha sido posible desarrollar una vacuna para ciertos virus, en especial el virus de la gripe o el VIH. Aquí nos centraremos en la diversidad de los ciclos de replicación de los virus.

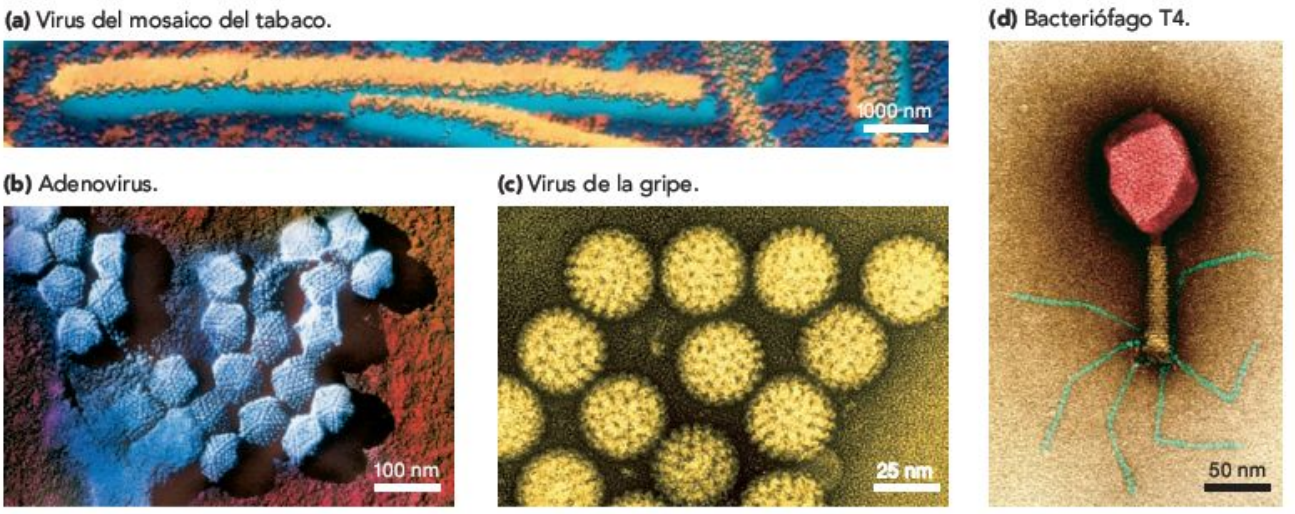


FIGURA 35.6 Los virus varían en tamaño y forma. Las formas de los virus incluyen **(a)** barra, **(b)** poliedros, **(c)** esferas y **(d)** formas complejas con «cabezas» y «colas».

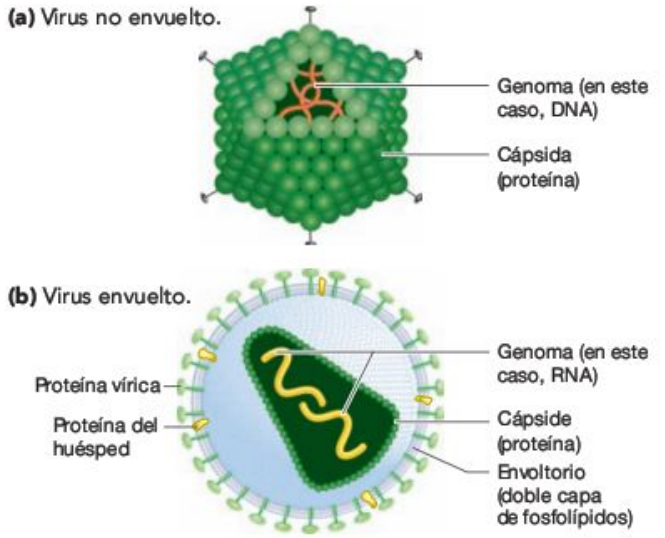


FIGURA 35.7 Virus envueltos y no envueltos. (a) Una capa de proteína forma el exterior de los virus no envueltos. **(b)** En los virus envueltos, el exterior se compone de una esfera membranosa. Dentro de este envoltorio, el material hereditario está rodeado por una capa de proteína.

Análisis de la variación de los ciclos de crecimiento: crecimiento por replicación y crecimiento latente

Aunque es probable que existan millones de tipos de virus, todos ellos infectan a las células huéspedes de dos formas: a través del crecimiento por replicación o de un modo pasivo denominado latencia en los virus animales o lisogenia en los bacteriófagos. Todos los virus sufren un crecimiento por replicación; algunos también pueden detener el ciclo de replicación y entrar en un estado latente. Ambos tipos de infección vírica empiezan cuando una parte o la totalidad de una partícula vírica penetra en una célula huésped.

La **Figura 35.8a** muestra un **ciclo lítico,** o crecimiento por replicación. Como queda ilustrado, el genoma viral entra en la célula huésped y las enzimas víricas o del huésped realizan copias del mismo, utilizando nucleótidos y ATP proporcionados por el huésped. La célula huésped también produce proteínas víricas. Cuando la síntesis del genoma vírico y de las proteínas víricas ha sido completada, se reúne en el interior de la célula huésped una nueva generación de partículas víricas. Una partícula vírica madura se llama **virión.** El ciclo de replicación está

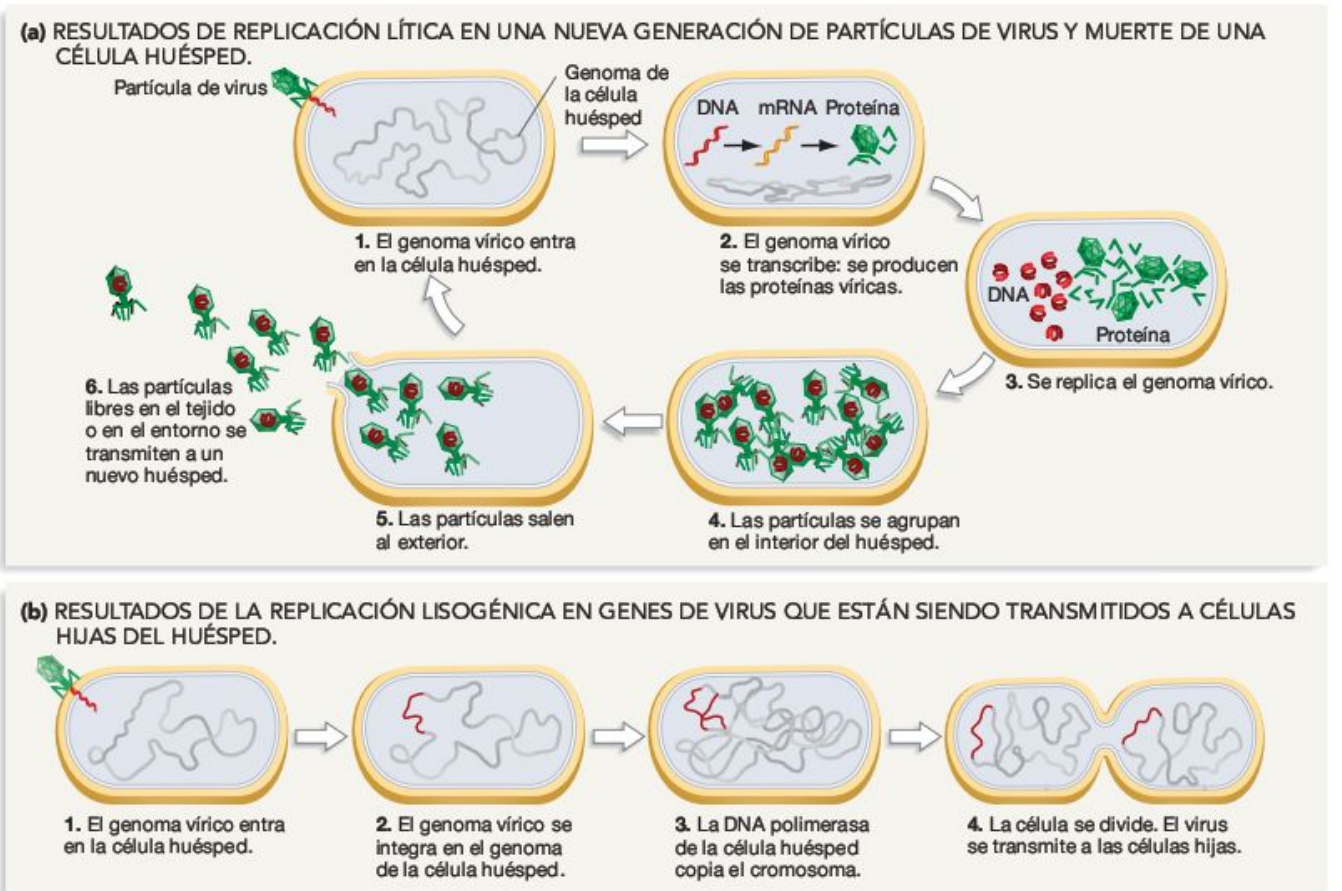


FIGURA 35.8 Los virus se replican a través de ciclos líticos o lisogénicos, o ambos. (a) Todos los virus siguen el mismo ciclo de replicación lítica general. **(b)** Algunos virus también son capaces de realizar la lisogenia, lo que significa que su genoma puede llegar a integrarse en el cromosoma de una célula huésped.

EJERCICIO Compara y contrasta un virus lisogénico con los elementos transpuestos introducidos en el Capítulo 20.

completo cuando los viriones salen de la célula, habitualmente matando a la célula huésped durante el proceso.

La **Figura 35.8b** es un diagrama de un **ciclo lisogénico,** o lisogenia, de un bacteriófago. Solo ciertos tipos de virus pueden realizar una infección latente. Durante el crecimiento lisogénico o latente, el DNA vírico se incorpora al cromosoma del huésped. A menudo esta incorporación tiene lugar sin causar gran daño a la célula huésped. Cuando el genoma vírico está en su lugar, es replicado por la DNA polimerasa del huésped cada vez que se divide la célula. Las copias del genoma vírico se traspasan a las células hijas igual que cualquier otro gen del huésped. En el estado lisogénico o latente el virus está inactivo. Lo que significa que no se producen nuevas partículas y que no se infectan células sin parentesco. El virus se transmite de una generación a la siguiente a través de los genes del huésped. El VIH y otros retrovirus también pueden ser transmitidos a las células hijas cuando están latentes. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar el contraste entre la transmisión de los genes víricos a la prole a través del crecimiento lítico y a través del crecimiento lisogénico.

No se puede tratar una infección latente con fármacos **antivíricos,** porque los virus están latentes, simplemente están ahí. Pero incluso las infecciones líticas son muy difíciles de tratar por el hecho de que los virus utilizan muchas de las enzimas de las células del huésped durante el ciclo de replicación lítica. Los fármacos que afectan a estas enzimas normalmente dañan al huésped mucho más que al virus. Para comprender la diversidad vírica y cómo se desarrollan los fármacos antivíricos, vamos a considerar con más detalle cada una de las fases del ciclo lítico.

Análisis de las fases del ciclo de replicación

Casi todos los virus tienen seis fases comunes de crecimiento por replicación: (1) entrada en la célula huésped, (2) transcripción del genoma vírico y producción y procesamiento de proteínas víricas, (3) replicación del genoma vírico, (4) agrupación de una nueva generación de viriones, (5) salida de la célula infectada, y (6) transmisión a un nuevo huésped; los pasos correspondientes se representan en la Figura 35.8a. Cada virus entra en la célula huésped y completa las fases subsecuentes del ciclo de un modo diferente. Vamos a observarlo a fondo.

CUADRO 35.1 ¿Cómo se desarrollan las vacunas?

Como mostrará el Capítulo 49, uno de los modos principales en que el sistema inmunitario de un individuo responde a un ataque parasitario es produciendo anticuerpos. Un **anticuerpo** es una proteína que se fija con alta especificidad en un lugar particular de otra molécula. Cualquier molécula que provoca la producción de anticuerpos, y a la que se fijan los anticuerpos, se llama **antígeno** («contra la producción»).

Las vacunas contienen antígenos. Normalmente los antígenos son componentes del exterior del virus, la cápsida de un virus no envuelto o el envoltorio de proteínas de un virus envuelto. Las proteínas del exterior son antígenos efectivos porque son parte de un virus que puede ser atacado por anticuerpos, en el exterior de la célula.

Para vacunar a una persona o a un animal doméstico, se inyectan o se consumen antígenos víricos. Una vez en el interior de la sangre del individuo, los antígenos estimulan las células del sistema inmunitario llamadas células B (véase Capítulo 49), que producen anticuerpos para el antígeno (**Figura 35.9**). Una vez los antígenos están cubiertos de anticuerpos, son destruidos por otras células y componentes del sistema inmunitario.

(Continúa en la siguiente página)

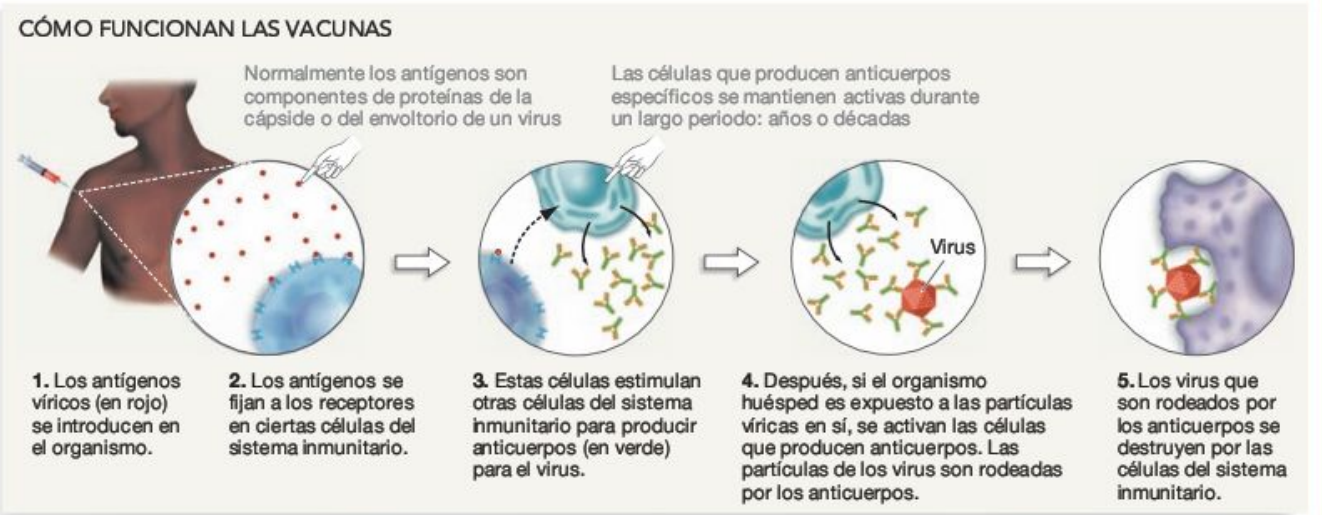


FIGURA 35.9 La vacunación induce una respuesta del sistema inmunitario. Las células del sistema inmunitario que responden a la vacunación son «inmortalizadas», lo que significa que se mantienen activas durante un largo periodo. Así, el organismo puede responder rápidamente a cualquier infección futura del mismo virus.

Las vacunaciones causan infecciones falsas o abortivas. Funcionan como los simulacros de incendio o los simulacros de preparación contra terremotos: preparan el sistema inmunitario para responder a un tipo específico de amenaza. Las células del sistema inmunitario que son estimuladas por una vacuna para producir anticuerpos se mantienen activas en la persona vacunada durante un largo periodo: años o décadas. Si después una persona vacunada se expone al antígeno en forma de partículas de virus activas, el sistema inmunitario puede responder de manera rápida y suficientemente efectiva como para poder parar la infección antes de que amenace la salud del individuo.

En muchos casos, las vacunas han tenido un éxito espectacular al poner freno o incluso eliminar enfermedades víricas en humanos y animales domésticos. Solo en los humanos, se han desarrollado vacunas efectivas contra la viruela, la fiebre amarilla, la polio, el sarampión y algunas formas de hepatitis. Estas enfermedades solían matar o enfermar a cientos de miles de personas cada año.

Hay tres tipos generales de vacunas

Las vacunas efectivas constan de proteínas víricas aisladas, virus desactivados o virus atenuados. Las proteínas víricas aisladas se llaman vacunas subunitarias; ejemplos conocidos incluyen las vacunas contra la hepatitis B y la gripe. Un virus inactivado no puede causar infección, porque sus genes y proteínas han sido dañados por tratamientos químicos, a menudo exposición a formaldehído, o irradiación con luz ultravioleta. Si te has vacunado contra la hepatitis A, puedes haber recibido un virus inactivado.

A los virus atenuados también se les llama vacunas de virus «vivos», porque constan de partículas completas de virus. El adjetivo atenuado significa que el virus carece de virulencia. Los investigadores pueden hacer que un virus sea inofensivo para un huésped cultivando el virus en células de especies distintas a la del huésped. Adaptándose al crecimiento de las células atípicas, normalmente las cepas víricas pierden la habilidad de crecer rápidamente en sus células huéspedes habituales. Aunque los virus atenuados aún provocan una fuerte respuesta inmunitaria, no son capaces de mantener una infección en un individuo vacunado. Las vacunas de la viruela, la polio, y el sarampión consisten en virus atenuados.

¿Por qué no hay una vacuna efectiva para los virus del VIH y de la gripe?

Los investigadores no han tenido éxito en el desarrollo de vacunas contra el VIH y solo han tenido un éxito moderado en el desarrollo de una vacuna contra los virus de la gripe. La razón es que los virus de la gripe y del VIH tienen ritmos de mutación excepcionalmente altos. En realidad el VIH tiene el ritmo de mutación más alto que ha sido observado en cualquier organismo o virus.

¿Por qué el alto ritmo de mutación hace tan difícil el desarrollo de vacunas? Recuerda del Capítulo 16 que una mutación se define como un cambio en el material genético: DNA en los organismos; DNA o RNA en los virus. Como las enzimas que copian los genes encontrados en los virus de la gripe y del VIH son extremadamente propensas al error, muchas de las partículas de virus maduros que se producen contienen mutaciones en los genes para las proteínas del envoltorio de los virus. Cuando estos genes se transcriben y traducen, es probable que las proteínas del envoltorio resultante tengan una estructura alterada. Dados los altos ritmos de mutación de los virus de la gripe y del VIH, los antígenos presentados por estos virus cambian constantemente con el tiempo. Dicho de otro modo, nuevas cepas de estos virus, con antígenos nuevos, evolucionan constantemente. Los anticuerpos producidos contra las proteínas del envoltorio de cepas anteriores no funcionan contra las cepas que aparecen después, porque los antígenos presentados por las cepas son diferentes. Una vacuna que protegió a un individuo contra una cierta cepa del virus de la gripe no ayudará contra otras cepas.

Hasta la fecha, no ha sido posible diseñar antígenos de los virus de la gripe o el VIH que protejan de manera efectiva a los individuos vacunados. En la lucha contra el VIH, el uso del preservativo y otros métodos para prevenir la infección, así como drogas que inhiben las enzimas víricas y que por tanto paran o ralentizan la replicación vírica en individuos afectados, han tenido mucho más éxito que los esfuerzos de vacunación.

¿Cómo entran los virus en una célula? El ciclo de replicación de un virus empieza cuando una partícula vírica libre entra en una célula objetivo. No es tarea fácil. Todas las células están protegidas por una membrana plasmática, y muchas células también tienen una pared celular. ¿Qué hacen los virus para romper esas defensas, llegar al interior atravesando el citoplasma y empezar una infección?

La mayoría de los virus entran a las células huéspedes cuando un insecto que succiona, como el áfido, atraviesa la pared de la célula con las piezas bucales. Por el contrario, los virus que son parásitos de células bacterianas o que atacan células animales consiguen entrar vinculándose a una molécula específica en la pared de la célula o en la membrana plasmática. Como respuesta a esta vinculación, los virus que atacan a la bacteria liberan una enzima llamada lisozima que degrada la pared celular de la bacteria. (La lisozima también se encuentra en las lágrimas humanas, donde actúa como antibiótico para el ojo). El genoma de los virus no envueltos entra en la célula huésped a través de un agujero creado por la lisozima, una porción de la cápsida sella el agujero, y el resto de la cápsida permanece en la pared celular o en la membrana de plasma. Pero cuando los virus envueltos se vinculan a una célula huésped, las cápsidas entran en la célula.

Para apreciar cómo identifican los investigadores a las proteínas que utilizan los virus para entrar en las células huéspedes, ten en cuenta la investigación sobre el VIH. En 1981, justo en los inicios de la epidemia de SIDA, los investigadores biomédicos se dieron cuenta de que los pacientes con SIDA tenían muy pocos o ningún linfocito T con **CD4,** una proteína de membrana específica. Estas células se representan $CD4^+$. Este descubrimiento llevó a la hipótesis de que el CD4 es como el pomo que utiliza el VIH para entrar en las células

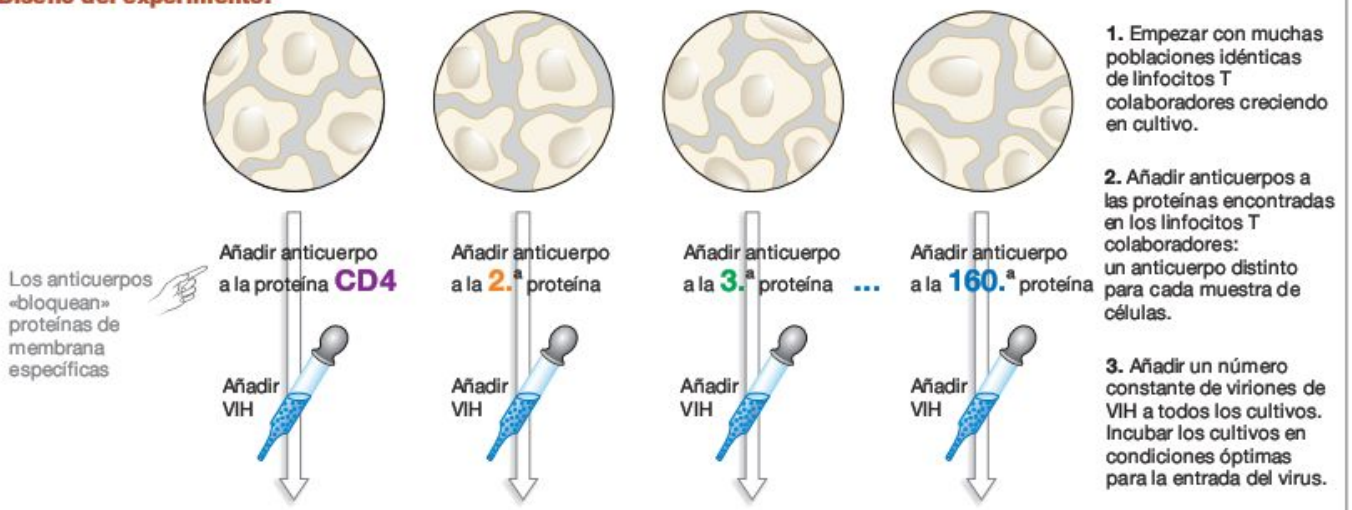
Experimento

Pregunta: ¿La proteína CD4 funciona como el «pomo» que el VIH utiliza para entrar en las células huéspedes?

Hipótesis: CD4 es la proteína de membrana que el VIH utiliza para entrar en las células.

Hipótesis nula: CD4 no es la proteína de membrana que el VIH utiliza para entrar en las células.

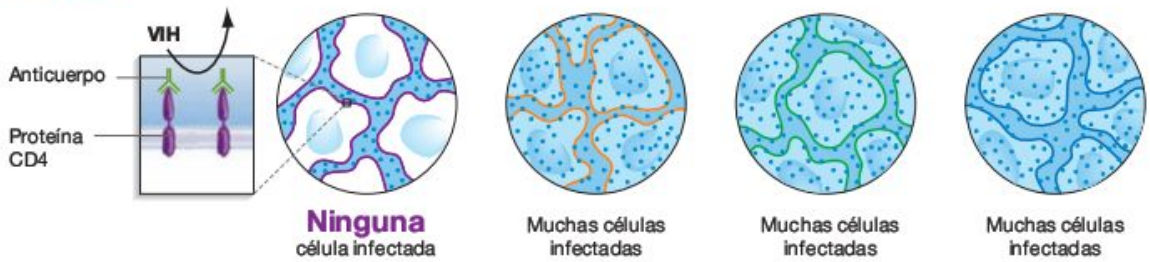
Diseño del experimento:



Predicción: El VIH no infectará las células con anticuerpo para el CD4 pero infectará otras células.

Predicción de la hipótesis nula: El VIH infectará las células con el anticuerpo para el CD4.

Resultados:



Conclusión: El VIH usa las proteínas CD4 como el «pomo» para entrar en los linfocitos T colaboradores. Así, solo las células con CD4 en su superficie pueden infectarse por VIH.

FIGURA 35.10 Los experimentos confirmaron que el CD4 es el receptor utilizado por el VIH para entrar en las células huésped. En este experimento, los anticuerpos añadidos a cada cultivo se fijaron a una proteína específica encontrada en la superficie de los linfocitos T colaboradores. El envoltorio de los anticuerpos bloqueó la proteína de membrana, por lo que la proteína no pudo ser usada por el VIH para tener acceso a las células.

huéspedes. La hipótesis del pomo predice que si se bloquea el CD4, el VIH no podrá entrar en las células huéspedes.

Dos equipos utilizaron la misma estrategia experimental para probar esta hipótesis (**Figura 35.10**). Empezaron criando en cultivo una gran población de linfocitos T colaboradores. Entonces tomaron una muestra de las células y añadieron un anticuerpo a una de las proteínas de la superficie de la célula que se encuentran en los linfocitos T colaboradores, juntamente con partículas del VIH. Repitieron el experimento 160 veces utilizando una muestra de células diferente y un anticuerpo distinto cada vez. El punto clave es que cada uno de los 160 anticuerpos se vinculó a una proteína distinta de la superficie de la célula y la bloqueó de manera efectiva. Si resultaba que uno de los anticuerpos utilizados en el experimento se vinculaba al receptor utilizado por el VIH, el anticuerpo ocultaría al receptor. De este modo, el anticuerpo impediría que el VIH entrase en la célula y protegería a la célula de la infección. Este enfoque llevó a ambos equipos de investigación exactamente al mismo resultado: solo los anticuerpos del CD4 protegieron a las células de una penetración vírica.

Trabajos posteriores confirmaron que las partículas del VIH solo pueden entrar en las células si los viriones se vinculan a una segunda proteína de la membrana, llamada **correceptor,** además del CD4. En la mayoría de los individuos, las proteínas llamadas CXCR4 y CCR5 funcionan como correceptores. Si las pro-

teínas del envoltorio de un virión se vinculan tanto al CD4 como a un correceptor, la capas dobles del lípido en el envoltorio de la partícula y de la membrana plasmática del linfocito T colaborador se fusionan (**Figura 35.11**). Cuando la fusión tiene lugar, el VIH ha abierto una brecha en la pared de la célula. La cápsida vírica entra en el citoplasma y prosigue la infección.

El descubrimiento de las proteínas que eran necesarias para la entrada del virus inspiró una búsqueda de compuestos que las bloquearan y evitaran que el VIH entrara en las células. Los fármacos que actúan así se llaman inhibidores de fusión. En la actualidad se usa una molécula que bloquea la proteína del envoltorio del VIH, y se están probando moléculas que bloquean el CD4, el CXCR4 o el CCR5.

Producción de proteínas víricas Los virus no pueden producir ribosomas ni los tRNA necesarios para convertir sus propios mRNA en proteínas. Para que un virus pueda producir las proteínas necesarias para producir una nueva generación de partículas víricas, debe explotar la maquinaria biosintética de la célula huésped. La producción de las proteínas víricas empieza poco después de que el virus haya entrado en la célula y continúa después de que el genoma vírico se haya replicado. Los mRNA víricos y las proteínas se producen y se procesan de dos maneras posibles, dependiendo de si las proteínas acaban en un envoltorio exterior de una partícula o en la cápsida.

Los RNA que se codifican en las proteínas del envoltorio del virus siguen una ruta a través de la célula que es idéntica a la de los RNA de las proteínas de la membrana de la propia célula (véase Capítulo 7). Como muestra la **Figura 35.12a,** los ribosomas adheridos al retículo endoplasmático (ER) traducen estos mRNA víricos. Después las proteínas resultantes se transportan al aparato de Golgi, donde hay grupos de hidratos de carbono adheridos y se producen glicoproteínas. Entonces las glicoproteínas completadas se insertan en la membrana plasmática, donde están preparadas para unirse a nuevos viriones.

Por el contrario, los RNA que codifican proteínas que componen la cápsida o el núcleo interno de una partícula de virus (véase **Figura 35.12b**) toman una ruta diferente. Los ribosomas transforman tanto estos RNA como los mRNA celulares sin membrana límite en el citoplasma. En algunos virus, secuencias largas de polipéptidos se reducen más tarde a proteínas funcionales con una enzima vírica llamada **proteasa.** Esta enzima divide los polipéptidos víricos que se encuentran en lugares concretos, un paso crítico en la producción de proteínas víricas completas. Los fragmentos proteínicos resultantes se reúnen en un nuevo núcleo vírico cerca de la membrana de plasma de la célula huésped.

El descubrimiento de que el VIH produce una proteasa provocó una búsqueda de fármacos que bloquearan la enzima. Esta búsqueda tuvo un enorme estímulo cuando los investigadores consiguieron visualizar en tres dimensiones la estructura de la proteasa del VIH, utilizando las técnicas cristalográficas de los rayos X presentadas en **BioHabilidades 8.** La molécula tiene una apertura en su interior, adyacente al sitio activo (**Figura 35.13a**). Los polipéptidos encajan en la apertura y se dividen en el sitio activo. Basándose en estos datos, los investigadores empezaron a buscar moléculas que cupieran en la apertura y que pudieran impedir que la proteasa funcionara, bloqueando el sitio activo (**Figura 35.13b**). Hoy día se comercializan varios inhibidores de proteasa del VIH.

¿Cómo copian los virus sus genomas? Los virus deben copiar sus genes para crear una nueva generación de partículas y continuar con la infección. La mayoría de los virus contienen una polimerasa que copia el genoma vírico del interior de la célula huésped infectada, utilizando nucleótidos y ATP

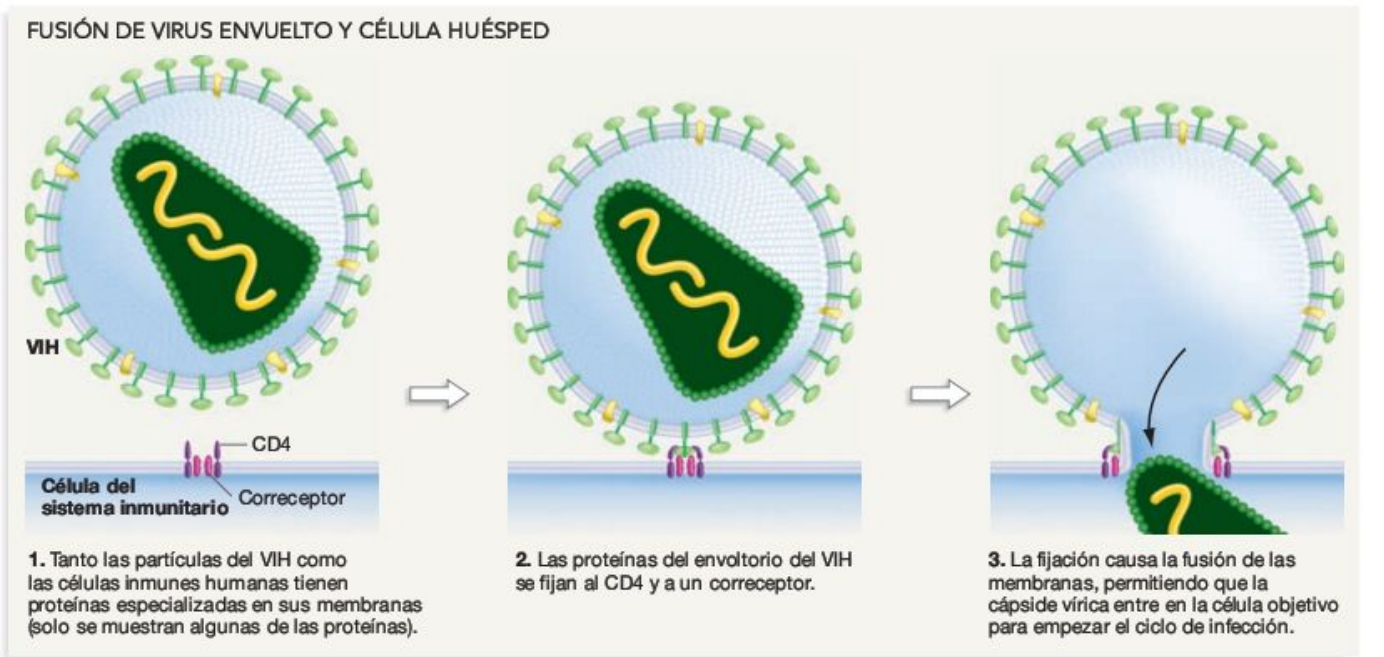


FIGURA 35.11 Los virus envueltos se fijan a las proteínas de la membrana de las células objetivo.

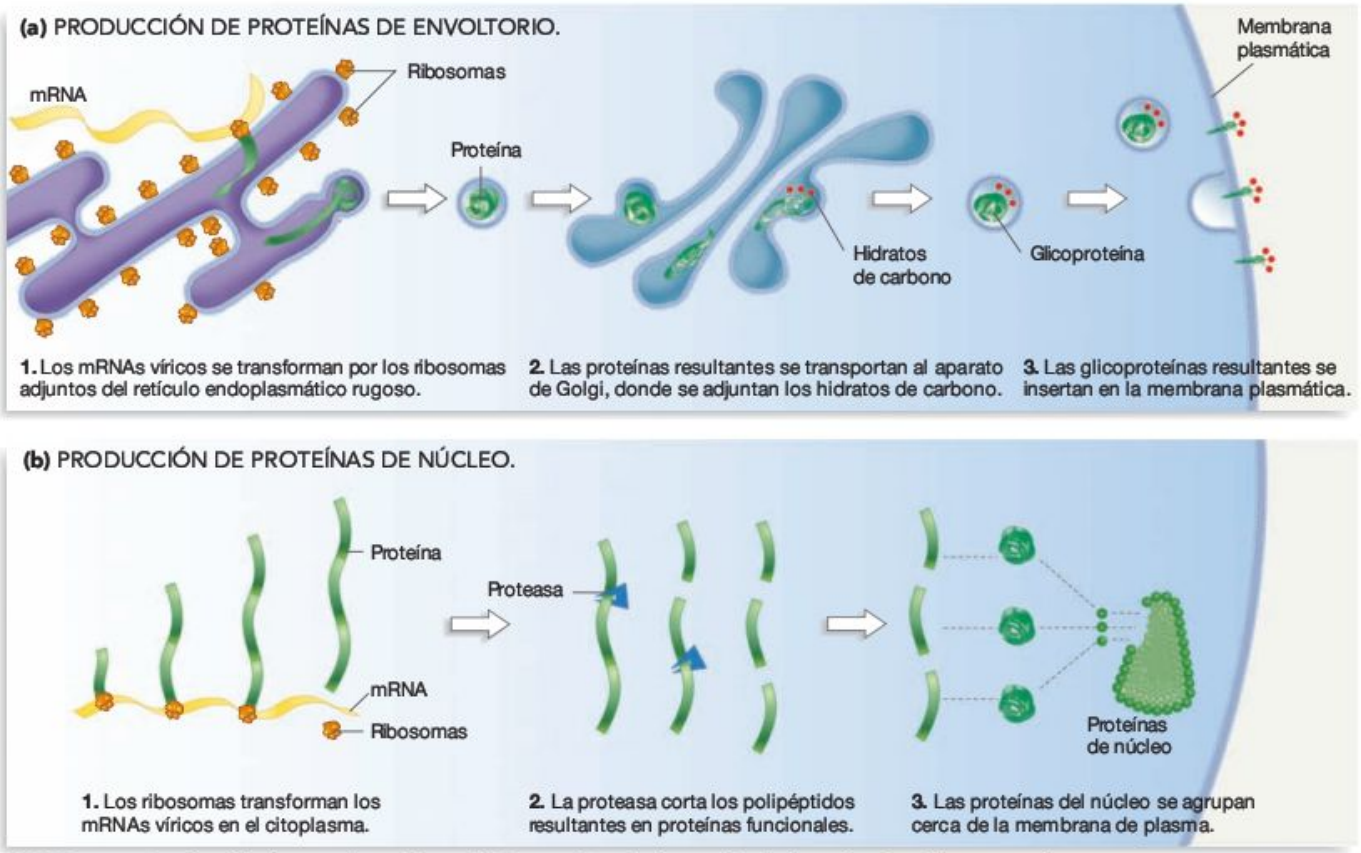


FIGURA 35.12 Producción de proteínas víricas. **(a)** Tras ser sintetizadas en el retículo endoplasmático rugoso, las proteínas de envoltorio se insertan en la membrana de plasma. **(b)** Tras ser sintetizadas por los ribosomas en el citoplasma y procesadas, las proteínas de núcleo se agrupan cerca de la membrana de plasma de la célula huésped.

proporcionados por la célula huésped. Muchos virus del DNA, por ejemplo, contienen una DNA polimerasa que hace una copia del genoma vírico.

Sin embargo, el genoma de algunos virus tiene RNA. La mayoría de virus que tienen un genoma RNA, la enzima vírica **RNA replicasa,** que es una RNA polimerasa, sintetiza las copias del genoma. La RNA replicasa sintetiza RNA de un patrón de RNA, utilizando los ribonucleótidos que proporciona la célula huésped.

Sin embargo, en otros virus RNA el genoma se transforma de RNA a DNA por la enzima vírica llamada **transcriptasa inversa.** Esta enzima es una DNA polimerasa que hace un **DNA complementario,** o **cDNA,** de una sola hebra desde un patrón de RNA de una sola hebra. Entonces la transcriptasa elimina

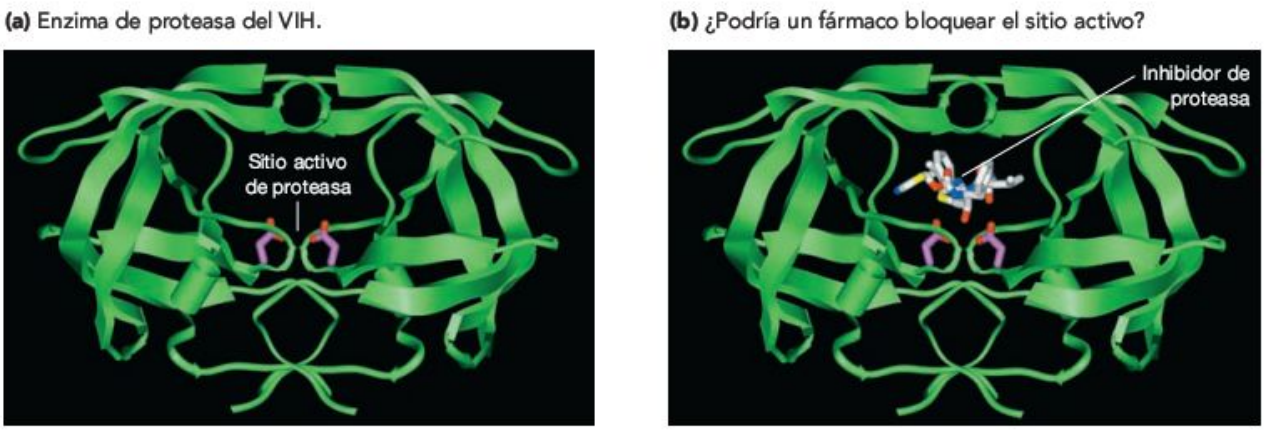


FIGURA 35.13 La estructura tridimensional de la proteasa. **(a)** Diagrama de cinta que representa la forma tridimensional de la enzima de proteasa del VIH. **(b)** Cuando se hubo resuelto la estructura de la proteasa, los investigadores empezaron a buscar componentes que cupieran en el sitio activo y previnieran el trabajo de la enzima.

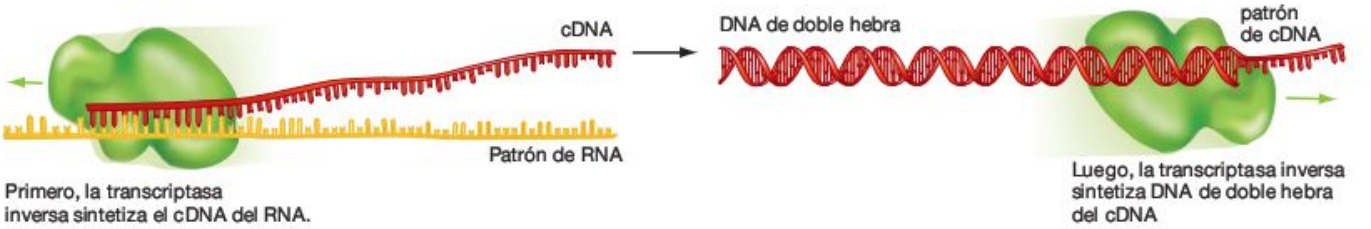


FIGURA 35.14 La transcriptasa inversa cataliza la síntesis de un DNA de doble hebra de un patrón de RNA. El DNA producido por la transcriptasa inversa se llama cDNA porque su secuencia de base es complementaria al patrón de RNA.

la hebra de RNA y cataliza la síntesis de una hebra complementaria de DNA, y resulta un DNA de doble hebra (**Figura 35.14**). Los virus que transcriben inversamente su genoma de este modo se llaman **retrovirus** («virus hacia atrás»). El nombre es atinado porque el flujo de información genética de este tipo de virus pasa de ser RNA a ser de nuevo DNA.

El VIH es un retrovirus. En el interior de la cápsida de cada partícula de VIH se encuentran dos copias del genoma RNA y unas 50 moléculas de transcriptasa inversa. Los primeros fármacos antivíricos que se desarrollaron para combatir el VIH actuaban inhibiendo la transcriptasa inversa. Lógicamente, los fármacos de este tipo se llaman inhibidores de transcriptasa inversa. El **Cuadro 35.2** explica por qué los inhibidores de transcriptasa inversa se prescriben normalmente en combinación con otros fármacos antivíricos.

Después de que la transcriptasa inversa haga una copia cDNA del genoma vírico, otra enzima viral llamada integrasa cataliza la inserción del cDNA de doble hebra en el cromosoma de una célula huésped. Una vez está integrado de este modo en el genoma del huésped, el VIH puede quedar latente durante un periodo, puede que sus genes «simplemente se sienten ahí». Pero lo más habitual es que los genes víricos se transcriban activamente en mRNA, utilizando la RNA polimerasa de la célula, y después se conviertan en proteínas a través de los ribosomas de la célula huésped. Además, algunas de las transcripciones de RNA sirven como genomas para la próxima generación de viriones del VIH.

Agrupación de nuevos viriones En cuanto el genoma vírico ha sido replicado y las proteínas víricas han sido producidas, se transportan a lugares del interior de la célula huésped infectada, en los que se agrupa una nueva generación de viriones. Durante la agrupación, la cápsida se forma alrededor del genoma viral. En muchos casos, copias de proteínas sin cápsida; como las DNA o RNA polimerasas o las transcriptasas inversas, se agrupan también dentro de la cápsida. En el caso de los virus envueltos, las proteínas del envoltorio se insertan en la membrana de plasma de la célula huésped.

En muchos casos, los detalles del proceso de agrupación aún no se comprenden bien. Los bacteriófagos y otros virus no envueltos que tienen morfologías más complejas parecen agruparse en un proceso que se asemeja a una cadena de montaje. Parece que el VIH y otros virus envueltos se agrupan mientras están unidos a la superficie interior de la membrana plasmática del huésped. En la mayoría de los casos tiene lugar la autoagrupación, lo que significa que no hay enzimas involucradas, aunque algunos virus producen unas proteínas que proporcionan un andamiaje donde los nuevos viriones pueden reunirse. Hasta la fecha, los investigadores aún tienen que desarrollar fármacos que inhiban el proceso de agrupación durante una infección de VIH.

Salida de la célula infectada Los virus pueden abandonar una célula infectada de dos formas diferentes: brotando desde las membranas de la célula o reventando la célula. En general, los virus envueltos brotan y los no envueltos revientan.

Los virus que brotan de una de las membranas de la célula huésped se llevan algo de esa membrana con ellos. Como resultado, incorporan fosfolípidos de la célula huésped en su envoltorio, además de proteínas del propio envoltorio codificadas por el genoma vírico (**Figura 35.15a**). La mayoría de los virus que brotan infectan células huéspedes que carecen de pared celular. Por otro lado, los virus que revientan pueden infectar células huéspedes que tienen pared celular. Los bacteriófagos producen lisozima para crear un agujero en la pared celular de las células bacterianas y luego escapar a través de él (**Figura 35.15b**).

¿Cómo se transmiten los virus a nuevos huéspedes? Cuando se liberan las partículas, el ciclo de la infección ha tenido éxito. Centenares de viriones recién agrupados se encuentran ahora en el espacio extracelular. ¿Qué pasa después?

Si la célula huésped forma parte de un organismo multicelular, la nueva generación de partículas empieza a viajar a través del organismo, a menudo a través del torrente sanguíneo o el sistema linfático. Una vez allí, quizá sea asaltada por los anticuerpos producidos por el sistema inmunológico. En los vertebrados, este hecho marca la destrucción de las partículas. Pero si una partícula contacta con una célula huésped antes de encontrarse con los anticuerpos, entonces la partícula infectará la célula. Lo que reinicia el ciclo de replicación.

¿Qué ocurre si el virus ha infectado a un organismo unicelular, o si el virus abandona por completo al huésped multicelular? Por ejemplo, cuando la gente tose, estornuda, escupe o se suena la nariz, ayudan a su organismo a deshacerse de virus y bacterias. Pero también proyectan los virus al medio, a veces directamente hacia un huésped no infectado. Desde el punto de vista del virus, este nuevo huésped representa un nuevo hábitat no explotado rebosante de recursos con forma de células objetivo. La situación es análoga a la de un animal multicelular dispersándose en un nuevo hábitat y

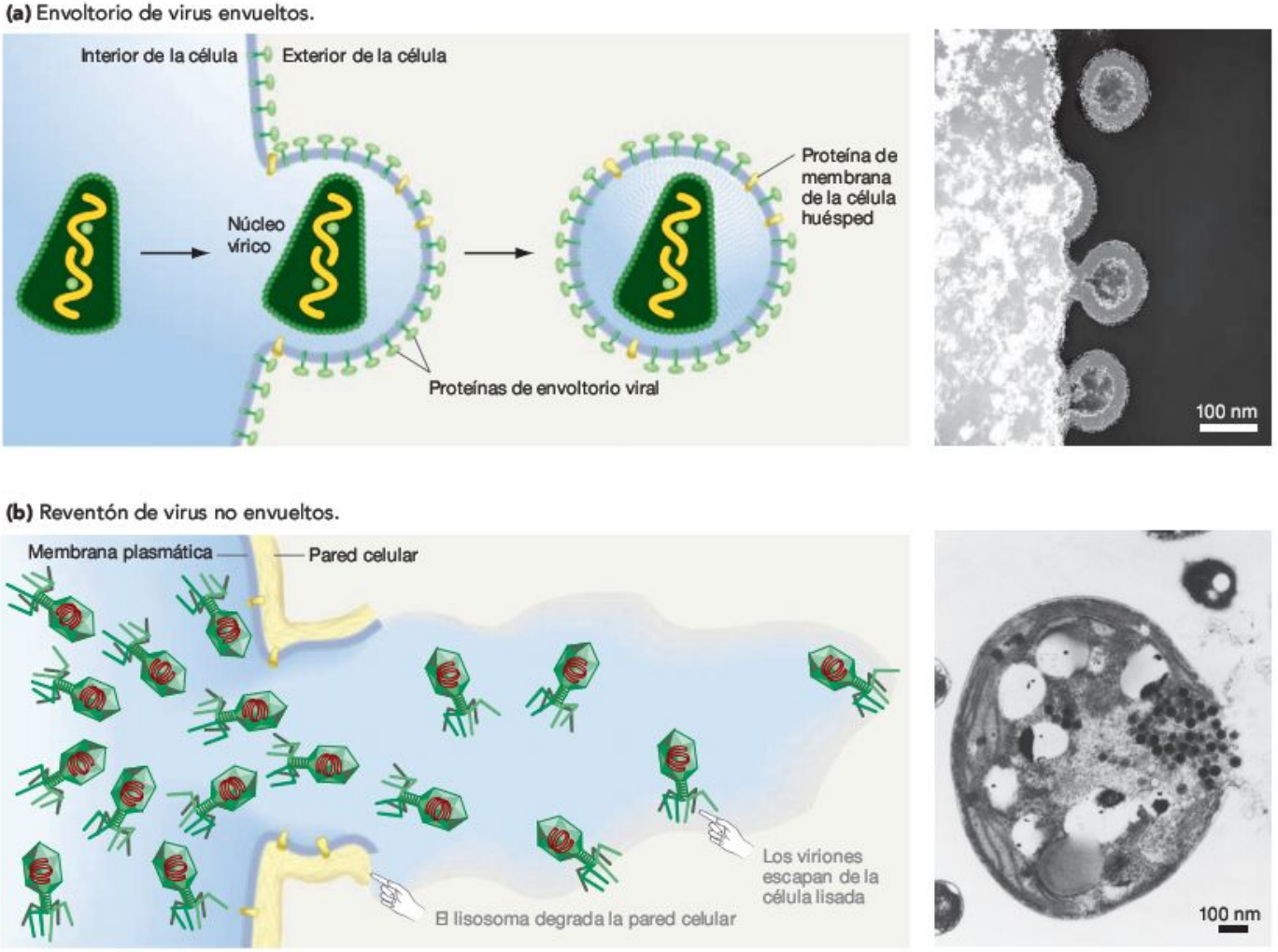


FIGURA 35.15 Los virus dejan las células infectadas brotando o reventándola.

PREGUNTA Tanto brotando como reventando se mata a la célula huésped. Propón una hipótesis para explicar por qué la infección por un virus que brota es fatal.

colonizándolo. Los virus que colonizan con éxito a un nuevo huésped se replican y crecen en número. Los alelos que estos colonizadores triunfantes llevan con ellos aumentan en frecuencia en la población total. Así, la selección natural favorece a los alelos que permiten al virus: (1) replicarse en el interior de un huésped y (2) ser transmitidos a nuevos huéspedes.

Para los científicos agrícolas, los físicos y los oficiales de salud pública, reducir la posibilidad de **transmisión,** la expansión de patógenos de un individuo a otro, es a menudo un modo efectivo de combatir una enfermedad vírica. Por ejemplo, las partículas de VIH se transmiten de persona a persona a través de fluidos corporales como la sangre, el semen o las secreciones vaginales. Tras décadas de resultados decepcionantes en el desarrollo de fármacos y vacunas, los oficiales de salud pública están promocionando de manera agresiva la medicina preventiva. El uso de preservativos reduce la transmisión sexual del VIH. El tratamiento agresivo de las enfermedades venéreas también puede ayudar; las lesiones causadas por la clamidia, las verrugas genitales y la gonorrea fomentan la transmisión de sangre contaminada por el VIH durante el acto sexual. Las formas más efectivas de medicina preventiva son la abstinencia sexual o la monogamia. En áreas en las que los suministros de sangre se revisan de manera rutinaria, el VIH se contrae mayoritariamente por sexo sin protección con una persona infectada o por compartir agujas entre los drogadictos.

La efectividad de la medicina preventiva subraya uno de los mensajes fundamentales de este capítulo: los virus son inevitables. Todos los organismos se ven atacados por virus; todos los organismos tienen defensas contra esos virus. Pero el árbol de la vida nunca se librará de esos parásitos. La mutación y la selección natural garantizan que los genomas víricos se irán adaptando continuamente a las defensas que ofrecen sus huéspedes, sin importar si esas defensas son creadas por un sistema inmunitario o por investigadores biomédicos. Los virus son una amenaza constante para todo organismo vivo.

CUADRO 35.2 Cócteles de fármacos para el VIH y la evolución de la resistencia a los fármacos

Los inhibidores de transcriptasa inversa del VIH se empezaron a distribuir ampliamente en Norteamérica y Europa a mediados de la década de 1990 con resultados espectaculares. Tras la terapia, muchos pacientes dejaron de tener niveles detectables de VIH en sangre. Los fármacos noquearon a las poblaciones de VIH.

Sin embargo, en dos años, los niveles de VIH en muchos de los pacientes que tomaban inhibidores de transcriptasa inversa empezaron a rebotar. Para investigar por qué estaba pasando esto, los investigadores secuenciaron el gen de transcriptasa inversa en estos pacientes. Los investigadores descubrieron que habían tenido lugar una serie de mutaciones en el gen de la transcriptasa inversa. Estas mutaciones llevaron a secuencias de aminoácidos cambiadas en el sitio activo de la enzima. Como las moléculas del inhibidor de la transcriptasa inversa no eran tan adecuadas para la versión alterada del sitio activo, la enzima podía funcionar razonablemente bien incluso en la presencia de moléculas inhibidoras. Tan pronto como un nuevo inhibidor de transcriptasa inversa se empezó a usar ampliamente, los investigadores documentaron el desarrollo de la resistencia a los fármacos.

En la literatura científica abundan los ejemplos de bacterias que han desarrollado resistencia a antibióticos y de virus que han desarrollado resistencia a fármacos antivíricos. Pero quizá ningún organismo o virus ha desarrollado resistencia a agentes de control tan rápido como lo ha hecho el VIH. La hipótesis destacada para explicar esta observación es que la tasa de mutación de VIH es especialmente alta. Los investigadores que ensayaron la transcripción producida por la transcriptasa inversa del VIH descubrieron que, de media, la base errónea se inserta una vez cada 8.000 nucleótidos. El genoma del VIH no codifica ninguna de las enzimas que corrigen errores introducidas en el Capítulo 14, así que estos errores quedan como mutaciones. Por otro lado, el *E. coli* tiene una DNA polimerasa de precisión y un juego de enzimas correctoras de errores. Cuando el *E. coli* replica su DNA, un nucleótido incorrecto aparece una vez cada *mil millones* de bases.

El remate en este caso es que, de media, se genera un nuevo mutante cada vez que el VIH replica su genoma. A nivel genético no hay dos partículas iguales.

¿Por qué es importante la alta tasa de mutación del VIH? En los individuos infectados, se producen a diario unos 10 mil millones de partículas víricas nuevas. Es posible que, entre los 10 mil millones, haya partículas con una mutación en los sitios activos de la transcriptasa inversa o de la proteasa. Como resultado, las poblaciones de VIH contienen, casi seguro, variantes que por lo menos son parcialmente resistentes a los fármacos que inutilizan a la mayoría del resto de partículas de la población.

Para los investigadores y los médicos el mensaje está claro: debido a la alta tasa de mutación del VIH, la búsqueda de terapias farmacológicas promete ser una «carrera armamentística»: una batalla constante entre nuevos fármacos y nuevas cepas resistentes del virus. Intentando mantenerse por delante de los virus resistentes a los fármacos, los médicos prescriben terapias de combinación, «cócteles» de fármacos que incluyen inhibidores de proteasa y uno o más inhibidores de transcriptasa inversa. Si los pacientes empiezan a mostrar signos de tener cepas resistentes, los médicos cambiarán la dosis o la composición del cóctel. Aunque es tremendamente caro, la terapia de combinación ha alargado la vida y ha mejorado la calidad de vida de decenas de centenares de pacientes con SIDA.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Todos los tipos de organismos y de células tienen algún tipo de virus como parásito.
- Tras infectar una célula, los virus pueden replicarse o permanecer latentes.

Deberías ser capaz de...

1) Realizar un diagrama de un ciclo de replicación lisogénico.
2) Realizar un diagrama de las seis fases de un ciclo de replicación lítico: entrada, síntesis de proteínas, replicación del genoma, agrupación vírica, salida y transmisión a un nuevo huésped.
3) Explicar cómo lo hace el VIH para realizar cada uno de los pasos de su ciclo de replicación.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The HIV Replicative Cycle

35.3 ¿Qué ocurre durante la diversificación de los virus?

Si los virus pueden infectar casi todos los tipos de organismo y células conocidos, ¿cómo es posible que los biólogos puedan identificar temas que ayuden a organizar la diversidad viral? La respuesta es que, además de ser identificados como envueltos o no envueltos, los virus se pueden categorizar por la naturaleza de su material hereditario; en esencia, el tipo de molécula que compone sus genes. El único aspecto importante de la diversidad vírica es la variación existente en su material genético.

Hay otros dos puntos críticos para reconocer la diversidad vírica: (1) los biólogos no tienen una comprensión sólida sobre cómo se originan los virus, pero (2) es cierto que los virus seguirán diversificándose. Vamos a analizar la diversidad de las moléculas que crean genes víricos, entonces consideraremos hipótesis para explicar de dónde vienen los virus así como datos recientes sobre virus nuevos o «emergentes».

TABLA RESUMEN **35.2** **La diversidad de los genomas virales**

Leyenda: ss = una sola hebra; ds = doble hebra; (+) = sentido positivo (la secuencia del genoma es la misma que el mRNA vírico); (-) = sentido negativo (la secuencia del genoma es complementaria al mRNA vírico).

Genoma		Ejemplo(s)	Huésped	Resultado de la infección	Notas
(+)ssRNA		TMV	Plantas de tabaco	Enfermedad del mosaico del tabaco	El TMV fue el primer virus de RNA en ser descubierto.
(-)ssRNA		Gripe	Muchos mamíferos y especies de pájaros	Gripe	Los virus ssRNA de sentido negativo transcriben sus genomas a mRNA a través de la RNA replicasa.
dsRNA		Fitovirus	Arroz, maíz y otras especies de cultivos	Enanismo	Los virus RNA de doble hebra se transmiten de planta a planta a través de los insectos. Muchos también pueden replicarse en su huésped insecto.
ssRNA que requiere transcripción inversa para la replicación		Virus del sarcoma de Rous	Pollos	Sarcoma (cáncer del tejido conectivo)	El virus del sarcoma de Rous fue identificado como cáncer décadas antes de que se descubriera otro agente causante de virus en 1911.
ssDNA, puede ser (+), (-), o (+) y (-)		ξ x 174	Bacterias	Muerte de la célula huésped	El genoma del ξ x174 es circular y fue el primer genoma completo en ser secuenciado.
dsDNA		Baculovirus Viruela Bacteriófago	Insectos Humanos Bacterias	Muerte Viruela Muerte	Estos son los virus más grandes en lo que se refiere al tamaño del genoma y la talla general.

La naturaleza del material genético vírico

El DNA es el material hereditario de todas las células. Todas las células sintetizan las moléculas que necesitan para funcionar, la información fluye desde el DNA al mRNA y a las proteínas (Capítulo 15). Aunque todas las células siguen este patrón, llamado el dogma central de la biología molecular, algunos virus lo rompen. Esta conclusión se remonta a los trabajos realizados en la década de 1950, cuando los biólogos pudieron separar los componentes de la proteína y el ácido nucleico de una partícula conocida como el virus de mosaico de tabaco, o TMV. Sorprendentemente, la porción de ácido nucleico de este virus consistía en RNA, y no en DNA. Experimentos posteriores demostraron que el RNA del TMV, por sí mismo, podía infectar tejidos de plantas y causar enfermedades. Este resultado fue desconcertante porque mostró que, por lo menos en este virus, el RNA, y no el DNA, funciona como material genético.

Investigaciones posteriores revelaron la sorprendente diversidad de los tipos de genoma vírico. En algunos grupos de virus, como los agentes que causan el sarampión y la gripe, el genoma consiste en RNA. En otros, como las partículas que causan el herpes y la viruela, el genoma se compone de DNA. Además, el genoma RNA y DNA de los virus puede ser tanto de una sola hebra como de dos. Los genomas de una sola hebra también pueden clasificarse como de «sentido positivo», «sentido negativo» o «ambisentido». En un **virus de sentido positivo** el genoma contiene las mismas secuencias que el mRNA requerido para producir proteínas víricas. En un **virus de sentido negativo,** las secuencias base del genoma son complementarias a las de los mRNA víricos. En un **virus ambisentido,** algunas secciones del genoma son de sentido positivo mientras que otras son de sentido negativo. La **Tabla Resumen 35.2** refleja la diversidad de los tipos de genoma vírico.

Si comprendes el concepto de la diversidad en el genoma vírico, deberías ser capaz de nombrar dos tipos que no estén basados en un DNA de doble hebra. Para cada uno de estos genomas, deberías poder hacer un diagrama de los pasos que realiza el flujo de información desde el gen a la proteína.

Finalmente, el número de genes que se encuentra en los virus varía mucho. Los tymovirus que infectan plantas contienen por lo menos tres genes, pero el genoma de la viruela puede codificar hasta 353 proteínas.

¿De dónde vienen los virus?

Nadie sabe dónde se originaron los virus, pero muchos biólogos sugieren que pueden ser derivados de plásmidos y elementos transponibles introducidos en el Capítulo 19 y en el Capítulo 20. Los virus, los plásmidos y los elementos transponibles son todos acelulares, elementos genéticos móviles que se replican con la ayuda de una célula huésped. Los virus simples son en realidad indiferenciables de los plásmidos excepto por un rasgo: codifican proteínas que forman una cápsida y permiten a los genes existir fuera de una célula.

Algunos biólogos suponen que los virus simples, los plásmidos y los elementos transponibles representan «conjuntos de genes escapados». Esta hipótesis afirma que los elementos genéticos móviles descienden de grupos de genes que escaparon físicamente de cromosomas bacterianos o eucariotas hace mucho tiempo. Según esta hipótesis, los grupos de genes escapados escogieron una existencia móvil y parasitaria porque resultaba que codificaban la información que necesitaban para replicarse a sí mismos a expensas de los genomas que una vez los sostuvieron. En el caso de los virus, la hipótesis es que los virus escapados incluían las instrucciones para realizar una cápsida de proteínas y posiblemente proteínas de envoltorio. Según la hipótesis de los genes escapados, es posible que cada tipo distinto de virus RNA y algunos de los virus DNA representen diferentes «momentos de escape».

Sin embargo, los mismos investigadores argumentan que los virus DNA con grandes genomas se pudieron haber originado de un modo muy distinto. Aquí la hipótesis es que los virus con gran DNA descienden de bacterias que vivían libremente y que en algún momento adoptaron su residencia en el interior de células eucariotas. La idea es que estos organismos degeneraron hasta convertirse en virus a medida que perdían gradualmente los genes necesarios para sintetizar ATP, ácidos nucleicos, aminoácidos y otros componentes. Aunque esta idea suena a especulación, no puede ser descartada a la ligera. El Capítulo 28 introducía especies del género *Chlamydia*, que son bacterias que viven como parásitos en el interior de células animales. Y el Capítulo 29 mostraba pruebas de que los orgánulos llamados mitocondria y cloroplasto, que residen en el interior de la célula eucariota, se originaron como simbiontes intracelulares. Los investigadores arguyen que, en vez de evolucionar hasta convertirse en simbiontes intracelulares que ayudaban a la célula huésped, los virus DNA se convirtieron en parásitos capaces de destruir al huésped.

Hasta la fecha, ninguna de las dos hipótesis ha sido comprobada de manera rigurosa. Para apoyar la teoría de los genes escapados, los investigadores seguramente tendrán que descubrir un nuevo virus que se originase de este modo, o virus que hayan derivado tan recientemente de genes bacterianos o eucariotas que la secuencia de DNA vírico aún se parezca mucho a la secuencia de DNA de esos genes. Para apoyar la hipótesis de la degeneración, los investigadores señalan al mimivirus, que aún contiene algunos genes involucrados en la síntesis de proteína. También se está discutiendo una tercera alternativa: la posibilidad de que los virus coevolucionaran con las primeras formas de vida basadas en RNA (véase Capítulo 4). Actualmente, no hay una opinión aceptada de manera general sobre de dónde vinieron los virus. Como los virus son tan diversos, es lógico que las tres hipótesis pudieran ser válidas.

Virus emergentes, enfermedades emergentes

Aunque no se sabe cómo evolucionaron los diversos tipos de virus, es cierto que los virus seguirán diversificándose. Con una regularidad alarmante, en las portadas de los periódicos se encuentran noticias de virus mortales que están infectando a seres humanos por primera vez. En 1993 un hantavirus que normalmente infecta a los ratones afectó de pronto a docenas de personas en el sudoeste de los EE.UU. Casi la mitad de los individuos que desarrollaron síndrome pulmonar por hantavirus murió. Se registraron tasas de mortalidad aún más altas en 1995 con el virus del Ébola, una variante de un virus de los monos, que causó una oleada de infecciones en la República Democrática del Congo. Cuando el brote amainó, se habían registrado unos 200 casos, el 80 por ciento fueron fatales. Durante el brote de Ébola de 1976, el 90 por ciento de los casos fueron mortales. Numerosos casos de gripe aviar que había infectado y matado seres humanos causaron alarma mundial en 2005-2006.

El síndrome pulmonar por hantavirus, el Ébola y la gripe aviar son ejemplos de **enfermedades emergentes:** nuevas enfermedades que de repente afectan a un número importante de individuos de una población huésped. En estos casos, los agentes causativos se consideraron virus emergentes porque habían cambiado de su especie huésped tradicional a un nuevo huésped: los seres humanos. Muchos investigadores consideran el VIH como un virus emergente porque se originó en chimpancés y se transmitió por primera vez a los humanos entre los inicios y mediados del siglo XX (véase **Cuadro 35.3**).

Los médicos se alarman cuando ven muchos pacientes con síntomas idénticos y poco frecuentes de una enfermedad en la misma área geográfica durante un corto periodo de tiempo. Los médicos informan de estos casos a las autoridades de salud pública, que llevan a cabo dos tareas urgentes: (1) identificar el agente que está causando la nueva enfermedad y (2) determinar cómo se está transmitiendo la enfermedad.

Para identificar un patógeno se pueden utilizar varias estrategias. En el caso del brote del síndrome pulmonar por hantavirus, las autoridades reconocieron grandes similitudes con síntomas de casos en los EE.UU. causados por un hantavirus llamado virus Hantaan, nativo del noreste de Asia. El virus Hantaan raramente causa enfermedades en los seres humanos; su huésped habitual son los roedores. Para determinar si un virus parecido al Hantaan era el responsable del brote en EE.UU., los investigadores empezaron por capturar ratones en las casas y los lugares de trabajo de los afectados. Un tercio de los roedores capturados dieron positivo para presencia de virus parecidos al Hantaan. (Las pruebas que se hicieron se explican en el Capítulo 49.) Los estudios de secuencias de DNA confirmaron que el virus era un tipo de hantavirus que no había sido descrito hasta el momento. Además, las secuencias encontradas en los ratones coincidían con las de los pacientes infectados. Basándose en estos resultados, las autoridades estaban seguras de que un hantavirus transmitido por roedores estaba causando la oleada de infecciones.

El siguiente paso en el programa de investigación, la transmisión del agente es igualmente crítico. Si un virus que normalmente es parásito de una especie distinta empieza a infectar de repente a seres humanos, si puede transmitirse de manera eficaz de persona a persona, y si causa una enfermedad seria, entonces el brote tiene potencial para convertirse en una epidemia. Pero si la transmisión se realiza solo entre el huésped habitual y los seres humanos, como en el caso de la rabia, entonces el número de casos se mantendrá bajo. Hasta la fecha, por ejemplo, la gripe aviar no ha sido transmitida de manera eficaz de persona a persona, solo de manera no eficaz de aves a personas.

Para determinar cómo se transmite un virus es necesario un trabajo detectivesco a la antigua usanza. A través de entrevistas a los pacientes sobre sus actividades, los epidemiólogos deciden

CUADRO 35.3 ¿Dónde se originó el VIH?

La clave para descubrir de dónde viene el VIH yace en la comprensión de la historia de la evolución, o filogenia, del virus. Los investigadores han reconstruido esta historia comparando la composición de los genes del VIH con secuencias de virus muy emparentados que son parásitos de chimpancés, monos y otros mamíferos (**Figura 35.16**). Las relaciones entre estas secuencias de genes sostienen varias conclusiones:

- El VIH pertenece a un grupo de virus llamados lentivirus, que infectan un amplio grupo de mamíferos, incluyendo a los gatos domésticos, los caballos, las cabras y los primates. (*Lenti* es la raíz latina que significa «lento», que aquí se refiere al largo periodo que se observa entre el inicio de una infección por parte de estos virus y la aparición de las enfermedades que causa).
- Muchos de los parientes más cercanos del VIH también tienen la palabra *inmunodeficiencia* en su nombre. Igual que el VIH, estos agentes son parásitos de células que forman parte del sistema inmunitario. Sin embargo, por razones desconocidas, parece que los parientes más cercanos del VIH no causan enfermedades en sus huéspedes. Estos virus infectan a monos y chimpancés y se llaman virus de inmunodeficiencia simia (VIS).
- Hay dos tipos distintos de virus de inmunodeficiencia humana, llamados VIH-1 y VIH-2. Aunque ambos pueden causar SIDA, el VIH-1 es mucho más virulento y es el mejor estudiado de los dos. Este capítulo gira en torno a él.
- Los parientes más cercanos del VIH-1 son virus de inmunodeficiencia aislados de chimpancés que viven en África central. Por contraste, los parientes más cercanos del VIH-2 son virus de inmunodeficiencia que parasitan monos llamados mangabeyes grises. En África central, donde las tasas de infección del VIH-1 llegaron por primera vez a proporciones epidémicas, el contacto entre chimpancés y seres humanos es amplio. Se caza a los chimpancés para que sirvan como comida o como animales de compañía. Asimismo, los mangabeyes grises se cazan y se tienen como animales de compañía en África occidental, donde las tasas de infección del VIH-2 son las más altas. Para aclarar estas observaciones, los biólogos sugieren que el VIH-1 es un descendiente de los virus que infectan a los chimpancés, y el VIH-2 es un descendiente de los virus que infectan a los mangabeyes grises. Los «saltos» entre especies posiblemente ocurrieron cuando un ser humano cortaba en pedazos a un mono o un chimpancé para utilizarlo como alimento.
- Existen diversas cepas de VIH-1. Una **cepa** del virus consiste en una población que tiene características similares. La cepa más importante del VIH-1 se llama O de *out-group* (grupo exterior, lo que significa, de entre el resto de cepas, el grupo parental más basal), N de *new* (nuevo) y M de *main* (principal). Como existen pocos mecanismos para que los virus salten de los seres humanos hacia los chimpancés o los monos, es posible que cada una de estas cepas represente un origen independiente del VIH de una cepa del VIS de chimpancé. Este es el punto clave. La existencia de estas diversas cepas sugiere que el VIH-1 ha saltado de los chimpancés a los seres humanos diversas veces y es posible que lo haga de nuevo en el futuro.

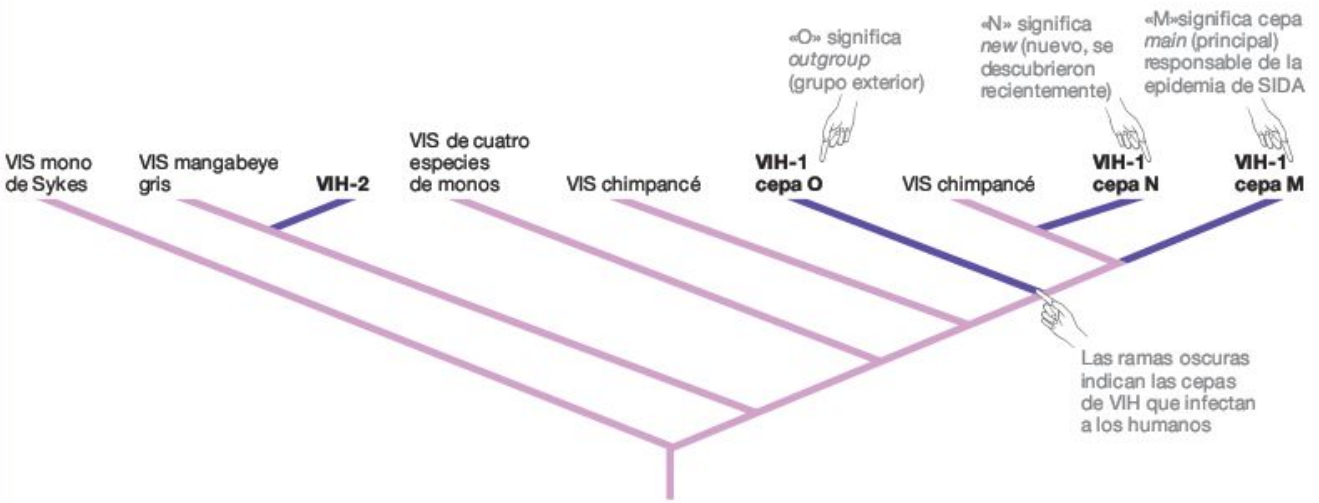


FIGURA 35.16 Filogenia de las cepas y tipos del VIH. Árbol filogenético que muestra las relaciones de evolución entre algunos de los virus de inmunodeficiencia que infectan a los primates, incluyendo a los chimpancés, los humanos y diversas especies de monos.

EJERCICIO En las ramas adecuadas, indica dónde saltó el VIS a los humanos (dibuja y etiqueta barras entre las ramas adecuadas).

si cada paciente pudo haber adquirido el virus de un modo independiente. ¿Los infectados con el hantavirus estuvieron en contacto con ratones? Si fue así, ¿fueron mordidos? ¿Manipularon heces u orina de roedores durante tareas de limpieza o entraron en contacto con comida contaminada? ¿La enfermedad empezó a aparecer en los asistentes sanitarios, lo que significa que estaba siendo transmitida de ser humano a ser humano?

En el brote de hantavirus, las autoridades de salud pública concluyeron que no se estaban dando casos de transmisión entre humanos. Los asistentes sanitarios no enfermaron: como los pacientes no tuvieron contacto extensivo entre ellos, era probable que cada uno hubiese adquirido el virus de manera independiente. El brote también coincidió con un incremento de la población local de ratones durante un breve periodo de tiempo, que estaba relacionado con el clima. La posibilidad más plausible era que los individuos hubieran adquirido el patógeno inhalando polvo o manipulando comida que contenía restos de heces u orina de ratón. En resumen, el hantavirus no tenía el potencial para causar una epidemia. La mejor medicina era la preventiva: se avisó a los propietarios de viviendas de que debían cazar a los ratones en las áreas habitables, llevar mascarillas mientras limpiasen cualquier área en la que los ratones pudiesen haber vivido, y almacenar comida en botes cerrados.

El virus del Ébola, por otro lado, era evidentemente transmitido de persona a persona. Muchos doctores y enfermeras lo contrajeron tras atender a pacientes con el virus. Las infecciones que se originan en los hospitales normalmente se extienden cuando se pasan de paciente a paciente a través del personal sanitario. Pero gracias a la observación atenta de los procedimientos que realizaba el personal del hospital, los investigadores concluyeron que el virus del Ébola se estaba transmitiendo solo a través de contacto directo de fluidos corporales (sangre, orina, heces o esputos). El brote se puso bajo control cuando los trabajadores del hospital aumentaron sus estándares de higiene e insistieron en la eliminación o desinfección de toda la ropa de cama, los utensilios y el equipamiento contaminado. La situación con el brote de gripe aviar en 2005-2006 fue similar: transmisión entre personas extremadamente rara y basada solo en contacto directo extensivo con fluidos corporales. Si los virus del Ébola o de la gripe aviar se hubiesen transmitido por contacto casual como el tacto o la inhalación, como el virus del resfriado, habría tenido lugar una epidemia masiva.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

Entre los virus, varios tipos de moléculas diferentes sirven como material genético

Deberías ser capaz de...

1) Explicar cómo el genoma del RNA de hebra simple de sentido negativo de los virus de la gripe, que son complementarios en secuencia para el mRNA viral, se utiliza para producir una nueva generación de viriones de la gripe.
2) Establecer si una mutación que permitió que los virus de la gripe aviar se extendieran a través de partículas del aire tosido por infectados convertiría al virus en más o menos peligroso para los humanos. Explica tu razonamiento.

35.4 Linajes clave de virus

Como los científicos están casi seguros de que los virus se originaron en múltiples momentos a lo largo de la historia de la vida, no existe nada parecido a una filogenia de todos los virus. Dicho de otro modo, no hay un árbol filogenético simple que represente la historia de la evolución de los virus como sucede con los organismos que se presentan en capítulos posteriores. En vez de eso, los investigadores se concentran en comparar las secuencias base del material genético de pequeños grupos de virus estrechamente relacionados entre ellos y en utilizar estos datos para reconstruir la filogenia de linajes específicos. Los árboles filogenéticos de los virus normalmente se deducen comparando datos de secuencias del ácido nucleico, utilizando las técnicas explicadas en el Capítulo 27.

El árbol filogenético de los virus de inmunodeficiencia de los simios y de los virus de inmunodeficiencia humana de la Figura 35.16 es un buen ejemplo de cómo los investigadores construyen e interpretan las filogenias de un grupo específico de virus. Estos tipos de filogenias han sido importantes en la comprensión de la diversidad vírica y en las fuentes de los virus emergentes. Por ejemplo, los análisis filogenéticos permitieron a los biólogos reconocer que hay dos tipos distintos de VIH. Los datos filogenéticos que se muestran en el diagrama de la Figura 35.16 indican que el VIH-1 y el VIH-2 son tipos de virus distintos que se originaron en distintas especies huéspedes (véase Cuadro 35.3). Estos datos se correlacionan con la observación de que el VIH-1 y el VIH-2 difieren de forma importante. Por ejemplo, aunque ambos tipos de VIH infectan células del sistema inmunitario y se transmiten normalmente por contacto sexual, el VIH-2 es mucho menos virulento y se transmite más fácilmente entre humanos que el VIH-1.

Para organizar la diversidad de los virus a gran escala, los investigadores los agrupan en siete categorías generales basadas en la naturaleza de su material genético. Entre este amplio agrupamiento, los biólogos también diferencian un total de unas 70 familias de virus que se distinguen por (1) la estructura del virión (a menudo si está envuelto o no), y (2) la naturaleza de la especie huésped.

Aunque no tienen nombres científicos formales, los virus de las distintas familias se agrupan en diversos géneros por conveniencia. Entre los géneros, los biólogos identifican y dan nombre a los tipos de virus, como el VIH, el virus del sarampión o la viruela. Entre cada uno de estos tipos víricos, se pueden identificar y calificar de cepas las poblaciones con características distintivas. La cepa es el nivel de taxonomía más bajo o más específico de los virus. Las cepas O, N y M del VIH, que se resaltan en la Figura 35.16, son ejemplos de distintas cepas de virus. En el caso del VIH-1, las cepas a las que se ha dado nombre resultaron de «saltos» independientes del virus de inmunodeficiencia de los simios a un nuevo huésped: el ser humano. Cada una de estas cepas tiene características distintivas. La cepa M, por ejemplo, se llamó *main* (principal) porque es la responsable de la mayoría de las infecciones de VIH conocidas hasta hoy.

Para tener una idea de la diversidad vírica, vamos a estudiar algunos de los grupos principales que pueden identificarse por la naturaleza de su material genético.

Virus de DNA de doble hebra (dsDNA)

El grupo de los virus de DNA de doble hebra es grande, se compone de 21 familias y 65 géneros. La viruela (**Figura 35.17**) es quizá el más conocido de ellos. Aunque la viruela ha sido responsable de millones de muertes a lo largo de la historia de la humanidad, fue erradicada a través de programas de vacunación. Hoy en día la viruela está extinta en la naturaleza salvaje; las únicas muestras del virus que aún se conservan se guardan en laboratorios de investigación.

Material genético Como su nombre indica, los genes de estos virus consisten en una sola molécula de DNA de doble hebra. La molécula puede ser lineal o circular.

Especies huésped Estos virus son parásitos de huéspedes de todo el árbol de la vida, con la excepción notable de las plantas terrestres. Incluyen familias de virus llamadas bacteriófagos T-even y λ, algunos de los cuales infectan *E. coli*. Además, los virus de la viruela, los herpesvirus y los adenovirus, algunos de los cuales parasitan a seres humanos, tienen genomas que consisten en DNA de doble hebra.

Ciclo de replicación En la mayoría de virus de DNA de doble hebra que infectan eucariotas, los genes víricos tienen que entrar en el núcleo para replicarse. Los genes víricos solo se replican durante la fase S, cuando los cromosomas de la célula huésped se están replicando. Como resultado, este tipo de virus puede mantener una infección solamente en las células que se están dividiendo de manera activa, como las células que recubren el tracto respiratorio o el canal urogenital. Algunos de estos virus pueden inducir la replicación en las células infectadas.

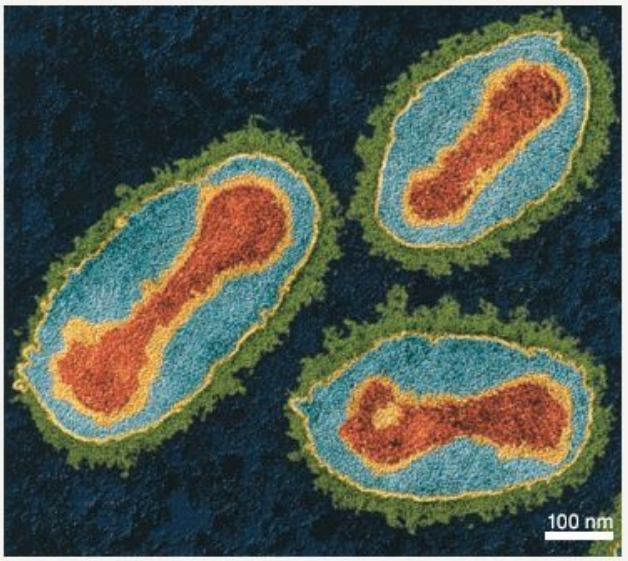


FIGURA 35.17 La viruela es un virus de doble hebra.

Virus de RNA de transcripción inversa (retrovirus)

Los genomas del virus de RNA de transcripción inversa se componen de una sola hebra de RNA. Solo existe una familia, llamada retrovirus.

Material genético Las partículas de los virus tienen dos copias de su genoma de una sola hebra, así que son diploides.

Especies huésped Se sabe que las especies de este grupo solo parasitan a vertebrados, en especial a pájaros, peces o mamíferos. El VIH es el virus más familiar de este grupo. El virus del sarcoma de Rous, el virus del tumor mamario del ratón y el virus de la leucemia murina (ratón) son otros retrovirus que también se han estudiado en profundidad. El virus del sarcoma de Rous fue el primer virus del que se demostró su asociación al desarrollo del cáncer (en los pollos); los virus del ratón fueron los primeros virus de los que se supo que aumentaban el riesgo de cáncer en los mamíferos (**Figura 35.18**). En la mayoría de los casos los virus que se asocian al desarrollo del cáncer contienen genes que contribuyen al crecimiento incontrolado de las células que infectan.

Ciclo de replicación Los retrovirus contienen la enzima transcriptasa inversa en el interior de su cápsida. (Una partícula típica del VIH contiene más o menos la mitad de moléculas de transcriptasa inversa). Cuando el genoma RNA y la transcriptasa inversa del virus entran en el citoplasma de la célula huésped, la enzima cataliza la síntesis de un cDNA de una sola hebra del RNA original. La versión del genoma del DNA de doble hebra entra en el núcleo con una proteína vírica llamada integrasa. La integrasa cataliza la integración de los genes víricos al interior de un cromosoma huésped. Puede que el virus quede latente durante un periodo, pero al final los genes se transcriben a RNA para empezar el crecimiento lítico y la producción de una nueva generación de partículas de virus.

FIGURA 35.18 Algunos retrovirus, como el virus del tumor mamario del ratón, están asociados con el cáncer.

Virus de RNA de doble hebra (dsRNA)

Hay siete familias de virus de RNA de doble hebra y un total de 22 géneros. La mayoría de los virus de este grupo son no envueltos.

Material genético En algunas familias, las partículas de virus suelen tener un genoma que consta de 10-12 moléculas de RNA de doble hebra; en otras familias, el genoma se compone de solo 1-3 moléculas de RNA.

Especies huésped Los virus con genomas de RNA de doble hebra son parásitos de una amplia variedad de huéspedes, incluyendo los hongos, las plantas terrestres, los insectos, los vertebrados y las bacterias. Los virus que causan enfermedades en el arroz, el maíz, la caña de azúcar y otras cosechas son especialmente destacables. La **Figura 35.19** muestra plantas de arroz que están siendo atacadas por un virus de RNA de doble hebra. Las infecciones también son comunes en *Penicillium*, un hongo filamentoso que produce el antibiótico penicilina. Las infecciones de reovirus y de rotavirus, la mayor causa de diarrea infantil en los humanos, son responsables de más de 110 millones de casos y 44.000 muertes cada año.

Ciclo de replicación Una vez en el interior del citoplasma de una célula huésped, el genoma de doble hebra de estos virus sirve como patrón para la síntesis de RNA de una sola hebra, que después son convertidas en proteínas víricas. Las proteínas forman las cápsidas de una nueva generación de partículas de virus. Las copias del genoma se crean cuando la enzima vírica convierte el RNA de una sola hebra en uno de doble hebra.

FIGURA 35.19 Los virus de RNA de doble hebra, como el del raquitismo andrajoso, son parásitos de una amplia variedad de organismos. En la fotografía, arroz.

Virus de RNA de una sola hebra de sentido negativo ([–]ssRNA)

Hay 7 familias y 30 géneros en este grupo. La mayoría de los miembros de este grupo son envueltos, pero algunos virus de RNA de una sola hebra de sentido negativo carecen de envoltura.

Material genético La secuencia de bases de un virus de RNA de sentido negativo es opuesta en lo que se refiere a polaridad a la secuencia de un mRNA viral. Dicho de otro modo, el genoma del virus de una sola hebra es complementario al mRNA vírico. Dependiendo de la familia, el genoma puede constar de una única molécula de RNA o hasta ocho moléculas de RNA separadas.

Especies huésped Una amplia variedad de plantas y animales tienen como parásitos a virus con genomas RNA de una sola hebra de sentido negativo. Si alguna vez has tenido gripe, paperas o sarampión, ya tienes un conocimiento doloroso de estos virus (**Figura 35.20**). El Ébola, el Hantaan, y los virus de la rabia también pertenecen a este grupo.

Ciclo de replicación Cuando el genoma de un virus de RNA de una sola hebra de sentido negativo entra en una célula huésped, una RNA polimerasa vírica utiliza ese genoma como un patrón para hacer nuevo mRNA vírico. Después, estos mRNA víricos son transformados para formar proteínas víricas. Los mRNA víricos también sirven como patrón para la síntesis de nuevas copias del genoma RNA de una sola hebra de sentido negativo.

FIGURA 35.20 Los virus de RNA de una sola hebra de sentido negativo, como el virus del sarampión, causan algunas enfermedades comunes de la infancia.

Virus de RNA de una sola hebra de sentido positivo ([+]ssRNA)

Este es el grupo de virus más grande que se conoce, con 81 géneros organizados en 21 familias.

Material genético La secuencia de bases de un virus de RNA de sentido positivo es la misma que la del mRNA vírico. Dicho de otro modo, el genoma no necesita ser transcrito para que se produzcan las proteínas. Según la especie, el genoma consta de una a tres moléculas de RNA.

Especies huésped La mayoría de virus de plantas importantes a nivel comercial pertenecen a este grupo. A menudo se los llama virus de mota, virus de mancha, virus cloróticos (lo que significa que carecen de clorofila), virus necróticos (o sea, células muertas rodeadas de tejido intacto) o virus mosaico. La **Figura 35.21** muestra una hoja sana de caupí y una hoja de caupí que ha sido atacada por un virus de RNA de una sola hebra de sentido positivo. Sin embargo, algunas especies de este grupo de virus se especializan en ser parásitos de bacterias, hongos o animales. Una variedad de enfermedades humanas, incluyendo el resfriado común, la polio y la hepatitis A, C y E, son causadas por virus de RNA de sentido positivo.

Ciclo de replicación Cuando el genoma de estos entra en una célula huésped, el RNA de una sola hebra se transcribe inmediatamente a proteínas víricas. Estas proteínas incluyen las enzimas que hacen copias del genoma. La nueva generación de partículas de virus está agrupada en una estructura compleja que se vincula con las membranas de la célula huésped.

Hoja sana Hoja infectada con virus

FIGURA 35.21 Los virus de RNA de una sola hebra de sentido positivo, como el virus mosaico del caupí, causan enfermedades importantes en las plantas.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

- **Los virus son parásitos minúsculos no celulares que infectan a casi todos los tipos de células conocidos. No pueden metabolizar por sí mismos, o sea, fuera de las células huéspedes, y se considera que no están vivos. Los diversos tipos de virus infectan especies y tipos de células específicas.**

  Los virus causan enfermedades y muertes en plantas, hongos, bacterias y arqueas, así como en seres humanos y otros animales. Normalmente la vacunación es efectiva para prevenir epidemias de virus. Por desgracia, es difícil o imposible diseñar una vacuna que pueda preparar el sistema inmunitario para virus que mutan muy rápido, como el VIH y la gripe aviar.

  Deberías ser capaz de explicar por qué, a pesar de la diversidad y abundancia de virus, la mayoría de las células están sanas.

- **Aunque los virus son diversos a nivel morfológico, pueden clasificarse en dos tipos generales: virus envueltos y no envueltos.**

  Tanto los virus envueltos como los no envueltos tienen una cápsida hecha de proteínas. Normalmente la cápsida encierra enzimas víricas y también genoma vírico. Los virus no envueltos constan de una cápsida sin vaina, pero en los virus envueltos la cápsida está rodeada de un envoltorio membranoso. Los virus no envueltos salen de la célula por lisis; los virus envueltos salen de la célula por brotación.

  Deberías ser capaz de hacer esbozos comparando las morfologías generales de virus envueltos y no envueltos.

- **El ciclo de la infección vírica puede reducirse a seis pasos: (1) entrada en una célula huésped, (2) producción de proteínas víricas, (3) replicación del genoma vírico, (4) agrupación de una nueva generación de partículas de virus, (5) salida de la célula infectada y (6) transmisión a un nuevo huésped.**

  Una enfermedad vírica empieza cuando el contenido de una partícula de virus entra en una célula huésped. Por ejemplo, cuando el VIH se fija a una proteína de transmembrana llamada CD4 y un correceptor, el envoltorio del virus, parecido a una membrana, se fusiona con la membrana plasmática de la célula huésped, y el genoma vírico y las proteínas entran en el citoplasma. En la segunda fase del ciclo de replicación, se producen las proteínas víricas. El genoma vírico se replica en la tercera fase, y entonces las proteínas víricas se agrupan y forman partículas completas (la cuarta fase del ciclo de infección). Entonces la nueva generación de partículas completas brota de la célula o la revienta, normalmente matando al huésped en el proceso. Una vez son liberadas, las partículas pueden infectar otras células del mismo organismo multicelular o transmitirse a un nuevo huésped.

  Deberías ser capaz de explicar cómo se pueden parar por lo menos tres de las seis fases de ciclos de replicación vírica, utilizando el VIH como ejemplo.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The HIV Replicative Cycle

En lo que se refiere a la diversidad, el rasgo clave de los virus es la naturaleza de su material genético. El genoma de los virus puede consistir en una doble hebra de DNA, una sola hebra de DNA, una doble hebra de RNA o uno de diversos tipos de RNA con una sola hebra.

Los genomas víricos son pequeños y pueden estar formados por RNA o por DNA, pero no por ambos. Los genomas víricos no codifican ribosomas, y la mayoría de los genomas víricos no codifican las enzimas necesarias para transcribir sus propias proteínas o para desempeñar otros tipos de biosíntesis. Cuando un virus infecta una célula huésped usa las enzimas, los nutrientes, el ATP y los ribosomas de esa célula para crear una nueva generación de partículas de virus. Esta observación explica por qué las enfermedades víricas no son fáciles de tratar con fármacos: las moléculas que incapacitan las enzimas que los virus necesitan pueden dañar también a las células huésped.

Deberías ser capaz de explicar cómo se copia un genoma vírico que consta de DNA de una sola hebra por una DNA polimerasa vírica.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cómo entran en las células del animal los virus que los infectan?
   a. Los virus pasan a través de una herida.
   b. Los virus se adhieren a una proteína de membrana.
   c. Los virus perforan la pared celular.
   d. Los virus lisan la célula.
2. ¿Qué hace la transcriptasa inversa?
   a. Sintetiza proteínas del mRNA.
   b. Sintetiza tRNA del DNA.
   c. Sintetiza DNA del RNA.
   d. Sintetiza RNA del DNA.
3. ¿Qué proporcionan las células huésped a los virus?
   a. Nucleótidos y aminoácidos.
   b. Ribosomas.
   c. ATP.
   d. Todo lo anterior.
4. ¿Cuándo adquieren su envoltorio la mayoría de las partículas de virus envueltos?
   a. Durante la entrada a la célula huésped.
   b. Mientras brota de la célula huésped.
   c. Cuando revienta de la célula huésped.
   d. Cuando se integran en el cromosoma de la célula huésped.
5. ¿Qué reacción cataliza la proteasa?
   a. La polimeración de los aminoácidos en péptidos.
   b. El corte de las cadenas de péptidos largos y su conversión en proteínas funcionales.
   c. El plegado de las cadenas de péptidos largos y su conversión en proteínas funcionales.
   d. Agrupación de partículas víricas.
6. ¿Por qué es difícil diseñar una vacuna para los virus con altas proporciones de mutación, como el VIH y el virus de la gripe?
   a. Las vacunas tienden a ser inestables y a deteriorarse con el tiempo.
   b. Estos virus presentan tantos fragmentos de proteínas que el sistema inmunitario reacciona de manera exagerada.
   c. No tienen fragmentos de proteínas que puedan ser reconocidas por una célula huésped.
   d. Nuevas mutaciones cambian constantemente las proteínas víricas.

Respuestas: 1. b; 2. c; 3. d; 4. b; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. La superficie exterior de un virus consta o bien de un envoltorio similar a una membrana o bien de una cápsida de proteína. ¿Qué tipo de superficie exterior tiene el VIH? ¿Qué tipo tiene el adenovirus? ¿Cómo se correlaciona la superficie exterior de un virus con su modo de existir en una célula huésped, y por qué?
2. Compara la complejidad morfológica del VIH con la del bacteriófago T4. ¿Cuál de los virus dirías que tiene el genoma más grande? Explica la lógica de tu hipótesis.
3. Compara y contrasta el crecimiento lítico con el crecimiento durante el estado latente. ¿Pueden las poblaciones víricas incrementarse si los viriones permanecen en estado latente?
4. Explica por qué las enfermedades víricas son más difíciles de tratar que las enfermedades causadas por bacterias.
5. Dibuja el ciclo lítico de un virus no envuelto con un genoma RNA de una sola hebra de sentido positivo que infecta células en la raíz de las plantas de arroz. Describe los modos de acción de dos medicamentos que podrían desarrollarse para tratar plantas infectadas con este virus.
6. ¿Qué tipo de datos convenció a los investigadores de que el VIH se originó cuando el virus del síndrome de inmunodeficiencia en simios «saltó» a los seres humanos? ¿Estás de acuerdo con estas conclusiones? ¿Por qué?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

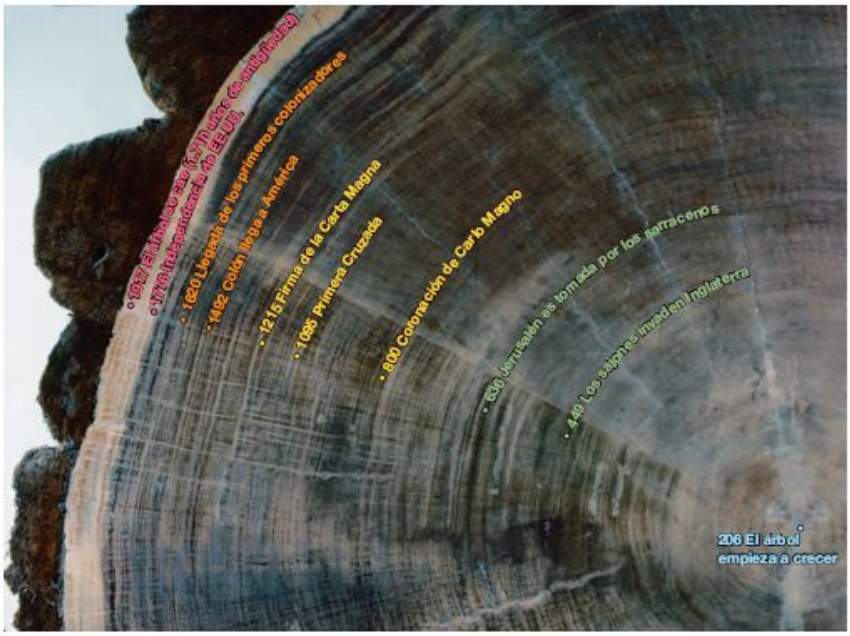
1. Supón que pudieras aislar un virus que es parásito del patógeno *Staphylococcus aureus:* una bacteria que causa acné, forúnculos y otras afecciones humanas. ¿Cómo podrías comprobar si este virus puede servir como un antibiótico seguro y efectivo?
2. Si estuvieras a cargo del presupuesto del gobierno dedicado a la contención de la epidemia del SIDA, ¿dedicarías la mayoría de los recursos al desarrollo de fármacos, al desarrollo de vacunas o a la medicina preventiva? Argumenta tu respuesta.
3. Las bacterias luchan contra infecciones víricas con endonucleasas de restricción (enzimas de bacterias, presentadas en el Capítulo 19). Las endonucleasas de restricción cortan, o rompen, el DNA vírico en secuencias específicas. Las enzimas no cortan el propio DNA de la bacteria, porque las bases del genoma bacteriano están protegidas de la enzima por la mutilación (la adición de un grupo CH_3). Genera una hipótesis para explicar por qué los miembros del grupo Eukarya no tienen endonucleasas de restricción.
4. Considera estas dos definiciones opuestas de la vida:
   a. Una entidad está viva si es capaz de replicarse a sí misma a través de la transformación química dirigida de su entorno.
   b. Una entidad está viva si es un sistema integrado para el almacenamiento, mantenimiento, replicación y el uso de información genética.

   Según estas definiciones ¿están vivos los virus? Explícate.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Forma y función de las plantas

36



Sección transversal del tronco de una secuoya que vivió 1.710 años. Este capítulo estudia la anatomía de las plantas, incluido cómo se forma la madera y por qué aparecen los anillos de crecimiento en el tronco de los árboles.

CONCEPTOS CLAVE

- El cuerpo vascular de las plantas está formado por (1) un sistema radicular que sostiene la planta y absorbe el agua y los iones y (2) un tallo y hojas que absorben el dióxido de carbono y la luz solar. Ambos son dinámicos: crecen y cambian toda su vida.
- Debido a la variación de formas y tallas en las diferentes especies e individuos, las plantas son capaces de obtener luz solar y otros recursos de muy distintas maneras.
- El crecimiento primario ocurre cuando las células situadas en los extremos de las raíces y tallo se dividen y se agrandan. Este extiende el cuerpo de la planta y da lugar a la diferenciación de los tres primeros tejidos, especializados en la protección, producción y almacenamiento de alimento y transporte.
- En algunas especies el crecimiento secundario hace ensanchar a las raíces y a los tallos. Se produce cuando las células cercanas al perímetro de la raíz y el tallo se dividen. Añade tejido conductor y una estructura de soporte adicional.

Las plantas fotosintéticas realizan la química más espectacular de todos los organismos terrestres. Utilizando la energía del sol y los compuestos primarios básicos —dióxido de carbono, agua e iones que contienen nitrógeno, fósforo, potasio y otros átomos clave—, las plantas sintetizan cientos de hidratos de carbono distintos, proteínas, ácidos nucleicos y lípidos. Utilizan dichos compuestos para construir sus cuerpos, los cuales deben vivir durante cientos de años. Esta proeza es aún más impresionante cuando reparas en que los materiales primarios que necesitan las plantas para crecer son diminutos y difusos: las moléculas de dióxido de carbono, los iones de amonio y otros recursos se encuentran en muy bajas concentraciones en áreas muy extensas. Para obtener estos sencillos materiales primarios es necesario el uso de sus sofisticadas maquinarias biosintéticas, las raíces de las plantas y los tallos crecen hacia fuera, de modo que el individuo se extiende por el suelo y por la atmósfera.

En esencia, el cuerpo de la planta recolecta estos difusos recursos y los almacena en sus células y tejidos. La estructura del cuerpo de las plantas es dinámica, y por esta razón la mayoría crece durante toda su vida. Un ejemplar de 5.000 años de *Pinus ducampopinus* (pino amarillo) tiene raíces y partes del tronco que aún continúan en crecimiento. Para describir este fenómeno, los biólogos dicen que las plantas pueden mostrar un **crecimiento indeterminado.** Bajo condiciones favorables las plantas expanden sus raíces y sus brotes en las direcciones más adecuadas, para poder obtener más y más luz y materiales primarios y así satisfacer sus necesidades.

El contraste entre la forma de vida de las plantas y la de los animales es asombroso. La mayor parte de los animales puede desplazarse y se abastece de una fuente de alimentación muy concentrada. Sin embargo, las plantas permanecen en un único lugar donde extienden sus raíces y tallos para recolectar recursos difusos y así procurarse su propio alimento.

Este capítulo se centra en resolver tres cuestiones fundamentales: (1) ¿cómo está organizado el cuerpo de las plantas?, (2) ¿por qué las plantas son tan variables en forma y tamaño? y (3) ¿cómo pueden crecer las plantas durante toda su vida? En lugar de hacer un estudio del catálogo total de plantas terrestres, nos centraremos aquí en las angiospermas. Recuerda del Capítulo 30 que las angiospermas son las plantas que producen flores. Dentro de los grandes grupos de plantas, este es el más reciente en aparecer en el registro fósil, y son las que presentan más éxito, abundancia y diversidad de las plantas terrestres hoy en día. Además, pertenecen al linaje de plantas más rico y tienen una enorme importancia económica y médica para los humanos. La mayoría de los alimentos que consumimos y los medicamentos que utilizamos provienen de las angiospermas.

Si miras a tu alrededor o dentro de una tienda de ultramarinos, podrás ver casi seguro la gran variedad que hay de plantas o de los productos de estas plantas. Cuando termines este capítulo, comprenderás cómo están organizados los cuerpos de las plantas y cómo son capaces de crecer. Explorar las cuestiones sobre la anatomía de las plantas con flores es vital para comprender el mundo, tanto como estudiar las temáticas de otros capítulos de esta unidad.

36.1 Forma de las plantas: estructuras con muchas variaciones

En el Capítulo 10 se detalla cómo las plantas (junto con las algas, cianobacterias y una variedad de protistas) obtienen la energía y el carbono necesario para crecer y reproducirse. Las plantas utilizan la energía solar (protones) para sintetizar hidratos de carbono usando el dióxido de carbono del aire y el agua del suelo. Para que se pueda producir la fotosíntesis, las plantas necesitan grandes cantidades de luz y de dióxido de carbono y una pequeña cantidad de agua y fuente de electrones (**Figura 36.1**). Las plantas también necesitan una gran cantidad de agua para llenar sus células y mantenerlas a una presión y volumen normal. Para sintetizar los ácidos nucleicos, encimas, fosfolípidos y otras macromoléculas requeridas para construir y abastecer las células, necesitan obtener nitrógeno, fósforo (P), potasio (K), magnesio (Mg), y una gran cantidad de otros nutrientes. La mayoría de estos oligoelementos existen en la naturaleza en el suelo, como es el caso de los iones disueltos en el agua.

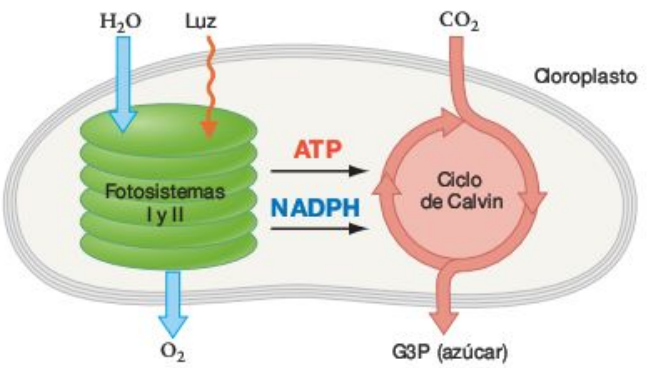


FIGURA 36.1 Las plantas necesitan recursos para realizar la fotosíntesis.

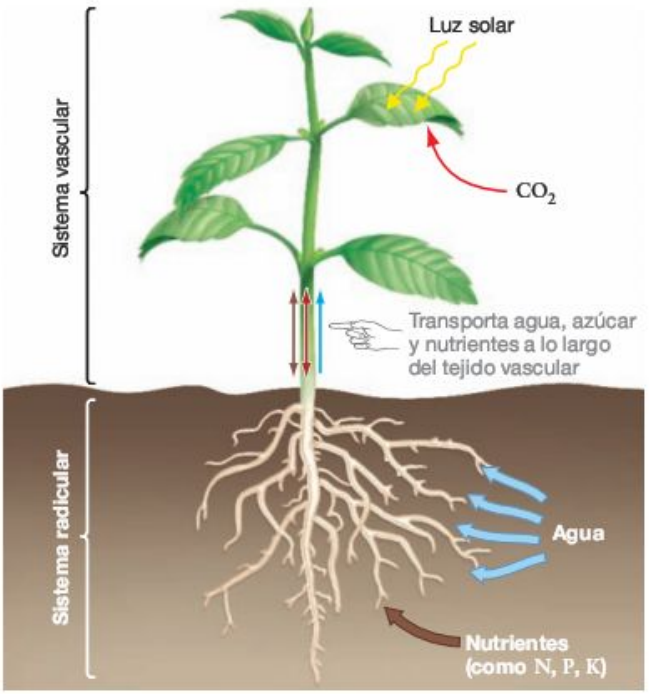


FIGURA 36.2 Los sistemas radicular y vascular adquieren y transportan los alimentos. El sistema vascular está especializado en recolectar luz y CO_2; el sistema radicular absorbe agua y oligoelementos como nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K).

EJERCICIO Supón que hubiera un nuevo depósito rico en nutrientes en el suelo a la izquierda y una fuente rica en luminosidad disponible a la derecha. Dibuja el aspecto que crees que tendrá este individuo en un mes.

Para adquirir los recursos necesarios para la fotosíntesis, las plantas utilizan los dos sistemas básicos mostrados en la **Figura 36.2.** La parte situada bajo tierra, llamada **sistema radicular,** sujeta a la planta y le suministra agua y nutrientes desde el suelo, mientras que la parte situada encima del suelo, llamada **sistema vascular,** recolecta luz y dióxido de carbono desde la atmósfera para producir azúcares. Estos sistemas crecen durante toda la vida del individuo, lo que permite a la planta incrementar su tamaño, superar a los competidores y obtener los recursos que necesita.

En la mayoría de las plantas, los sistemas radicular y vascular están conectados por el tejido vascular. El agua se transporta desde las raíces a los tallos mediante el tejido vascular; los azúcares y otros nutrientes son transportados en ambas direcciones.

La **Figura 36.3** muestra al detalle la anatomía de los tallos y raíces. La planta genérica mostrada en las Figuras 36.2 y 36.3 es una **planta herbácea** o hierba, lo que quiere decir que es una planta sin corteza con un periodo relativamente corto de vida del tallo. La mayoría de las plantas del campo están estructuradas tal y como se ilustra en las siguientes figuras, lo que significa que sus cuerpos están organizados en sistemas radiculares y tallos unidos mediante el tejido vascular. Sin embargo, hay muchas variaciones en esta estructura. La organización del tejido vascular no es idéntica en todas las plantas y la morfología de los sistemas radiculares, los sistemas vasculares y hojas varían ampliamente.

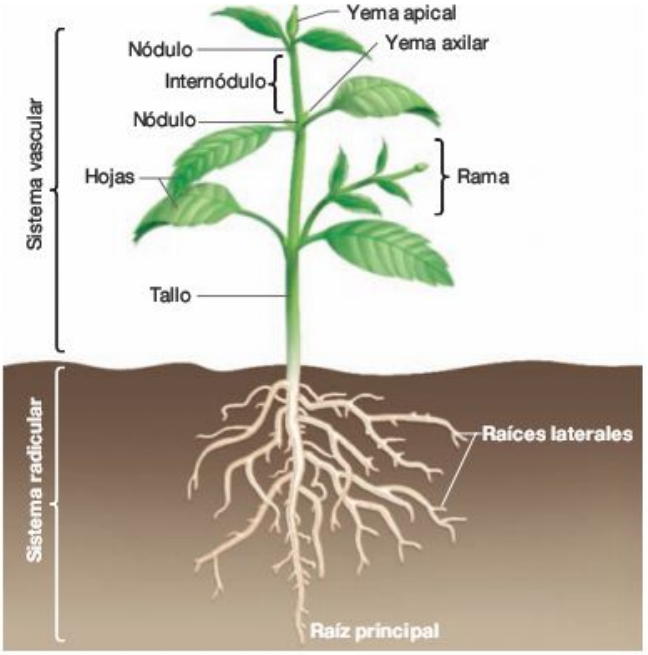


FIGURA 36.3 La mayoría de los sistemas radiculares y de vástagos tienen las mismas estructuras generales.

El sistema radicular

Muchos sistemas radiculares tienen una sección vertical llamada **raíz principal** y numerosas **raíces laterales** que crecen más o menos horizontalmente. La función del sistema radicular consiste en anclar la planta en el suelo, absorber agua e iones del suelo, conducir el agua y algunos iones hacia el tallo y almacenar el material producido en el tallo para su posterior uso.

Los sistemas radiculares pueden tener una impresionante extensión. Por ejemplo, un investigador hizo crecer una planta de centeno en un contenedor lleno de tierra durante cuatro meses, después desenterró la planta y midió el crecimiento de sus raíces. Encontró que el sistema radicular de un solo individuo contenía más de 13 millones de estructuras identificables que, unidas, tenían una longitud de más de 11.000 km, casi un tercio de la circunferencia terrestre. Otros estudios han mostrado que las raíces de los árboles se extienden a lo ancho cubriendo zonas mucho más amplias que lo que supone la cobertura de la copa del árbol y no es inusual que el sistema radicular de la planta represente más del 80 por ciento de su masa total. Muchas plantas dedican una gran cantidad de energía y de recursos al crecimiento de su sistema radicular.

Los sistemas radiculares de diferentes especies son también muy diversos. Esta diversidad puede analizarse en tres niveles: diversidad morfológica entre las especies, cambio de la estructura del sistema radicular en cada individuo a lo largo del tiempo y tipos modificados de raíces especializadas en funciones inusuales. Estudiemos cada nivel por separado.

Diversidad morfológica La mayoría de las personas no aprecian lo distintos que pueden llegar a ser los sistemas radiculares de las plantas en tamaño y forma, simplemente porque nunca los han visto. Como ejemplo de la diversidad morfológica de los sistemas radiculares podemos fijarnos en las plantas de las praderas de Norteamérica. Las praderas y dehesas son ecosistemas que se encuentran en áreas del mundo como en la llanura del Serengueti, en el este de África, la región de la Pampa en Argentina o las estepas de Asia central. La lluvia es suficientemente abundante en estas áreas como para facilitar un exuberante crecimiento de las hierbas y plantas herbáceas, pero es suficientemente escaso como para excluir el crecimiento de árboles y otros arbustos (**Figura 36.4a**). El crecimiento de especies leñosas también es disuadido por los fuegos que regularmente barren estos ecosistemas. Aunque la parte vascular de las plantas situada sobre la tierra en estas praderas

(a) En las praderas predominan las plantas herbáceas y las hierbas.

(b) Los sistemas radiculares en las plantas de la pradera son diversos.

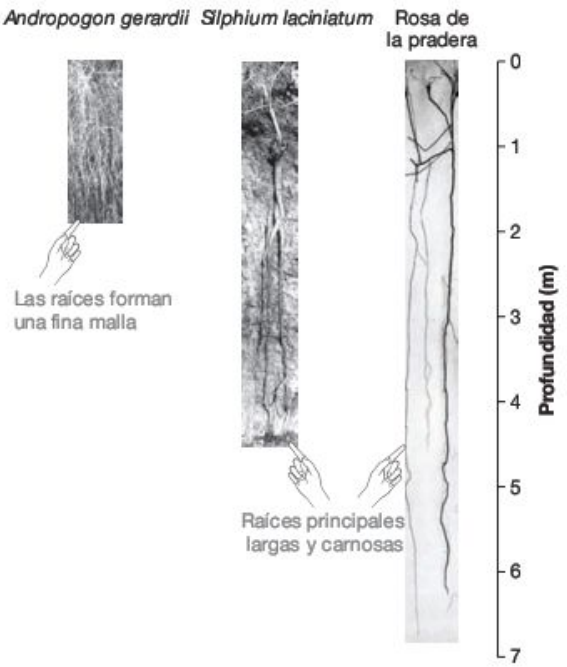


FIGURA 36.4 Las plantas de la pradera tienen diversos sistemas radiculares. (a) Las praderas, como esta de Kansas, poseen ecosistemas de dehesa. **(b)** Las raíces de las plantas de pradera que viven unas junto a otras pueden ser muy diferentes. Por ejemplo, las raíces de estas tres plantas alcanzan profundidades de 1,80 m, 4,25 m y 6,40 m respectivamente.

EJERCICIO Las raíces funcionan como órganos almacenadores, como sistemas de recolección de recursos y como medio de anclaje. En el apartado (b), dibuja flechas en las zonas más densas de las raíces que almacenan almidón. ¿Cómo confirmarías que tienen unas altas concentraciones de almidón?

se quema durante los fuegos y mueren cada invierno o estación seca, sus sistemas radiculares son **perennes,** lo que significa que viven durante muchos años. El sistema radicular hace crecer un nuevo sistema vascular después del fuego y de cada primavera.

Para examinar el sistema radicular de las plantas de pradera los investigadores han cavado profundas calicatas que han dejado al descubierto dichos sistemas radiculares o han excavado alrededor de una planta para dejar a la vista sus raíces. Como resultado se han obtenido fotografías como las mostradas en la **Figura 36.4b.** La figura muestra que los sistemas radiculares de las plantas de pradera que viven contiguas pueden ser muy diferentes. Hay que resaltar que el denso y fibroso sistema radicular de las hierbas *Andropogon gerardii* no tiene raíz principal. En contraposición, la rosa de la pradera tiene una raíz principal que puede prolongarse hasta 6,4 m de largo. Otras especies, como *Silphium laciniatum,* tienen unas raíces muy gruesas que contienen unas reservas especialmente grandes de alimentos almacenadas en forma de almidón.

Aunque estos sistemas radiculares tienen funciones similares (anclan la planta al suelo, almacenan almidón y absorben agua y nutrientes) son muy diversos estructuralmente. Por ejemplo, los extremos de las raíces es el lugar donde más absorción de agua y nutrientes se realiza, pero las partes absorbentes de las raíces de diferentes especies están localizadas a distintas profundidades en el suelo. Para explicar esta observación, los biólogos sugieren que la selección natural ha favorecido esta diversidad de sistemas radiculares en las diferentes especies que crecen en un mismo hábitat para minimizar la competencia por el agua y los nutrientes.

La diversidad de los sistemas radiculares observados en las plantas de pradera nos lleva a dos importantes consecuencias: (1) una gran cantidad de plantas de pradera pueden vivir en las mismas áreas con baja competencia por los recursos del suelo y (2) la mayoría de los individuos pueden sobrevivir bajo condiciones de intenso estrés por el agua durante los años secos. Cada tipo de sistema radicular está especializado en adquirir recursos de las diferentes regiones del suelo. Debido en parte a esta diversidad de los sistemas radiculares mostrada en la Figura 36.4b, una pequeña área de pradera es capaz de sustentar a un número relativamente grande de especies.

Plasticidad fenotípica La diversidad morfológica en las raíces se observa entre las mismas y distintas especies. Algunas de las variaciones producidas entre las mismas especies se deben a la diversidad genética entre individuos y otras a la respuesta de las raíces a condiciones ambientales. Las raíces muestran una gran **plasticidad fenotípica,** lo que significa que son moldeables o variables dependiendo de las condiciones ambientales. Por ejemplo, las píceas que viven en suelos muy húmedos tienden a tener sistemas radiculares muy lisos o aplastados (**Figura 36.5**). Sus raíces son superficiales porque el suelo húmedo disminuye el oxígeno y así las células de las raíces no pueden soportar las condiciones de anoxia que se producen a menos de 1 m de la superficie. El mismo crecimiento del árbol en suelos secos desarrollaría un sistema radicular que se extendería varios metros en profundidad. El punto clave aquí es que aunque los individuos sean genéticamente idénticos tendrán un sistema radicular con un aspecto muy diferente dependiendo de las condiciones ambientales de crecimiento.

La plasticidad fenotípica es particularmente importante en las plantas porque estas crecen durante toda su vida. Gracias a este mecanismo, pueden responder cuando las condiciones medioambientales cambian en el trascurso de su vida. Los sistemas radiculares que crecen en zonas ricas en nutrientes o los que crecen en zonas de escasez constituyen un ejemplo claro. Las raíces crecen activamente en áreas donde los recursos del suelo son abundantes, pero estas mismas raíces no crecen o incluso mueren en áreas donde los recursos son escasos o nulos.

Raíces modificadas Las raíces principales fibrosas mostradas anteriormente no son el único tipo de raíces encontradas entre las plantas. La **Figura 36.6a** muestra la sujeción de la raíz de una planta que la ayuda a sostenerse en condiciones ambientales de mucho viento. Estas sujeciones en las raíces son un ejemplo claro de **raíz adventicia,** una raíz que desarrolla forma de tallo en lugar de sistema radicular. Las raíces que crecen desde los nódulos de las plantas trepadoras ayudan a estas a trepar y sujetarse a las paredes, y constituyen otro claro ejemplo de raíces adventicias.

Las raíces se pueden también modificar para realizar funciones diferentes a la sujeción y a la absorción de iones y agua del suelo. Las raíces tipo «snorkel» o neumatóforos, típicas de los árboles de los manglares, son raíces laterales especializadas en el intercambio gaseoso (**Figura 36.6b**). Los árboles de manglar crecen en zonas inundadas donde el agua habitualmente está estancada y desoxigenada. Sus células radiculares sin embargo no se ahogan porque el oxígeno atmosférico se difunde en el sistema radicular a través de los neumatóforos. A diferencia de la mayoría de las raíces, los neumatóforos de los árboles de manglar crecen hacia arriba.

En resumen, la estructura y función de los sistemas radiculares varían ampliamente entre especies e individuos. Las raíces principales y las fibrosas son estructuras comunes y las funciones más destacadas de estas son la de anclar al individuo, recolectar agua y nutrientes desde el suelo, conducir el agua y nutrientes hacia el tallo y almacenar los materiales sintetizados por el tallo. Sin embargo, las raíces pueden derivarse del tallo, y las raíces de ciertas especies están especializadas en el intercambio de oxígeno u otras tareas. Entre los distintos individuos, el tamaño y la forma del sistema radicular es variable y dinámico.

FIGURA 36.5 Plasticidad fenotípica en sistemas radiculares. Esta pícea caída muestra su sistema radicular superficial de forma aplastada porque estaba creciendo en una zona húmeda baja en oxígeno. En ambiente seco, el sistema radicular del mismo árbol se hubiera extendido varios metros de profundidad en el suelo.

(a) Las raíces de apoyo funcionan como soporte.

(b) Las raíces tipo «snorkel» realizan el intercambio de gases.

FIGURA 36.6 Raíces modificadas con estructuras y funciones inusuales. (a) Las raíces de apoyo de las plantas de maíz ayudan a estabilizar la raíz adventicia que se desarrolla a partir del tallo. **(b)** Los neumatóforos de los árboles de mangle permiten que se produzca el intercambio de gases entre los tejidos radiculares y los de la atmósfera.

PREGUNTA ¿Por qué las células de la raíz necesitan oxígeno?

Sistema vascular o tallo

El sistema vascular está compuesto por uno o varios **tallos,** que son estructuras verticales superficiales. Cada tallo se compone de **nódulos,** donde crecen las yemas, e **internódulos,** o segmentos entre los nódulos. Una **hoja** es un apéndice que se proyecta lateralmente al tallo. Las hojas suelen funcionar como órganos fotosintéticos. Los lugares donde se sitúan los nódulos en el tallo se llaman también **yemas axilares.** Si las condiciones son apropiadas, una yema axilar puede convertirse en una **rama,** una extensión lateral del tallo. En la punta de cada rama y cada tallo hay una **yema apical,** donde se produce el crecimiento en longitud de dicha rama o tallo. Si las condiciones son apropiadas, las yemas apicales o las yemas axilares pueden dar lugar a flores u otras estructuras reproductivas.

En esencia, el sistema vascular es una serie de repeticiones de nódulos, internódulos, hojas y yemas apicales y axilares. Según crecen las plantas, el número de nódulos, internódulos y hojas aumenta. Sin embargo, después de un periodo inicial de crecimiento, un internódulo no aumenta mucho de tamaño con el tiempo. Por tanto, el sistema vascular de una planta crece por el incremento e incorporación de nuevas partes, más que por el aumento del tamaño de cada parte.

Al igual que con el sistema radicular, la diversidad de los brotes puede analizarse en tres niveles: diversidad morfológica entre las especies, plasticidad fenotípica entre individuos y tallos modificados con funciones especializadas.

Diversidad morfológica La diversidad morfológica de los tallos de las plantas terrestres ofrece variaciones de tamaño amplísimas, desde las especies de musgo escocés de tan solo unos pocos milímetros de altura hasta las secuoyas que alcanzan alturas de más de 100 m y cuyos troncos pueden llegar a pesar hasta 2,6 millones de kg, aproximadamente el peso de diez locomotoras diésel. En los hábitats donde la luz escasea, las plantas invierten gran parte de su energía y recursos en el crecimiento de sus aparatos de captación lumínica.

La forma de los tallos también varía mucho entre especies. Por ejemplo, la manera en la que crecen nuevas ramas desde los brotes del tallo afecta a la forma y capacidad de cada individuo para competir por la luz. Como muestra la **Figura 36.7,** una planta cuyas ramificaciones crecen con ángulos muy abiertos respecto al tallo y que posee unos internódulos cortos tendrá una forma muy diferente a la de una planta cuyas ramificaciones crecen con ángulos agudos respecto al tallo y tienen internódulos largos.

La variación en el tamaño y la forma del tallo es importante: permite a las plantas de diferentes especies recolectar luz en distintos lugares y, por tanto, minimizar la competencia. También les permite prosperar en una amplia gama de hábitats.

Como ejemplo de cómo la forma del tallo varía entre las especies en ambientes diferentes, considera la espada plateada de Hawai. Los análisis filogenéticos, como los expuestos en el Capítulo 27, han demostrado que todas las espadas plateadas son descendientes de un mismo antepasado, una especie de angiosperma que llegó a Hawai desde California. Hoy en día, las espadas plateadas se pueden encontrar desde a nivel del mar hasta en las montañas y bosques lluviosos o en las condiciones desérticas de las zonas expuestas a flujos de lava.

Además de ocupar una gran variedad de hábitats, las espadas plateadas son sumamente diversas en tamaño, forma y hábitos de crecimiento. Algunas tienen tallos gruesos y leñosos y crecen en forma de arbustos o como árboles (**Figura 36.8a**). Otras colonizan zonas con flujos de lava y forman extensas zonas de matas acojinadas (**Figura 36.8b**). Algunas especies crecen en formas compactas llamadas **rosetas** (**Figura 36.8c**). Las rosetas se forman en especies que tienen espacios internodulares muy reducidos. Los dientes de león y las coles son otros ejemplos de especies que también forman rosetas.

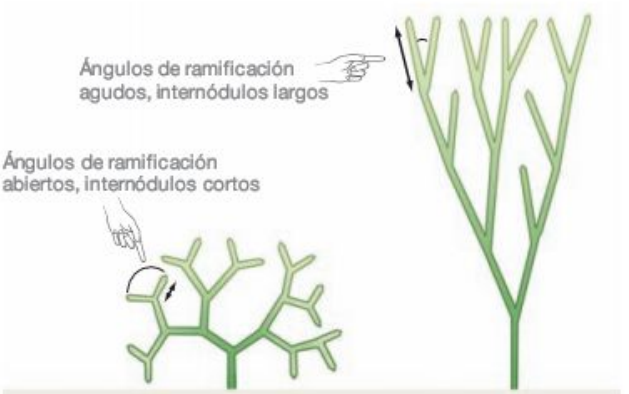


FIGURA 36.7 La forma de las plantas puede variar en función del ángulo de inserción de las ramificaciones y de la longitud internodular.

EJERCICIO Añade hojas a los tallos de ambas plantas (la longitud de las hojas es independiente de la longitud de los internódulos). Dibuja la forma de una planta en la que la longitud internodular sea casi cero.

FIGURA 36.8 Las espadas plateadas tienen diversos tipos de sistemas vasculares.

Los biólogos interpretan esta diversidad de sistemas vasculares en una serie de adaptaciones para la recogida de la luz y el dióxido de carbono en diferentes entornos. En hábitats donde la vegetación es exuberante, y la competencia por la luz es intensa, los individuos con tallo leñoso que lo hacen crecer a gran altura son favorecidos por la selección natural. Sin embargo, en hábitats secos y ventosos los individuos que prosperan son los que desarrollan tallos cortos o en roseta, ya que requieren menos agua que los individuos más altos y estos no tienen peligro de caída por el empuje del viento. La radiación adaptativa de las espadas plateadas se ha basado en parte en la diversificación de su sistema vascular.

Plasticidad fenotípica Así como las raíces responden a la variación en la disponibilidad de nutrientes y agua, los tallos responden a la variación en la disponibilidad de luz. El árbol de arce de azúcar mostrado en la **Figura 36.9** es un claro ejemplo. El árbol mostrado a la izquierda creció en un hábitat abierto, poco denso, donde la luz y la hierba eran abundantes, por lo que su sistema vascular es relativamente corto y amplio. Por el contrario, los individuos de la derecha crecieron en un bosque denso donde la competencia por la luz fue elevada. Los troncos aquí son extremadamente altos y estrechos. En cada caso, el tamaño y la forma del sistema vascular permiten al individuo recolectar el máximo número de fotones que le proporciona un entorno determinado.

Puesto que el sistema vascular de plantas y árboles sigue creciendo en el transcurso de su vida, puede responder a cambios en las condiciones ambientales así como lo hacen los sistemas radiculares. Los experimentos del Capítulo 39, por ejemplo, establecen que los tallos pueden doblarse orientándose hacia la luz, en un individuo que por un lado se halla a la sombra. También se encuentran diferencias en las plantas por el crecimiento de más ramas y hojas en las regiones del cuerpo que están expuestas a niveles de luz más altos. El sistema vascular de una planta crece en la dirección que maximize sus posibilidades de capturar luz.

Tallos modificados A pesar de que todas pertenecen a un mismo linaje, las espadas plateadas muestran muchos tipos de sistemas vasculares entre las plantas terrestres. Sin embargo, además se producen otras variaciones. No todos los tallos crecen verticalmente y no todos están involucrados en la adquisición de dióxido de carbono y fotones:

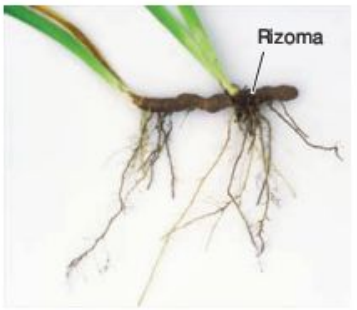
- Muchos de los cactus del desierto han modificado sus tallos extremadamente. En lugar de funcionar principalmente como apoyo y sostén de las hojas, los tallos de los cactus se ven engrosados porque a menudo actúan como órganos de almacenamiento de agua (**Figura 36.10a**). El agua representa hasta un 98 por ciento del peso de un tronco de cactus. Un tallo de cactus también posee tejidos con actividad fotosintética. En lugar de ser los principales órganos productores de alimentos, sus hojas se modifican en estructuras de protección llamadas **espinas.**
- Los **estolones** son tallos modificados que se desarrollan en la superficie del suelo, produciendo raíces y hojas en cada nódulo (**Figura 36.10b**). Debido a que nuevas plantas se pueden formar a partir de estos nódulos, los estolones poseen reproducción asexual (véase Capítulo 12).
- Los **rizomas** son similares a los estolones, ya que son tallos que crecen horizontalmente en lugar de verticalmente. Sin embargo, mientras los estolones se desarrollan por encima del suelo, los rizomas se propagan por debajo (**Figura 36.10c**). También son similares a los estolones en algunas funciones: se pueden desarrollar nuevas plantas en los nódulos de conexión y, por tanto, ayudan a la reproducción asexual. Los rizomas pueden almacenar almidón.
- Los **tubérculos** son rizomas subterráneos, hinchados en los extremos, y funcionan como órganos de almacenamiento de hidratos de carbono (**Figura 36.10d**). Los «ojos de la patata», tubérculo típico, son los nódulos de la raíz, donde pueden surgir nuevas ramas.
- Las **púas** son tallos modificados que ayudan a proteger la planta de los ataques de los grandes **herbívoros,** como ciervos, jirafas o ganado (**Figura 36.10e**).

FIGURA 36.9 Plasticidad fenotípica en sistemas vasculares. Estos árboles de arce genéticamente son similares, pero tienen diferentes formas. El de la izquierda crece en un entorno despejado, soleado, mientras que el hábitat de los individuos de la derecha es un bosque donde la competencia por la luz es intensa.

(a) El tallo del cactus (mostrado aquí en sección transversal) almacena agua.

(b) Los estolones producen nuevos individuos en los nódulos superficiales.

(c) Los rizomas producen nuevos individuos en nódulos situados debajo de la tierra.



(d) Los tubérculos almacenan hidratos de carbono.

(e) Las púas proporcionan protección.

FIGURA 36.10 Los tallos modificados tienen diferentes estructuras y funciones. En algunas especies, los tallos se modifican para realizar funciones distintas a la de producción de hojas absorbentes de dióxido de carbono y captadoras de luz solar.

EJERCICIO En el apartado (a), identifica las hojas modificadas llamadas espinas.

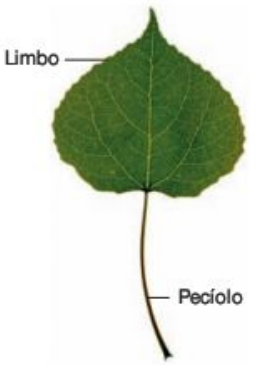
La hoja

Las hojas son una parte especialmente importante del sistema vascular, por una simple razón: en la mayoría de las especies de plantas, gran parte de la fotosíntesis se produce en las hojas. La superficie total de hojas de una sola planta puede ser enorme, un árbol puede tener cientos de miles de hojas con un total de hojas en superficie equivalente a la de un campo de fútbol. Toda esta área está disponible para la absorción de fotones y como apoyo a la fotosíntesis.

La **Figura 36.11a** muestra la anatomía externa de una hoja típica. Una simple hoja como la de la Figura 36.11a se compone de dos estructuras principales: una mayor porción de hoja llamada **limbo** y un tallo llamado **pecíolo.** Pero al igual que los sistemas radiculares y tallos, las hojas presentan una enorme cantidad de variaciones del limbo, estructura aplanada especializada en la realización de la fotosíntesis.

Diversidad morfológica Si sales y das un paseo por un jardín, seguro que puedes encontrar muchos tipos de hojas en las que es fácilmente reconocible el pecíolo y el limbo (algunas hojas quizá te sorprenderán debido a la falta total de pecíolos). También debes ser capaz de encontrar hojas compuestas que están divididas en una serie de foliolos (**Figura 36.11b**). Puedes incluso localizar hojas doblemente compuestas, que tienen foliolos que a su vez se hallan divididos (hojas bipinnadas) (**Figura 36.11c**).

(a) Hojas simples con pecíolo y una sola lámina foliar.



(b) Hojas compuestas con sus limbos divididos en otras hojas.

(c) Las hojas compuestas dobles son grandes estructuras no dañadas por el viento o la lluvia.

(d) Las especies de climas muy fríos o muy cálidos tienen hojas en forma de agujas.

FIGURA 36.11 Las hojas varían en tamaño y forma. Las estructuras en los apartados del (a) al (c) representan solo una hoja, el apartado (d) muestra dos hojas.

PREGUNTA En la captura de fotones, ¿cuál es la ventaja de tener una hoja con una gran superficie? En cuanto a los daños del viento y la pérdida de agua, ¿cuál es la desventaja de tener una hoja con una gran superficie?

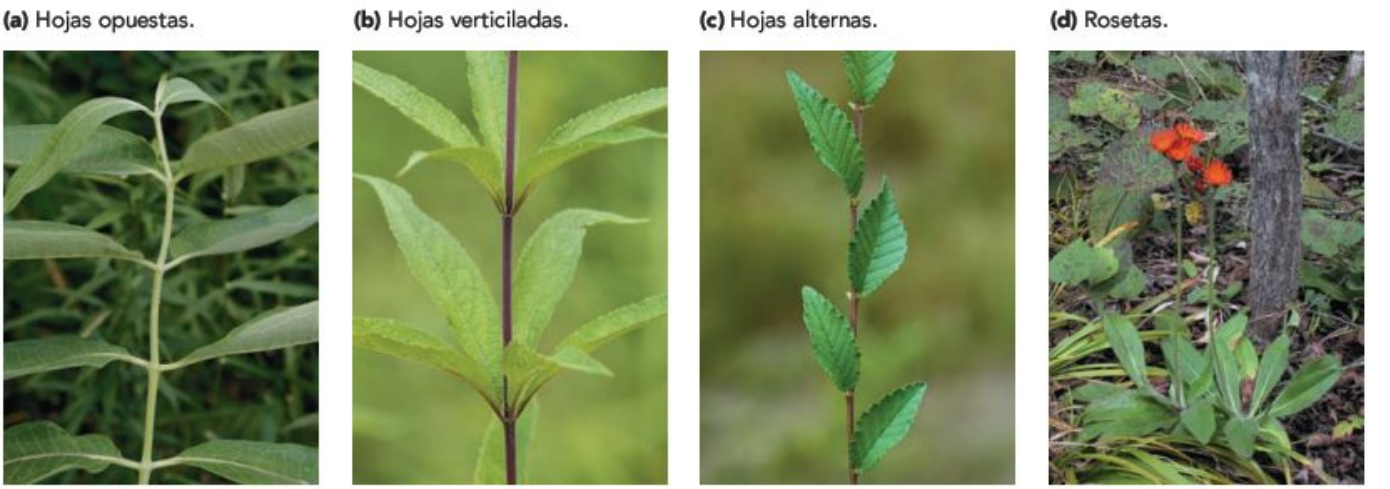


FIGURA 36.12 La forma en que la hoja se adhiere al tallo varía. La posición de las hojas en los tallos afecta a su capacidad de absorber la luz de una manera eficiente.

No todas las hojas son delgadas y tienen una gran superficie foliar ventajosa para la absorción de fotones. Por ejemplo, las plantas que crecen en los desiertos fríos tienden a producir hojas en forma de aguja (**Figura 36.11d**). Las principales hipótesis para explicar este patrón se basan en dos observaciones: (1) el agua a menudo escasea en estos ambientes, ya que no es fácil encontrarla en los desiertos o se halla congelada y, por tanto, no está disponible, en los ambientes fríos, y (2) las hojas con grandes superficies foliares pierden grandes cantidades de agua por evaporación a través de un proceso llamado **transpiración** (que se estudiará en el Capítulo 37). Por tanto, las plantas que no poseen hojas constituyen una adaptación para reducir al mínimo la transpiración de agua en hábitats secos. Las hojas pequeñas y estrechas son mucho menos susceptibles al viento que las hojas amplias y grandes.

La disposición de las hojas en un tallo puede variar tanto como su forma general. Por ejemplo, las hojas pueden tener una disposición emparejada una al lado de la otra en el tallo, hojas opuestas (**Figura 36.12a**), pueden estar situadas en verticilos (**Figura 36.12b**), alternas una a cada lado del tallo (**Figura 36.12c**) o crecer en una disposición basal compacta en la que los internódulos son extremadamente cortos, a lo que se denomina crecimiento en roseta (**Figura 36.12d**). Diferentes especies de plantas han establecido maneras radicalmente distintas de organizar sus hojas en el espacio, presumiblemente con el fin de maximizar la eficiencia en la captura de luz.

Plasticidad fenotípica Aunque las hojas no crecen continuamente, presentan plasticidad fenotípica. Las hojas del mismo individuo que crece tanto en la sombra como en el sol, como las hojas de roble que se muestran en la **Figura 36.13,** son un ejemplo destacado. Las hojas que crecen a la sombra son relativamente grandes y amplias, ofreciendo una gran superficie que maximiza la absorción de los escasos fotones que llegan a ellas. Las hojas que crecen al sol, en cambio, tienen una menor superficie para reducir la pérdida de agua en las zonas en las que la planta recibe luz en abundancia. La pérdida de agua no es por tanto un problema para las hojas que crecen a la sombra, porque la humedad es mayor que en los entornos soleados.

Hojas modificadas Es importante reconocer que no todas las hojas tienen como función principal la fotosíntesis. Recuerda que las espinas de los cactus son hojas modificadas que protegen al tallo. Los bulbos de la cebolla son engrosamientos de las bases de las hojas, separadas por internódulos muy estrechos, que almacenan nutrientes (**Figura 36.14a**). Las gruesas hojas de las especies suculentas almacenan agua (**Figura 36.14b**), los zarcillos que las especies de plantas como la del guisante u otras vides poseen son utilizados para trepar y son modificaciones de los limbos o las hojas (**Figura 36.14c**), y el rojo brillante de las hojas de la especie de las flores de Pascua sirve para atraer polinizadores de flores cercanas (**Figura 36.14d**). Las hojas de algunas plantas carnívoras ayudan a atrapar presas, así como a la realización de la fotosíntesis. *Sarracenia purpurea,* planta carnívora norteamericana, se muestra en la **Figura 36.14e.** Esta, por ejemplo, tiene hojas que forman la curvatura de un tubo. Al entrar en el tubo, los insectos no pueden volar por la oscuridad de la «campana» que cubre la abertura. Como se alimentan de néctar de la planta, estos se empiezan a encontrar mareados dentro de la hoja. Finalmente caen a la parte inferior del tubo, donde se ahogan en el agua acumulada en la

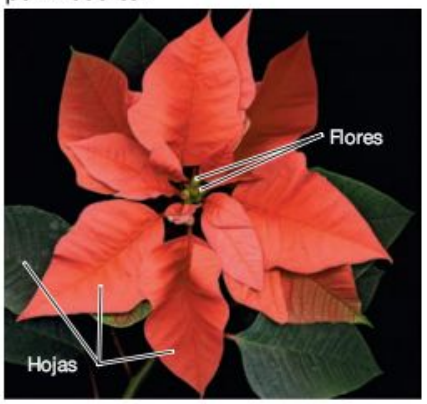
FIGURA 36.13 Plasticidad fenotípica en las hojas. Estas hojas proceden del mismo árbol.

(a) La cebolla almacena alimentos.

(b) El aloe vera almacena agua.

(c) Los zarcillos del guisante ayudan a trepar a la planta.

(d) La flor de Pascua atrae a los polinizadores.



(e) Las hojas de *Sarracenia purpurea* atrapan a los insectos.

(f) Las hojas de la planta de jarra almacenan la tierra del suelo.

FIGURA 36.14 Las hojas modificadas tienen funciones o estructuras inusuales.

PREGUNTA ¿Cómo funciona la estructura de cada una de estas hojas en correlación con su función?

parte basal. Después de ser digeridos por las enzimas secretadas por la planta, los nutrientes son absorbidos por las células epidérmicas de la planta. Algunas plantas incluso se mueven. Por ejemplo, las hojas de *Dionaea muscipula* atrapan a los insectos que posteriormente serán digeridos.

Sin embargo, el tipo de hoja más inusual entre las que se conocen puede ser la hoja en forma de globo de la planta de jarra (**Figura 36.14f**). Estas hojas son utilizadas como casas por las colonias de hormigas y desarrollan una red de raíces adventicias. Estas observaciones hicieron que Bert Hölldobler y Edward O. Wilson propusieran que las raíces adventicias ayudan a alimentar a la planta mediante la absorción de los nutrientes de las heces de hormigas y otros materiales acumulados en el interior de los huecos de las hojas. Esta hipótesis de la «hoja de la planta de jarra» recibió el apoyo de otros investigadores cuando agregaron isótopos radiactivos de carbono y nitrógeno a los residuos encontrados dentro de las hojas. Entonces encontraron que los nutrientes son fácilmente absorbidos por las raíces adventicias y se incorporan a las moléculas utilizadas en otros lugares de la planta.

Gracias a la variabilidad de sus sistemas radiculares, de sus tallos y de sus hojas, las plantas están perfectamente adaptadas a los ambientes que ocupan. La diversidad, la plasticidad y el dinamismo son temas recurrentes en el estudio de la anatomía vegetal.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El cuerpo de la planta está organizado en un sistema radicular y en un sistema vascular.
- Las raíces y los tallos exploran el medio ambiente a través de un crecimiento continuo y difuso, absorbiendo eficientemente los recursos, como el agua, los iones, el dióxido de carbono y la luz solar.
- Las raíces y los tallos también pueden tener las funciones de anclar la planta, almacenar el agua, producir plántulas asexualmente, brindar protección o almacenar hidratos de carbono.
- Las hojas varían entre las especies y dentro de los propios individuos, y pueden modificarse para almacenar agua o alimentos, para capturar insectos o para atraer a los polinizadores.

Deberías ser capaz de...

1) Realizar un diagrama de una versión generalizada del cuerpo de las angiospermas en el que identifiques cada una de las partes más importantes.
2) Proporcionar dos ejemplos de raíz, tallo y hoja que difieran de la generalidad de las estructuras o funciones de las plantas.

36.2 El crecimiento primario

Las plantas crecen continuamente porque tienen **meristemas** (conjunto de células indiferenciadas que conservan la capacidad de sufrir mitosis y producir nuevas células). Cuando una célula meristemática se divide, una de las células hijas permanece en el meristema, haciendo que este persista. La otra célula, sin embargo, se somete a diferenciación. Recordarás del Capítulo 21 que la diferenciación es un proceso de desarrollo que produce células especializadas, que se expresan solo en ciertos genes y tienen una estructura y función característica.

Los **meristemas apicales** se encuentran en la punta de cada raíz y cada sistema vascular. En la medida que aumenta el número de células en respuesta a la división celular y como el tamaño de la célula se incrementa durante la diferenciación, los meristemas de las puntas de cada raíz y cada tallo permiten ampliar el cuerpo de la planta, lo que le permite poder explorar nuevos espacios. Los biólogos se refieren a este proceso como **crecimiento primario.** El crecimiento primario incrementa principalmente la longitud de las raíces y de los tallos. Las células derivadas de los meristemas apicales forman el cuerpo primario de la planta.

Para entender cómo se produce el crecimiento primario, echemos un vistazo a la organización general del cuerpo primario de la planta y, a continuación, profundicemos en un análisis detallado de los tejidos y las células aquí presentes.

¿Cómo producen los meristemas el cuerpo primario de la planta?

Si se encuentran en la raíz o en el tallo, los meristemas apicales dan lugar a tres clases diferenciadas de células. Estas células son parcialmente diferentes, pero conservan el carácter de células meristemáticas porque se siguen dividiendo. Los tres tipos principales de células meristemáticas son importantes porque dan lugar a tres grandes sistemas de tejido que se extienden por todo el cuerpo de la planta. Un **tejido** es un grupo de células que funciona como una unidad.

La **Figura 36.15** indica dónde se encuentran los meristemas apicales y los tres tipos principales de células meristemáticas en los tallos y raíces. Ten en cuenta que:

- La **protodermis** da lugar al **sistema de tejido dérmico** (literalmente, «piel»), o **epidermis,** que es una sola capa de células que cubre el cuerpo de la planta y lo protege.
- El **meristema fundamental** da lugar al **sistema de tejido primario,** que conforma la mayor parte fotosintética de la planta y las estructuras de reserva.
- El **procámbium** da lugar al **sistema de tejido vascular,** que brinda apoyo y transporte de agua, nutrientes y productos fotosintéticos entre el sistema radicular y el tallo. El tejido vascular se desplaza a través de la corteza primaria, por lo que las células que componen la corteza primaria son adyacentes a las células conductoras del agua y de los nutrientes que necesitan.

En la **Figura 36.16** se muestra cómo los tejidos dérmico y fundamental y los tejidos vasculares se distribuyen en el cuerpo de la planta. En contraste con estos tejidos, las células meristemáticas están muy localizadas en las puntas de los tallos y raíces. El punto clave que hay que recordar es que el tejido epidérmico, el fundamental y el tejido vascular derivan originalmente de las células de los meristemas apicales. Por tanto, representan el cuerpo primario de la planta.

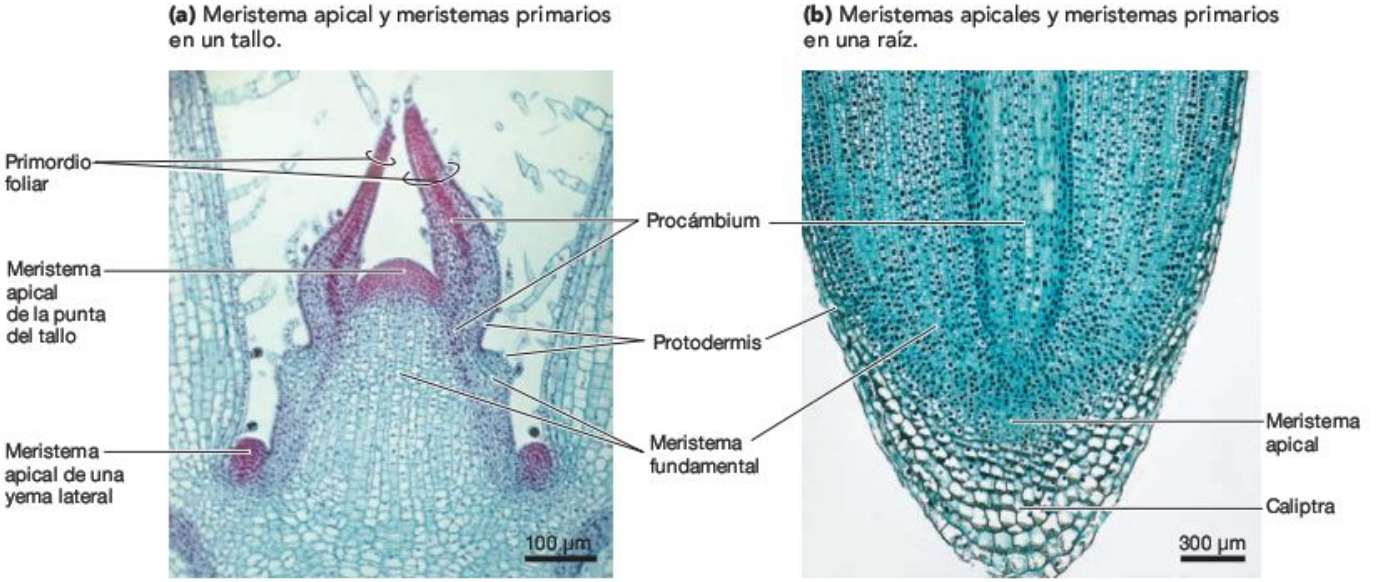


FIGURA 36.15 La estructura de meristemas apicales en la raíz y el tallo. Los meristemas apicales consisten en pequeñas células, de aspecto similar, que se dividen rápidamente cuando el agua y los nutrientes son abundantes. Tres tipos de células — procámbium, protodermis y meristema fundamental— se derivan del meristema apical y consisten en células parcialmente diferenciadas que todavía pueden dividirse.

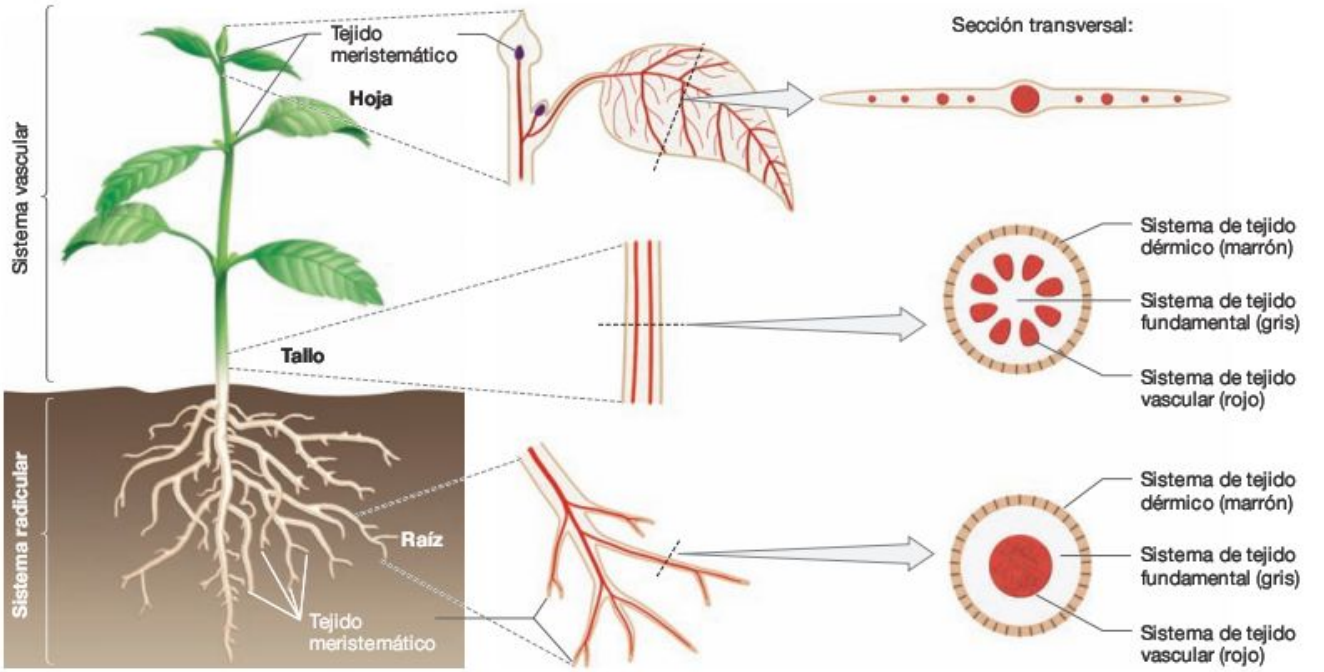


FIGURA 36.16 El cuerpo primario de la planta comprende el tejido dérmico, el basal y los tejidos vasculares. El dérmico, el fundamental y el tejido vascular se desarrollan de la protodermis, los meristemas fundamentales y el procámbium ilustrados en la Figura 36.15.

EJERCICIO Identifica el sistema dérmico, el fundamental, y el tejido vascular y los sistemas de la sección transversal de la hoja.

¿Cómo está organizado en la raíz el sistema primario?

Las raíces tienen varias características que les permiten crecer en nuevas regiones del suelo, por lo que pueden aportar células a todo el cuerpo de la planta con agua y con nutrientes esenciales. Como se muestra en la **Figura 36.17,** el meristema apical de la raíz se encuentra protegido por un grupo de células llamadas cofia o **caliptra.** Las células producidas por la constante actividad del meristema reponen la caliptra, que regularmente pierde células a través de la abrasión por la tierra. Además de la protección de la punta de la raíz, las células de la caliptra son importantes para el sentido de la gravedad y la determinación de la dirección del crecimiento. También sintetizan y secretan una sustancia viscosa llamada **mucigel,** que ayuda a lubricar la punta de la raíz, reduciendo la fricción y propiciando un desplazamiento por el suelo más eficiente.

Detrás de la caliptra existen tres grupos de células:

1. La **zona de división celular** (0,5-1,5 mm detrás de la punta de la raíz) contiene el meristema apical, junto con la protodermis, el meristema fundamental y el procámbium, en los que también se produce la división celular.
2. La **zona de elongación celular** (4-10 mm detrás de la caliptra) se compone de células que se derivan del tejido meristemático primario y activa el aumento de longitud de la raíz.
3. En la **zona de maduración celular** (1-5 cm detrás de la caliptra) las células de más edad completan su diferenciación dérmica, vascular y de tejidos fundamentales.

La zona de elongación celular es la región más responsable del movimiento de las raíces. Las células en esta región incre-

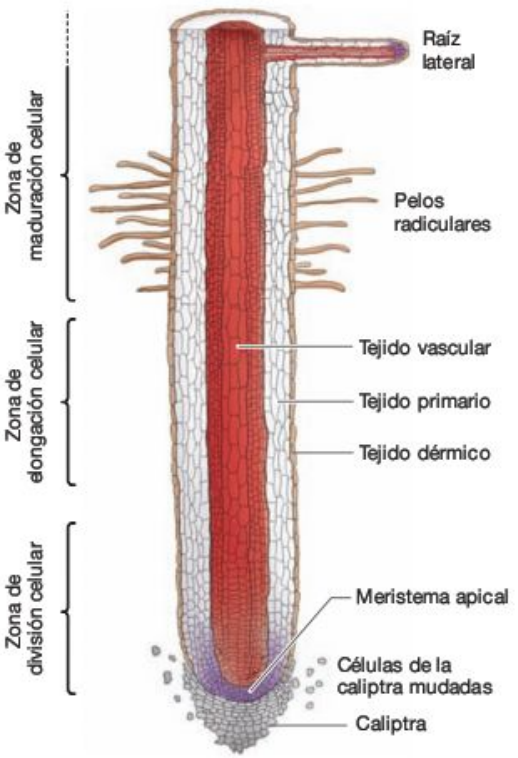


FIGURA 36.17 Las raíces se extienden hacia el suelo a través del crecimiento de los meristemas apicales y la elongación celular. Sección longitudinal. La zona de maduración celular es en realidad mayor de lo que puede mostrarse aquí. La mayor parte de la absorción de agua y nutrientes tiene lugar en los pelos radiculares.

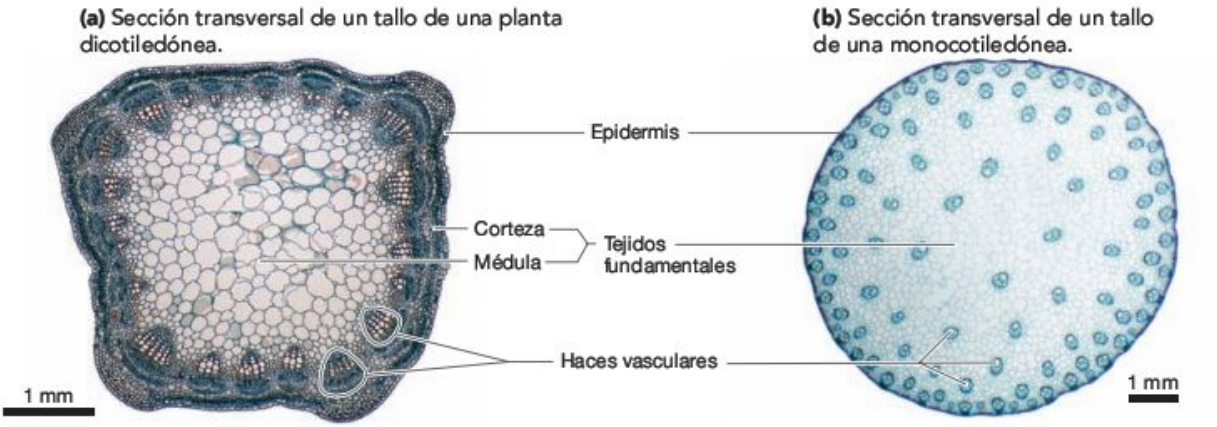


FIGURA 36.18 Los tallos contienen una gran variedad de tipos de células y tejidos. Como se muestra en estas secciones transversales, los haces vasculares están dispuestos en un anillo cerca del perímetro de los tallos de monocotiledóneas **(a),** pero en las dicotiledóneas **(b)** se encuentran dispersos en la médula.

mentan su longitud por la acumulación de agua. Su expansión proporciona la fuerza que empuja a la caliptra y el meristema apical a través del suelo. Cuando las condiciones son buenas, las raíces pueden desplazarse hasta 4 cm por día.

La zona de maduración celular es el segmento más importante de la raíz en términos de absorción de agua y nutrientes. En esta región, las células epidérmicas producen unas extensiones llamadas **pelos radiculares,** lo que aumenta la superficie del tejido dérmico. Los pelos radiculares son los encargados del suministro de agua y de la absorción de nutrientes, el resto del sistema radicular proporciona apoyo estructural a los pelos radiculares, conduce el agua e iones hacia el tallo, almacena los productos sintetizados por la fotosíntesis y ancla la planta al suelo. La captación de agua y nutrientes por los pelos radiculares es vital para las plantas, parte de los Capítulos 37 y 38 se centran en cómo se producen estos procesos.

La zona de maduración celular es también el lugar donde las raíces laterales comienzan a crecer. En contraste con las ramas laterales en el tallo, que se derivan de meristemas apicales de las yemas axilares (véase Figura 36.3), las raíces laterales se derivan de un anillo de células en el centro y surgen a través del tejido fundamental que las rodea.

¿Cómo está organizado el sistema primario en el tallo?

Si visitases regularmente un jardín en el transcurso de una temporada de crecimiento, solo podrías imaginarte el movimiento de las caliptras penetrando en el suelo y formando una cantidad de redes complejas bajo la tierra. Sin embargo un observador esporádico podría ver su crecimiento a partir de las yemas y cómo estas se extienden, dando lugar a hojas nuevas.

Justo detrás de cada meristema apical de cada brote, las principales células meristemáticas están dando lugar a los tejidos dérmico, fundamental y vascular de la planta. La **Figura 36.18a** muestra cómo estos tejidos se organizan en el tallo de una planta de alfalfa cuando madura. Ten en cuenta que los tejidos vasculares se agrupan en **haces,** que dan lugar a filamentos que discurren por toda la longitud del tallo. En la alfalfa y otras angiospermas, los haces vasculares están dispuestos en un anillo cerca del perímetro del tallo. Tanto el tejido fundamental como el vascular se encuentra dividido en dos grandes regiones: la parte interna del cilindro central se llama **médula,** cuyo origen está en el meristema fundamental. La parte exterior del cilindro central se llama **corteza.** La disposición de los haces vasculares y el tejido fundamental es radicalmente diferente en los tallos de las monocotiledóneas. Como muestra la **Figura 36.18b,** los haces vasculares tienden a ser dispersos en el tejido fundamental de los tallos de las plantas monocotiledóneas.

Ahora estudiaremos la composición de los tejidos dérmico, fundamental y vascular. Cada uno de estos tejidos se compone de distintos tipos de células y tejidos. ¿Cuál es cada uno?

Una mirada en profundidad a las células y los tejidos del cuerpo primario de la planta

En el Capítulo 7 se presentó una versión generalizada de la célula vegetal, similar a la de la **Figura 36.19a.** Recuerda que las células de las plantas difieren de las animales en varios aspectos:

1. Las células vegetales están rodeadas por una **pared celular** rígida y rica en celulosa que soporta el celular y define su forma.

2. Las células de las plantas a menudo contienen varios tipos de orgánulos que no se encuentran en los animales, especialmente cloroplastos y un orgánulo con una gran membrana redondeada llamado vacuola, que ocupa la mayor parte del volumen de la célula. En los **cloroplastos** se produce la actividad fotosintética. Las células no fotosintéticas poseen orgánulos relacionados con los cloroplastos, pero especializados en el almacenamiento de pigmentos, almidón, aceites o proteínas. Las **vacuolas** contienen una solución acuosa llamada **jugo vacuolar,** donde se almacenan los desechos y en algunos casos también desechos digeridos, como en los lisosomas de los animales. Además, las vacuolas de las plantas almacenan agua y nutrientes. También pueden almacenar pigmentos que proporcionen color o venenos que disuadan a los hervíboros.

3. Debes recordar del Capítulo 8 que el citoplasma de las células de las plantas adyacentes está conectado a través de **plasmodesmos.** Los plasmodesmos están constituidos por citoplasma y por segmentos de retículo endoplasmático (ER)

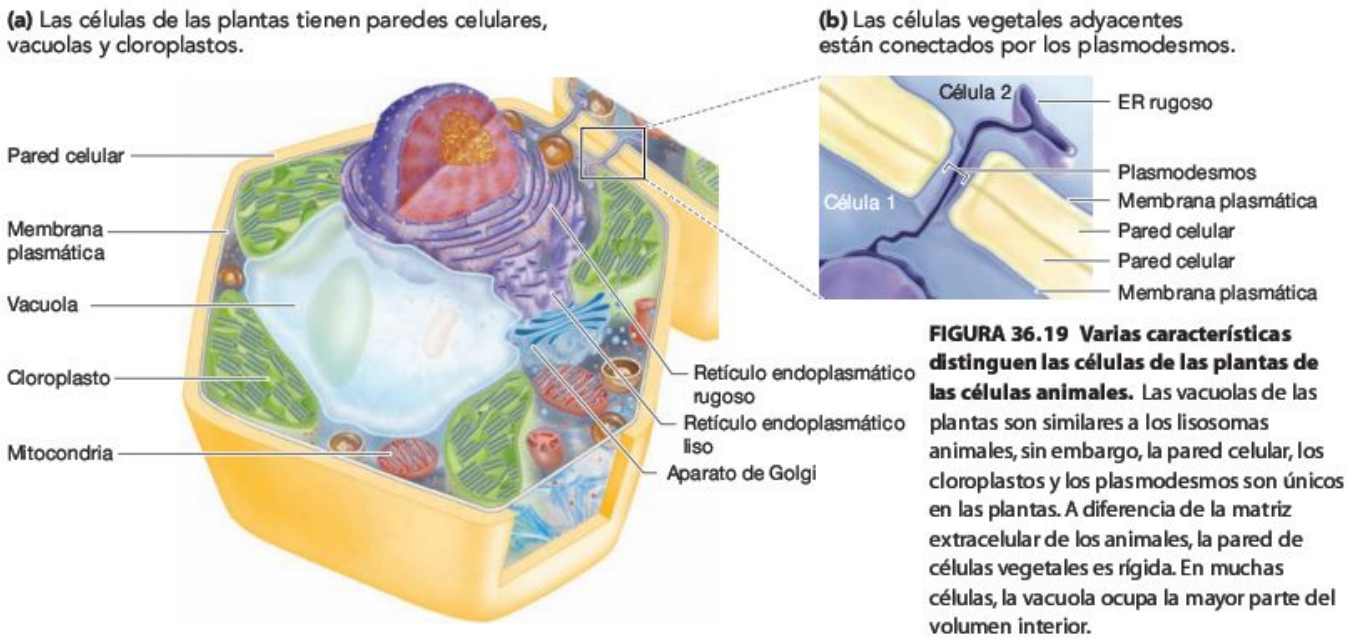


FIGURA 36.19 Varias características distinguen las células de las plantas de las células animales. Las vacuolas de las plantas son similares a los lisosomas animales, sin embargo, la pared celular, los cloroplastos y los plasmodesmos son únicos en las plantas. A diferencia de la matriz extracelular de los animales, la pared de células vegetales es rígida. En muchas células, la vacuola ocupa la mayor parte del volumen interior.

liso que discurren por unos diminutos surcos que rodean las lagunas membranosas de la pared celular (**Figura 36.19b**).

Otra importante diferencia entre las células de las plantas y las animales es que las primeras no cambian de posición en la planta una vez que se forma. Algunas células animales cambian de posición, ya sea en una fase temprana del desarrollo de un individuo o como células maduras. Sin embargo, todas las células de las plantas, como la mayoría de las animales, son estacionarias. Una vez creadas por mitosis en un meristema, se quedan en el mismo lugar durante toda su vida. Este es un punto clave, porque la ubicación de las células determina qué sistema de tejidos va a formar y en qué tipo de célula se va a acabar convirtiendo. Vamos a estudiar las células y los tejidos de los tres sistemas principales.

MB BioFlix en www.masteringbio.com
Tour of a Plant Cell

El sistema de tejido dérmico El **tejido dérmico** es la interfaz entre el individuo y el entorno exterior. Su función principal es proteger a la planta-organismo de la pérdida de agua, agentes patógenos y herbívoros.

En el sistema de tejido dérmico, la mayoría de las células son células epidérmicas, aplanadas y con falta de cloroplastos. Las células epidérmicas secretan por encima una **cutícula,** una capa cerosa que reviste el tallo (véase el Capítulo 30). Las ceras son lípidos y por tanto son altamente hidrófobas. Como resultado de ello, la presencia de la cutícula en los tallos y en las hojas reduce drásticamente la cantidad de agua que se pierde por evaporación desde el interior de la planta. Desde una perspectiva humana, las propiedades hidrorrepelentes de la cutícula también la convierten en un valioso ingrediente en barnices y pintalabios. Por ejemplo, la cera de carnauba utilizada para encerar coches y suelos es secretada por células epidérmicas de las hojas de palma de carnauba, originaria de Brasil.

Además de minimizar la pérdida de agua, la cutícula forma una barrera para proteger a la planta de virus, células bacterianas y esporas o filamentos que darán lugar al crecimiento de hongos parásitos. De esta manera, la epidermis de la planta supone la primera línea de defensa contra los agentes causantes de enfermedades, o **patógenos.** Para poder entrar al cuerpo de la planta y poner en marcha una infección, los patógenos deben segregar enzimas que digieran la cutícula o entrar por una herida donde la cutícula haya sido arrancada.

Las ceras encontradas en la cutícula también pueden ser perjudiciales para la planta, porque pueden disminuir el intercambio de gases. Esto puede ser un problema grave ya que la fotosíntesis depende de la libre difusión de dióxido de carbono a las células fotosintéticas. Para permitir que el dióxido de carbono entre en los tejidos fotosintéticamente activos, la mayoría de las plantas terrestres poseen **estomas.** Están constituidos por dos células especializadas llamadas **células de guarda,** que modifican su forma para abrir o cerrar aberturas en la epidermis, los poros (**Figura 36.20**). Si los estomas están abiertos entonces el CO_2, O_2, vapor de agua y otros gases pueden circular

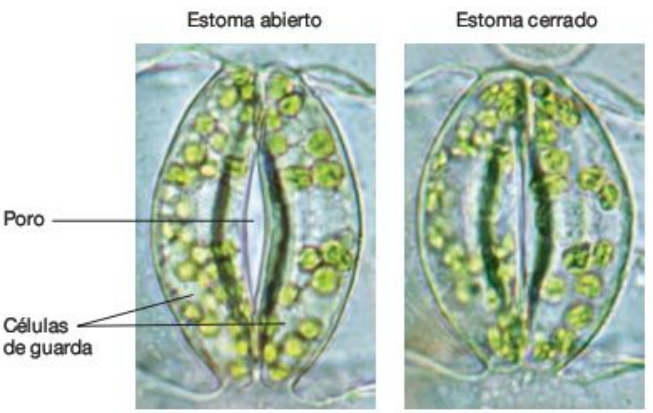


FIGURA 36.20 En los estomas, las células de guarda regulan la apertura de los poros.

FIGURA 36.21 Las células epidérmicas producen tricomas que brindan protección. Algunos tricomas en esta hoja son extensiones parecidas a los pelos pero formados por una sola célula, mientras que otros tipos son estructuras multicelulares.

EJERCICIO Identifica los tricomas en forma de lanza que disuaden a los insectos u otros pequeños herbívoros de comer el tejido foliar. Identifica los tricomas que están llenos de compuestos tóxicos, creando un «campo minado» en la superficie de la hoja.

desde la atmósfera al interior de la planta por difusión. Los estomas se abren cuando las condiciones son favorables y se cierran o cuando se están perdiendo grandes cantidades de agua por transpiración.

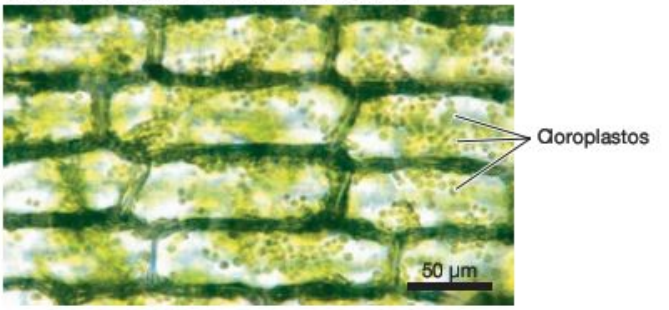
Además de reducir al mínimo la pérdida de agua y regular el intercambio de gases, las células en el tejido dérmico pueden estar involucradas en la protección del individuo de los efectos nocivos de la intensa luz del sol y de los ataques de herbívoros. Estas funciones son realizadas por los **tricomas,** apéndices formados por células epidérmicas especializadas. Los tricomas pueden encontrarse en una amplia variedad de formas, tamaños y abundancia. Dependiendo de la especie, los tricomas deben (1) mantener la superficie de la hoja fresca por lo que reflejan la luz solar, (2) reducir la pérdida de agua formando una densa alfombra que limita la transpiración, (3) proporcionar estructuras defensivas con almacenamiento de compuestos tóxicos que disuaden a los herbívoros, o incluso (4) atrapar y digerir insectos (**Figura 36.21**).

Los tejidos fundamentales La mayor parte de la fotosíntesis, así como el almacenamiento de hidratos de carbono, se lleva a cabo en los tejidos fundamentales. Las células de los tejidos fundamentales son también responsables de la mayor parte de la síntesis y almacenamiento de productos especializados, tales como sustancias con señales químicas llamadas hormonas, pigmentos de color y toxinas necesarias para la defensa de la planta. Si la principal función de los tejidos dérmicos es la protección, los tejidos fundamentales tienen por función principal el almacenamiento y la producción de valiosas moléculas.

Los tejidos fundamentales se componen de tres tipos diferentes de células: parénquima, colénquima y esclerénquima.

1. Las **células de parénquima** tienen una relativamente delgada pared celular y son las más abundantes y versátiles en las plantas. Por ejemplo, el tejido parenquimático de las hojas está lleno de cloroplastos, y es el lugar principal donde se realiza la fotosíntesis (**Figura 36.22a**). Sin embargo, en otros órganos la función de las células de parénquima es almacenar depósitos de almidón (**Figura 36.22b**).

(a) En las hojas, las células de parénquima realizan la fotosíntesis y el intercambio de gases.



(b) En las raíces, las células de parénquima tienen la función de almacenamiento de hidratos de carbono.

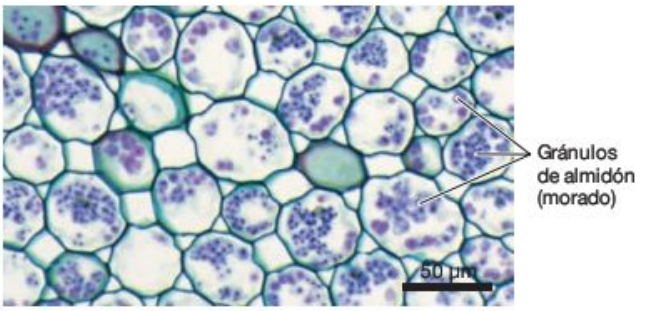


FIGURA 36.22 Las células de parénquima realizan una amplia gama de tareas. Las células de parénquima son «muy trabajadoras».

EJERCICIO Da un ejemplo de un gen que es probable que se exprese en las células foliares, pero no en las células de la raíz.

Muchas células de parénquima son **totipotentes,** lo que significa que conservan la capacidad de dividirse y desarrollarse para formar una planta madura al completo. La totipotencia de las células de parénquima es importante para la cicatrización de heridas y para la reproducción asexual por medio de estolones o rizomas. En cada caso, las células de parénquima pueden comenzar a dividirse, crecer y diferenciarse para formar nuevas raíces, brotes y tallos. Esta

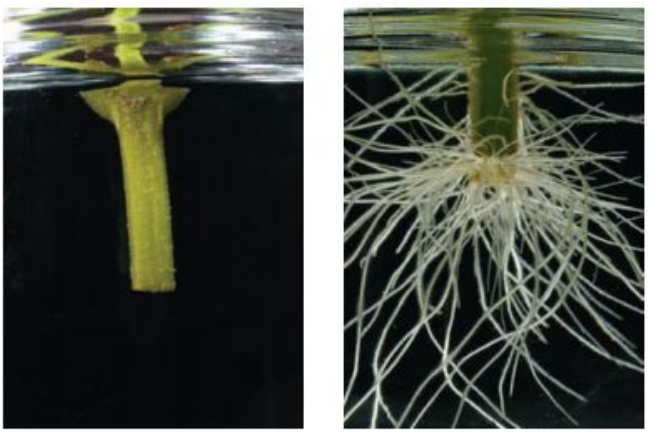


FIGURA 36.23 Las células de parénquima de tallos cortados pueden formar raíces adventicias. Las células de parénquima de una sección de tallo de un cóleo (izquierda) se dividen para formar una masa de células indiferenciadas o callo, de donde brotarán las raíces (derecha).

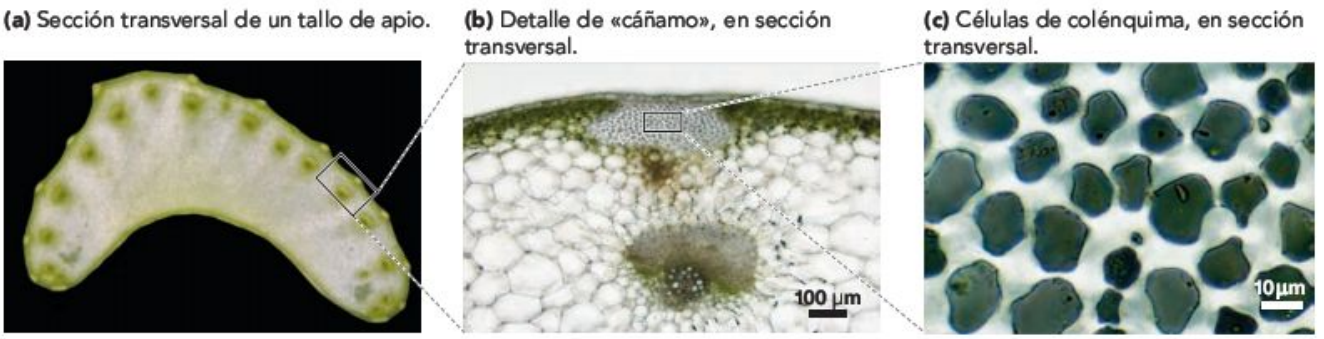


FIGURA 36.24 Las células de colénquima ayudan al crecimiento de los tejidos. Un tallo de apio es en realidad un pecíolo; las tiras de piel que puedes pelar en el apio son en realidad columnas de células de colénquima.

propiedad permite a los jardineros clonar plantas mediante esquejes. Por ejemplo, si se corta un pedazo de tallo de cóleo y se coloca en el agua, las células de parénquima se dividen para producir una masa de células indiferenciadas llamadas **callo.** Las raíces se desarrollan a partir del callo (**Figura 36.23**), y el nuevo individuo puede ser plantado en el suelo. Los plataneros y otras especies comercialmente importantes se han propagado por esquejes.

2. Las **células de colénquima** tienen como función principal el apoyo. Tienen paredes celulares primarias más gruesas en algunas zonas, y su forma general es más larga y delgada que la de las células de parénquima. Incluso cuando son maduras, sus paredes celulares mantienen la capacidad de estiramiento y elongación. Como resultado, las células de colénquima pueden continuar alargándose ya que proporcionan apoyo estructural a las regiones de crecimiento del tallo. Por tanto, no sorprende que las células de parénquima sean especialmente abundantes en los tallos en crecimiento y en los pecíolos de las hojas. Las tiras con las que te quedas al pelar un tallo de apio o ruibarbo contienen muchas líneas de células de colénquima (**Figura 36.24;** ten en cuenta que la sección mostrada es un pecíolo).

3. Las **células de esclerénquima** son células especializadas en el apoyo estructural y producción de una capa de **pared celular secundaria** además de la capa relativamente delgada de la pared primaria de todas las plantas. A diferencia de la pared celular primaria, las células de la pared secundaria contienen un compuesto resistente y rígido llamado **lignina,** además de la celulosa (véase Capítulo 30). Considerando que las células de colénquima pueden facilitar activamente el crecimiento de las plantas ya que tienen una pared celular primaria ampliable, la pared secundaria no ampliable está especializada en el apoyo estructural de los tallos y otras estructuras una vez que el crecimiento ha cesado. Otra diferencia clave entre el colénquima y el esclerénquima es que las células de esclerénquima están por lo general muertas en su madurez, lo que significa que no contienen citoplasma.

Los tejidos fundamentales contienen dos tipos de células de esclerénquima. Las **fibras** son extremadamente alargadas (**Figura 36.25a**). Dependiendo de las especies de plantas, estas han sido cultivadas para la utilización de las fibras tanto en la elaboración de papel, como para producir cuerdas de cáñamo o de yute, o incluso para la fabricación de ropa de cama u otros tejidos. Las células de fibra de la planta de ramio, también conocida como hierba de China, puede llegar a medir más de medio metro de largo. Las **células de esclerénquima,** en cambio, son relativamente cortas, tienen formas variables y, a menudo, realizan funciones de protección (**Figura 36.25b**). Las duras cubiertas de semillas y las cáscaras de las nueces están compuestas por células de esclerénquima. La textura arenosa de las peras es causada por grupos de células de esclerénquima.

En muchos, o incluso la mayoría de los casos, las células de parénquima, de colénquima y de esclerénquima en el tejido fundamental se encuentran en las masas de un solo tipo de células que funcionan como una unidad. Como resultado, los biólogos reconocen la existencia de tejidos de parénquima, tejidos de colénquima y tejidos de esclerénquima. Los tejidos de la planta que consisten de un solo tipo de células se denominan tejidos simples. Los tejidos que contienen varios tipos de células se denominan tejidos complejos. Los tres sistemas de tejido dérmico, fundamental y vascular están formados por tejidos sencillos, complejos o por una combinación de ambos.

El sistema de tejido vascular El tejido vascular tiene funciones de apoyo y de transporte de larga distancia de agua y de nutrientes disueltos. Este desplaza los productos fabricados y almacenados por los tejidos fundamentales.

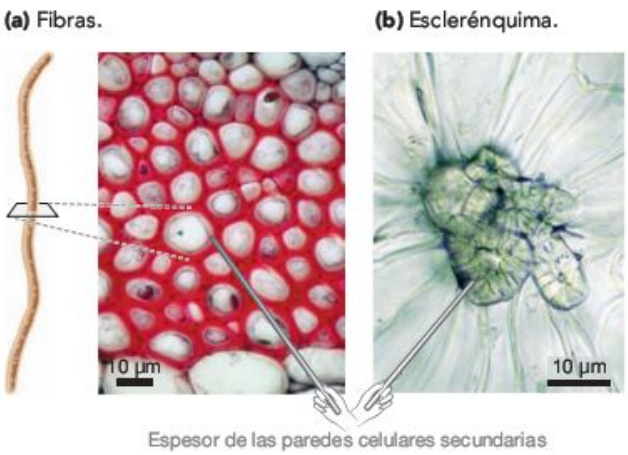


FIGURA 36.25 Las células de esclerénquima sirven de apoyo a los tejidos maduros. (a) Fibras y **(b)** esclerénquima han engrosado las paredes de las células secundarias. Estas células prestan apoyo a los tejidos que ya no están creciendo.

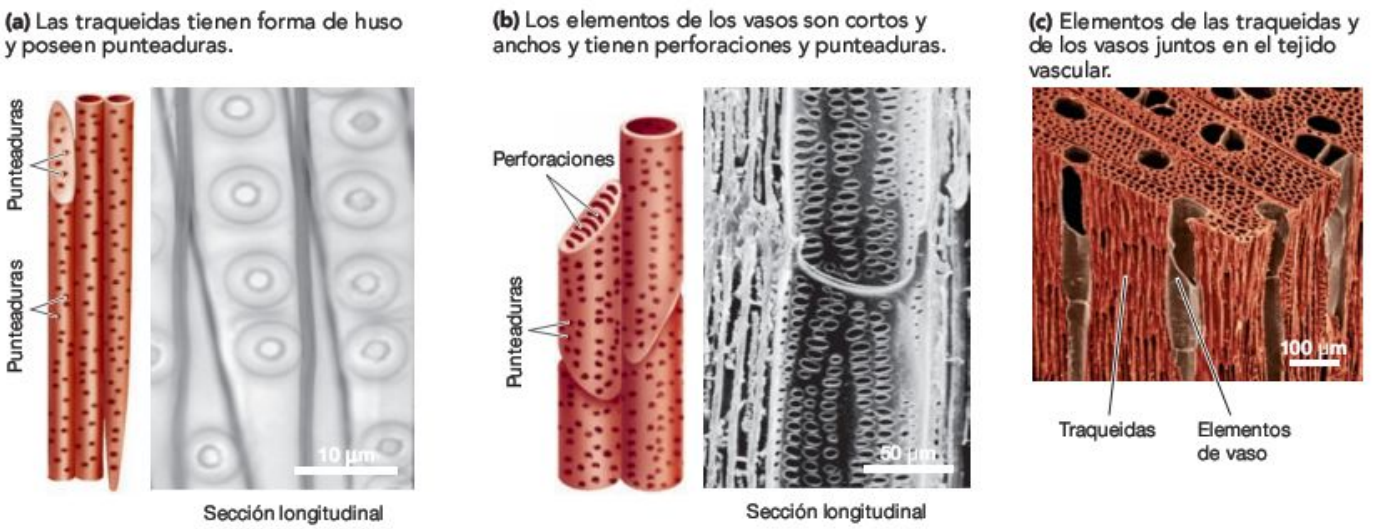


FIGURA 36.26 El xilema contiene dos tipos de células conductoras de agua. (a) Las traqueidas son largas y delgadas en comparación con **(b)** los elementos de los vasos, que son mucho más cortos y más amplios. **(c)** Ambos tipos de células conductoras de agua se encuentran en el tejido vascular de las angiospermas.

El tejido vascular se compone a su vez de dos tejidos complejos llamados xilema y floema. El **xilema** lleva a cabo el transporte de agua e iones disueltos desde la raíz hasta el tallo y las hojas. El **floema** se compone principalmente de células de parénquima especializadas y lleva a cabo el transporte de azúcar, de aminoácidos, de señales químicas y de otras sustancias hacia todo el cuerpo de la planta. En todas las plantas vasculares, el xilema contiene células conductoras de agua, **traqueidas.** En las angiospermas y las especies de *Gnetophytas*, el xilema contiene también células conductoras (**vasos**). Las traqueidas y los vasos poseen una capa con lignina de pared celular secundaria que a menudo se deposita en espiral o formando anillos. Ambos están formados por células muertas cuando alcanzan la madurez. Por tanto, estas células están llenas de los líquidos que transportan en lugar de estar llenas con su citoplasma.

Como muestra la **Figura 36.26a,** las traqueidas son delgadas y largas, en forma de huso y terminadas en bisel. Los lados y extremos de las traqueidas tienen estructuras llamadas **punteaduras,** lagunas en la pared celular secundaria, donde solo la pared celular primaria está presente. Cuando el agua se está moviendo por una planta a través de las traqueidas, esta se desplaza célula a célula vertical y horizontalmente a través de las punteaduras, donde la resistencia al flujo es menor. Los vasos, en cambio, son más cortos y más anchos (**Figura 36.26b**). Además de contar con punteaduras estos tienen **perforaciones,** aberturas con falta de pared primaria y secundaria. En algunas especies, los extremos de los elementos de vaso carecen de pared celular en absoluto, y se apilan las células de los tubos abiertos llamados vasos. Los elementos de vaso conducen el agua mucho más eficientemente que las traqueidas ya que sus perforaciones ofrecen menos resistencia al flujo. En las angiospermas, ambos se encuentran adyacentes (**Figura 36.26c**). El xilema contiene también algunas células de parénquima que transportan los materiales lateralmente en el tallo, en lugar de verticalmente.

El floema se compone principalmente de dos tipos especializados de células de parénquima: células conductoras (células

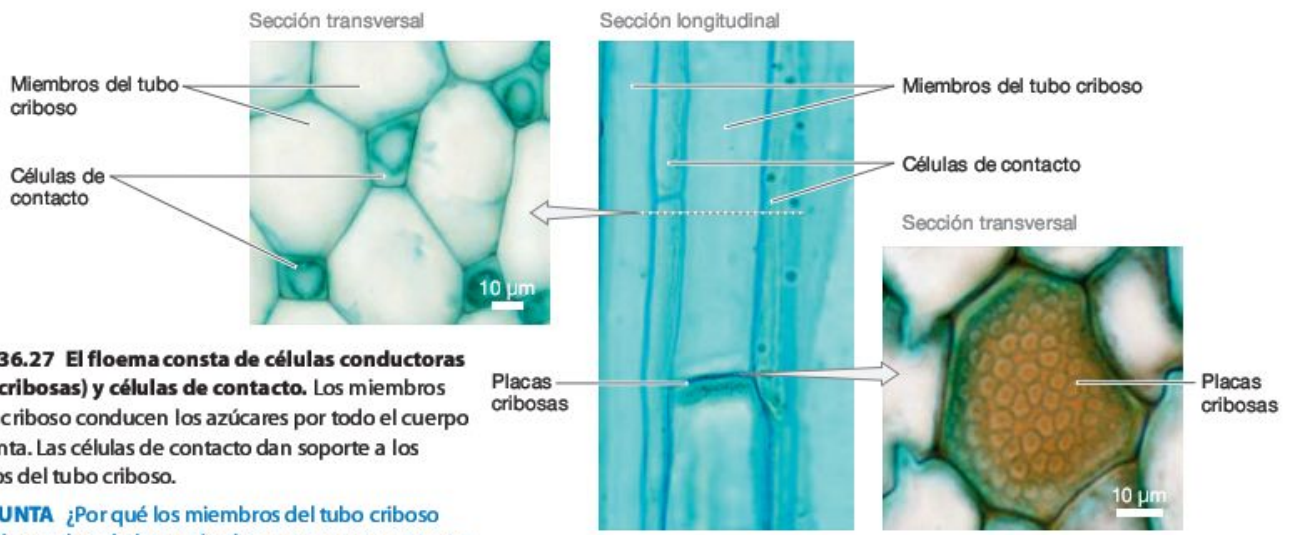


FIGURA 36.27 El floema consta de células conductoras (células cribosas) y células de contacto. Los miembros del tubo criboso conducen los azúcares por todo el cuerpo de la planta. Las células de contacto dan soporte a los miembros del tubo criboso.

PREGUNTA ¿Por qué los miembros del tubo criboso carecen de muchos de los orgánulos que se encuentran en las células de contacto?

TABLA RESUMEN **36.1** **Componentes del cuerpo primario de la planta**

Tejidos presentes	Descripción del tejido	Función
Sistema del tejido dérmico (desarrollado del protodermo)		
Epidérmico	Un tejido complejo formado por células epidérmicas, células de guarda y células de tricomas	Protección, intercambio de gases
Sistema de tejido fundamental (desarrollado del sistema fundamental)		
Parénquima	Un tejido simple formado por células de parénquima	Síntesis y almacenamiento
Colénquima	Un tejido simple formado por células de colénquima	Soporte (expandible en tamaño)
Esclerénquima	Tejidos simples formados por fibras y por esclereidas	Soporte (ajuste en tamaño)
Sistema del tejido vascular (desarrollado del procámbium)		
Xilema	Un tejido complejo compuesto por traqueidas, vasos, células de parénquima y células de esclerénquima (fibras)	Transporte de agua y iones; soporte
Floema	Un tejido complejo compuesto por células de parénquima (miembros del tubo criboso, células de acompañamiento) y células de esclerénquima (fibras, esclereidas)	Transporte de azúcares, aminoácidos, hormonas, etc.; soporte

EJERCICIO Crea una tabla similar a esta que resuma la estructura general y la función de las células meristemáticas, las células de parénquima, las células de colénquima y las células de esclerénquima.

cribosas) y células de contacto. Ambas están vivas en la madurez, no tienen paredes celulares lignificadas y surgen de la división de una célula precursora. Los **miembros del tubo criboso** están formados por células largas y delgadas con perforaciones en los extremos llamadas **placas cribosas** (**Figura 36.27**). Estos son responsables del transporte de azúcares y otros nutrientes y carecen de núcleos, cloroplastos y la mayoría de los principales orgánulos. Sin embargo, están directamente conectados a través de numerosos plasmodesmos adyacentes a **células de contacto,** que contienen todos los orgánulos que normalmente se encuentran en una célula vegetal. Las células de contacto no son células conductoras, pero a cambio ofrecen materiales para mantener el citoplasma y la membrana plasmática de los miembros del tubo criboso. En el Capítulo 37 se mostrará cómo las células de contacto participan también en la carga y descarga de hidratos de carbono y otros nutrientes de la solución dentro de los miembros de tubo criboso. El floema también contiene fibras y esclereidas, que prestan apoyo estructural.

La **Tabla Resumen 36.1** muestra los principales tipos de tejidos de los tres sistemas de tejido primario y las células de estos tipos de tejido. Una vez que domines la estructura y función del cuerpo primario de la planta, estarás listo para pasar al siguiente nivel de complejidad: el crecimiento secundario.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El crecimiento primario resulta de la división celular en meristemas apicales. Su función es la de ampliar el sistema vascular y el sistema radicular en el suelo.
- Los meristemas apicales contienen tres tipos principales de células meristemáticas: protodermis, meristemas fundamentales y procámbium. Los tejidos dérmico, fundamental y vascular surgen de estas células meristemáticas extendidas por todo el individuo conformando el cuerpo primario de la planta.
- El sistema dérmico protege al individuo; el fundamental sintetiza y almacena las moléculas que hacen posible la vida de la planta; y el sistema vascular mueve las moléculas de un lugar a otro y mantiene la planta erguida. Cada uno de estos sistemas consta de una serie de tipos de células y tejidos.

Deberías ser capaz de...

1) Realizar un diagrama en el que se muestre la relación entre un meristema apical y los tres principales tejidos meristemáticos.
2) Representar la distribución de los tejidos dérmico, fundamental y vascular en el cuerpo primario de la planta.
3) Describir las células y los tejidos que permiten que el sistema epidérmico proteja a la planta, al tejido fundamental sintetizar y almacenar los materiales, y al sistema vascular transportar las moléculas y dar apoyo estructural al cuerpo de la planta.

36.3 El crecimiento secundario

Mientras que el crecimiento primario hace incrementar la longitud de las raíces y los tallos, el **crecimiento secundario** aumenta su ancho. La función principal del crecimiento primario es la de ampliar el alcance de la raíz y del tallo y, por tanto, aumentar la capacidad que una planta tiene para absorber fotones y adquirir el dióxido de carbono, el agua y los iones. La función del crecimiento secundario, en cambio, es aumentar la cantidad de tejido vascular disponible y proporcionar el apoyo estructural necesario para el crecimiento primario de la planta. Sin el apoyo prestado por el crecimiento secundario, las raíces no serían lo suficientemente consistentes para anclar el tallo y los largos sistemas vasculares caerían y se romperían.

El crecimiento secundario del xilema produce la **madera** y esto sucede en las especies que poseen meristemas laterales además de meristemas apicales. El **meristema lateral** también se conoce como meristema secundario o **cámbium.** Los meristemas laterales difieren de los meristemas apicales en dos sentidos: (1) los meristemas laterales forman cilindros que se de-

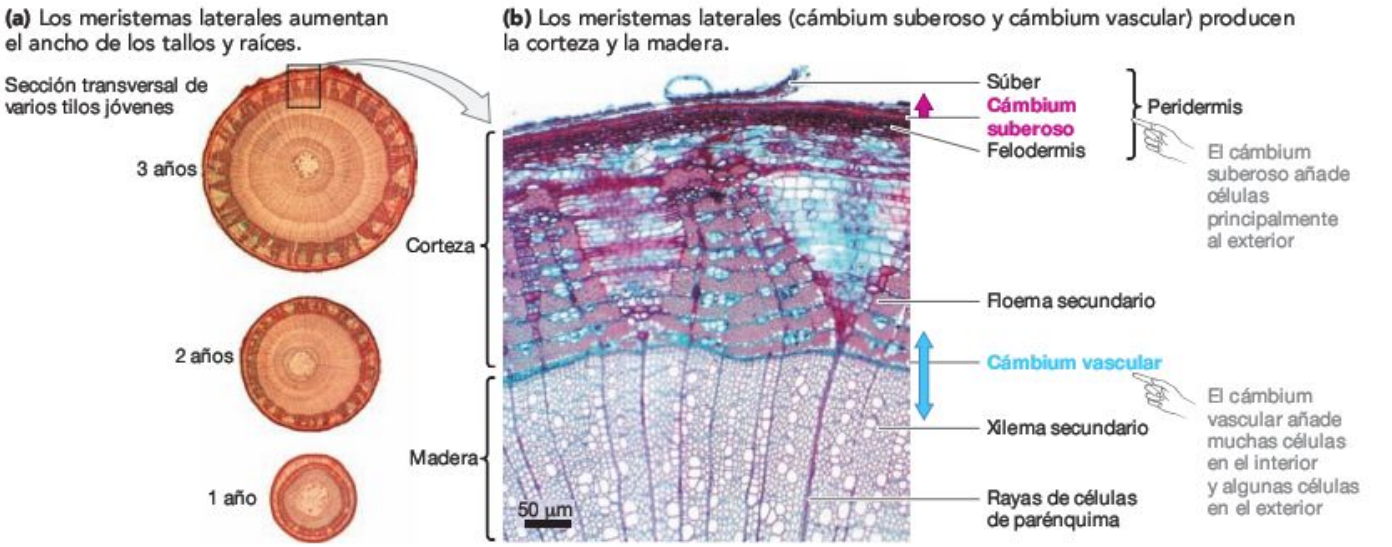


FIGURA 36.28 Los meristemas laterales aumentan el ancho de tallos y raíces y producen madera y corteza. **(a)** Los troncos de los árboles contienen dos tipos de meristemas laterales: cámbium suberoso y cámbium vascular. **(b)** La corteza consiste en floema secundario producido por el cámbium vascular y las células producidas por el cámbium suberoso. La madera consiste en xilema secundario producido por las células de parénquima del cámbium vascular.

sarrollan a lo largo de la raíz y el tallo y están compuestas por delgadas láminas de células meristemáticas. En cambio, los meristemas apicales se localizan en los extremos de la raíz y los tallos y tienen forma de cúpula. (2) En los meristemas laterales, las células se dividen de manera que aumenta el ancho de las raíces y de los tallos (**Figura 36.28a**). Las células de un meristema apical se dividen de manera que se extienden en longitud los extremos de la raíz y del tallo.

Como muestra la **Figura 36.28b,** hay dos tipos de meristemas laterales en las plantas que tienen crecimiento secundario. Un anillo de células meristemáticas llamado **cámbium vascular** se forma entre el xilema y el floema secundario, en el interior del tallo. Un segundo anillo de células meristemáticas llamado **cámbium suberoso** se sitúa cerca del perímetro del tallo. Otra observación es fundamental para comprender cómo trabajan los meristemas laterales: el cámbium suberoso produce nuevas células principalmente hacia el exterior. El cámbium vascular genera nuevas capas de células, tanto hacia el interior como hacia el exterior. Las nuevas células del interior impulsan todas las otras células hacia el exterior, causando un aumento de la circunferencia del tronco. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de establecer una sección transversal de un tronco, representar los anillos y señalar el cámbium vascular y el cámbium suberoso, y añadir flechas que indiquen la dirección de crecimiento en cada uno de los meristemas. Ahora vamos a considerar cómo funciona cada uno de estos meristemas.

¿Qué surge del cámbium vascular?

El cámbium vascular produce xilema y floema (Figura 36.28b). Las nuevas células que se producen hacia el exterior del meristema se diferencian en floema, mientras que las nuevas células producidas en el interior se diferencian en xilema. Más concretamente, las células producidas por el cámbium vascular se desarrollan para formar floema y xilema secundario, a diferencia del floema y el xilema primario producido por el procámbium en cada meristema apical. Estas células no siempre se producen de manera simultánea. En la mayoría de los casos, el cámbium vascular produce muchas más células de xilema secundario que células de floema secundario. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de añadir etiquetas de «Floema secundario» y «Xilema secundario» a las flechas de tu primer esquema, y hacer una flecha más grande que otra para mostrar la cantidad relativa de división celular que se produce.

El xilema y el floema primario se encuentran en las raíces y tallos de todas las plantas vasculares, pero el xilema y el floema secundario se encuentran solo en ciertas gimnospermas y angiospermas.

Funcionalmente, el floema primario y secundario son similares, y el xilema primario y secundario también lo son. El floema secundario tiene como función el transporte de azúcar. En combinación con los tejidos asociados con el cámbium suberoso, forma la capa externa llamada corteza. El xilema secundario tiene como función el transporte de agua y el apoyo estructural, y forma el material estructural llamado madera.

El floema primario y secundario y el xilema primario y secundario son tejidos complejos, compuestos por más de un tipo de células. Además de producir células conductoras, como los miembros del tubo criboso, las traqueidas y los elementos de vaso, el cámbium vascular produce fibras para obtener más fuerza, junto con células de parénquima. Las células de parénquima se sitúan lateralmente por todo el xilema y forman estructuras llamadas **rayas** (véase Figura 36.28b). Las células de parénquima ubicadas en rayas son importantes porque transportan agua y nutrientes lateralmente a través del tallo.

El crecimiento secundario en las raíces es similar al crecimiento secundario de los tallos. En ambas partes de la planta, la anchura aumenta a medida que las células producidas en el interior del cámbium vascular forman xilema secundario, y las célu-

TABLA RESUMEN **36.2** **Componentes del crecimiento secundario**

Tejidos presentes	Descripción del tejido	Función
Peridermis* (desarrollada de incluye el cámbium suberoso)		
Súber	Un tejido simple que consiste en células suberosas	Protección
Cámbium suberoso	Un tejido simple que consiste en células meristemáticas	Producción de súber y felodermo
Felodermo	Un tejido simple que consiste en células de parénquima	Síntesis y almacenamiento
Floema secundario* (desarrollado del cámbium vascular)		
Floema	Un tejido complejo que consiste en células de parénquima (miembros del tubo criboso, células de contacto) y células de esclerénquima (fibras, esclereidas)	Transporte de azúcares, aminoácidos, hormonas, etc.; soporte
Xilema secundario† (desarrollado del cámbium vascular)		
Xilema	Un tejido complejo que consiste en traqueidas, vasos, células de parénquima (desarrolladas en rayas) y células de esclerénquima (fibras)	Transporte de agua e iones; soporte

*La corteza comprende el peridermo y el floema secundario.
†El xilema secundario también se llama madera.

las producidas en el exterior forman floema secundario. Es importante darse cuenta, sin embargo, de que los resultados de la división celular en los meristemas laterales son altamente asimétricos. A medida que el cámbium vascular crece, todo el xilema secundario es retenido y acumulado, pero la región interior de xilema primario es aplastada y finalmente sustituida. Además, el floema secundario ultraperiférico y las capas suberosas son sustituidos con el aumento del diámetro del tallo. Como resultado de ello, las raíces leñosas maduras y los tallos leñosos están constituidos principalmente por xilema secundario o madera. La **Tabla Resumen 36.2** muestra los principales tipos de tejidos y tipos de células que participan en el crecimiento secundario.

¿Qué surge del cámbium suberoso?

El cámbium suberoso produce **células suberosas** hacia el exterior y una pequeña capa de células llamadas **felodermo** («piel suberosa») hacia el interior (Figura 36.28b). Tomados en conjunto componen la **peridermis** («alrededor de la piel»). Si comprendes la estructura de la peridermis, deberías ser capaz de identificar en un diagrama las células suberosas, el felodermo y la peridermis. También deberías ser capaz de señalar con una flecha el cámbium suberoso más grueso que los otros, debido a la cantidad relativa de divisiones celulares que se han producido.

La peridermis es importante ya que permite la continuidad de la protección de la madera de los troncos cuando estos aumentan en grosor. Como sucede en un tallo leñoso o en una raíz madura, el tejido epidérmico producido por el meristema apical durante el crecimiento primario se sustituye por la peridermis, que asume el papel de la prevención de la pérdida de agua y la protección de la raíz y el tallo de agentes patógenos y herbívoros. Algunas especies con la peridermis excepcionalmente gruesa también pueden protegerse de los daños de los troncos causados por incendios.

La peridermis proporciona una barrera especialmente difícil de atravesar en las especies donde las células suberosas secretan una resistente pared secundaria que contiene lignina. La peridermis también ayuda a prevenir la pérdida de agua debido a que las células suberosas producen una capa de cera y otras moléculas dentro de sus paredes celulares, que las hacen impermeables al agua y a los gases. El intercambio de gases puede ocurrir entre la atmósfera y los tejidos vivos en el interior del tallo, aunque a través de pequeños y esponjosos segmentos de la peridermis llamados lenticelas.

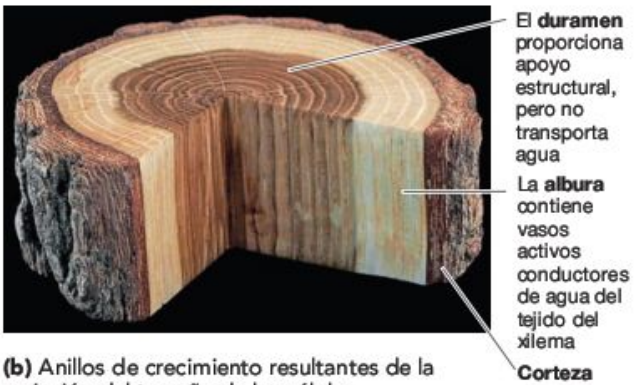
Las células suberosas mueren cuando maduran. Como los tallos y troncos siguen aumentando en anchura continuamente, la capa de suber (corcho) a menudo se fractura dando lugar a grietas y escamas.

Las células producidas por el cámbium suberoso son un componente importante de la protección llamado corteza. Pero el término **corteza** se refiere en realidad a todas las células situadas fuera del cámbium vascular. Como resultado de ello, incluye algunas de las células producidas por el cámbium vascular, así como la peridermis. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de señalar en tu diagrama la corteza. También deberías ser capaz de diferenciar las zonas del tallo en función de la ayuda estructural, el transporte de agua y nutrientes, y protección que realizan.

La estructura de un tronco de árbol

Los árboles son plantas perennes, lo que significa que pueden vivir durante muchos años. A medida que un árbol madura y crece en anchura, las capas interiores de xilema dejan de funcionar transportando agua —solo el xilema de los últimos años transporta en realidad el agua—. El xilema que ya no transporta agua comienza a acumular compuestos de protección secretados por otros tejidos. Estos compuestos están formados por resinas, gomas y otras mezclas complejas. La deposición de estas moléculas provoca que la parte más antigua del xilema secundario pase a ser más oscura que las porciones más jóvenes. La región interior del xilema se llama **duramen,** mientras que la parte exterior del xilema se denomina **albura**

(a) El duramen y la albura tienen funciones diferentes.



(b) Anillos de crecimiento resultantes de la variación del tamaño de las células.

(c) Los patrones de los anillos de crecimiento pueden contar la historia de un árbol.

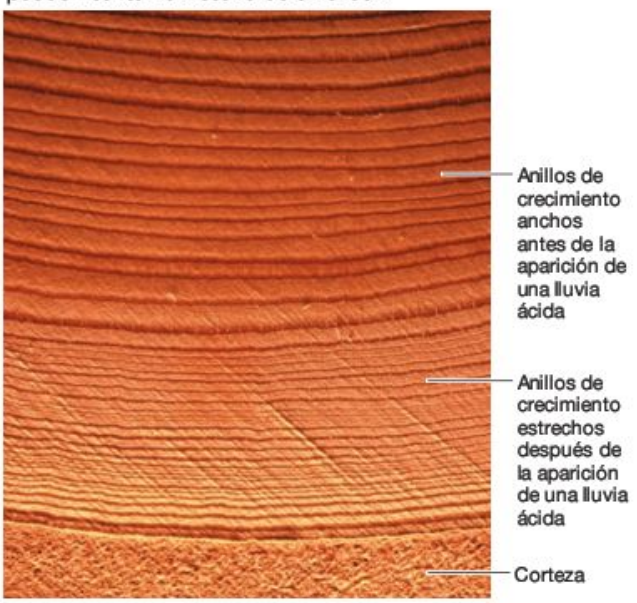


FIGURA 36.29 Anatomía del tronco de un árbol. (a) Sección no teñida de madera de un tronco, que muestra la marcada diferencia entre el color del duramen y de la albura. **(b)** Sección de madera, teñida para mostrar las células individuales. Los anillos de crecimiento aparecen debido a que el tamaño de las células del xilema secundario sufre cambios en una temporada de crecimiento. Las células al inicio de la temporada son grandes, las producidas cerca del final son pequeñas. **(c)** Sección no teñida de un abeto de la selva negra de Alemania, que muestra los efectos de la lluvia ácida en el crecimiento.

PREGUNTA ¿Aproximadamente cuántos años tendrá el árbol del apartado (a)?

EJERCICIO En el apartado (b), etiqueta un anillo de crecimiento producido en un año seco y otro producido en un año húmedo.

(**Figura 36.29a**). Si miras de cerca un pedazo de madera de un mueble o del suelo, puedes ser capaz de identificar la albura y ver la diferencia de color respecto al duramen.

Otro fenómeno importante se produce en entornos en los que el crecimiento del cámbium vascular cesa por un periodo en cada año. Este periodo de crecimiento nulo, o de **latencia,** se produce durante el invierno en los climas fríos y durante la estación seca en los hábitats tropicales. Cuando el cámbium vascular reanuda el crecimiento en la primavera o al comienzo de la temporada de lluvias, produce grandes células, con paredes relativamente delgadas. Cuando la temporada de crecimiento se acerca a su fin, las condiciones tienden a ser más secas o más frescas, las células de xilema secundario que se producen en este momento tienden a ser más pequeñas, de paredes gruesas y en apariencia más oscuras. Así pues, cuando el crecimiento es estacional, las regiones de grandes células, de paredes finas, alternan con capas de pequeñas células de paredes gruesas. El resultado es que los anillos de crecimiento anual pueden observarse en las secciones transversales de la madera de los hábitats estacionales (**Figura 36.29b**).

El análisis de patrones marcados por los anillos de crecimiento de los árboles es un importante campo de estudio en biología. Debido a que los árboles crecen más rápido cuando la humedad y los nutrientes son abundantes, los amplios anillos de crecimiento en los árboles son unos claros indicadores de existencia de años húmedos. En contraste, los anillos estrechos son señal de años de sequía, o en el caso del abeto mostrado en la **Figura 36.29c,** los años en los que abunda la lluvia ácida, debido a la contaminación del aire, se produce una reducción del crecimiento de los anillos. Estudiando los anillos de crecimiento de fósiles encontrados procedentes de árboles muy antiguos y árboles con muchos años pero aún en pie, los biólogos pueden reunir datos climáticos continuos que se remontan a miles de años atrás. De este modo, adquieren una mejor comprensión de los cambios climáticos que se produjeron en el pasado. Con la continuación de estos estudios, los investigadores también esperan poder predecir cómo los bosques podrían responder al calentamiento global que sufrimos actualmente.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El crecimiento secundario se produce en especies con meristemas laterales y tiene como resultado la ampliación de los sistemas radiculares y de los tallos.
- El crecimiento resulta de la división celular del cámbium vascular y del cámbium suberoso. El cámbium vascular da lugar a los tejidos secundarios. El cámbium suberoso da lugar a tejidos de protección llamados peridermis.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar cómo el crecimiento secundario está relacionado con el crecimiento primario.
2) Repetir el esquema realizado al leer el texto, mostrando qué aspecto tendría el mismo tallo diez años más tarde.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Primary and Secondary Growth

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

El cuerpo vascular de la planta se compone de (1) un sistema radicular que ancla el individuo y absorbe el agua y los iones necesarios para la planta, y (2) un sistema vascular que absorbe el dióxido de carbono y la luz solar. Ambos sistemas son dinámicos; crecen y cambian durante toda la vida de la planta.

Los sistemas radiculares y vascular de las plantas están especializados en la recogida de la luz, el agua y los nutrientes necesarios para realizar la fotosíntesis. Las raíces extraen el agua y nutrientes como nitrógeno, fósforo y potasio del suelo; y los tallos captan la luz y el dióxido de carbono de la atmósfera. Las hojas, el órgano principal para realizar la fotosíntesis, por lo general consisten en un limbo aplanado que se abre desde un pecíolo. Las raíces, los tallos y las hojas sin embargo pueden modificarse para realizar una variedad de distintas funciones, incluyendo el almacenamiento de nutrientes, el almacenamiento de agua, la protección y la reproducción asexual. Debido a que las raíces y los tallos crecen durante toda la vida de la planta, esta es capaz de responder adecuadamente a los cambios en las condiciones ambientales que se puedan producir.

Deberías ser capaz de explicar si la plasticidad fenotípica en las raíces, los tallos y las hojas podría ser más importante (1) en los entornos donde las condiciones son estables frente a condiciones variables, y (2) en especies de vida corta frente a especies de vida larga.

Dado que el tamaño y la forma del cuerpo de la planta varía mucho entre especies e individuos, las diferentes plantas están especializadas en la captación de luz y otros recursos de manera única.

La morfología general del sistema radicular y vascular varía ampliamente entre las especies de plantas. En las plantas de las praderas de Norteamérica, por ejemplo, las raíces varían desde una larga y profunda raíz pivotante, hasta superficiales y densas raíces fasciculadas que forman densas matas. Entre las espadas plateadas de Hawai, los sistemas vasculares varían desde matas poco espesas o rosetas, hasta troncos de árboles leñosos muy ramificados. Entre las especies vegetales, la variación en el tamaño y la forma de las plantas permite a los individuos reducir la competencia por los recursos y prosperar en un hábitat determinado.

Deberías ser capaz de describir un hábitat en el que (1) se espera que las plantas dispongan de un gran sistema radicular y un pequeño sistema vascular, y (2) otro en el que se espera que las plantas tengan un sistema radicular relativamente pequeño y un amplio sistema vascular.

El crecimiento primario se produce cuando las células situadas en las puntas de las raíces y de las yemas se dividen. El crecimiento primario hace crecer el cuerpo de la planta y da lugar a tres sistemas de tejidos principales. Estos tejidos son los sistemas especializados en la protección, la producción de alimentos, el almacenamiento y el transporte.

Cada meristema apical da lugar a tres principales tejidos meristemáticos: la protodermis, el meristema fundamental y el procámbium. Estos tejidos meristemáticos darán lugar a su vez a los sistemas de los tejidos dérmico, basal y vascular, que se extienden por todo el cuerpo de la planta.

El sistema del tejido dérmico suele consistir en una espesa capa de células y desempeña un papel en la protección y conservación del agua. La función principal del tejido basal es realizar la fotosíntesis y almacenar los hidratos de carbono y otros compuestos. El sistema del tejido vascular tiene por función el transporte de materiales en toda la planta. En el sistema vascular, el tejido del xilema transporta el agua y los iones disueltos (savia bruta), mientras que el floema transporta los azúcares (savia elaborada).

Cada sistema de tejidos se compone de tejidos simples que contienen un solo tipo de células, tejidos complejos que contienen dos o más tipos de células, o una combinación de tejidos simples y complejos. Algunos de los más destacados tipos de células son las células de parénquima, que realizan la síntesis y el almacenamiento de materiales; las células de colénquima, que proporcionan apoyo estructural a las regiones en crecimiento; y las células de esclerénquima, que fortalecen las regiones del cuerpo que ya han dejado de crecer.

Deberías ser capaz de predecir los resultados de un experimento en el que un medicamento se utiliza para (1) envenenar el meristema apical de un tallo y el meristema apical de una raíz, y (2) envenenar selectivamente las células en el meristema apical de un tallo.

MB BioFlix en www.masteringbio.com

Tour of a Plant Cell

En algunas especies, el crecimiento secundario se produce cuando las células de un anillo situado cerca del perímetro de las raíces y de los tallos se dividen. El crecimiento secundario aumenta el ancho de la planta y proporciona soporte estructural.

En algunas especies de plantas, los tallos y las raíces laterales se ensanchan por meristemas que producen xilema secundario, floema secundario y peridermis. La madera se compone de xilema secundario, mientras que la corteza se compone de todos los tejidos situados fuera del cámbium vascular.

Deberías ser capaz de predecir los resultados de un experimento donde un medicamento se utiliza para (1) disminuir el crecimiento del cámbium vascular, pero no el cámbium suberoso, y (2) disminuir el crecimiento del cámbium vascular y suberoso de un lado de un tronco de árbol.

MB Web Animation en www.masteringbio.com

Primary and Secondary Growth

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de las siguientes funciones no se realiza por células de parénquima?
   a. Transportar sacarosa.
   b. Transportar agua.
   c. Realizar la fotosíntesis.
   d. Almacenar nutrientes.
2. ¿En qué se diferencian las traqueidas de los elementos de vaso, además de en su forma global?
   a. Las traqueidas se apilan de extremo a extremo de forma continua, en columnas abiertas.
   b. En las traqueidas, el agua se difunde célula a célula principalmente a través de los huecos de la pared celular secundaria llamados punteaduras.
   c. Las traqueidas se mueren en la madurez de la planta.
   d. Las traqueidas poseen células secundarias con pared reforzada con lignina.
3. ¿Qué es un miembro del tubo criboso?
   a. Una célula conductora de azúcar que se encuentra en el floema.
   b. Las amplias células con perforaciones que conducen agua y se encuentran solo en las angiospermas.
   c. Las células que absorben nutrientes y agua, que se hallan en los pelos radiculares.
   d. Las células del núcleo ricas en organelas que se hallan en el floema.
4. ¿Qué es una raíz adventicia?
   a. Una que realiza una función distinta a la del anclaje de la planta o la absorción de agua e iones.
   b. Una que surge del córtex de la raíz y se extiende lateralmente.
   c. Una estructura larga y filamentosa que aumenta la extensión de la superficie del sistema radicular, para así incrementar la eficiencia de absorción.
   d. Una raíz que surge del tallo.
5. ¿Qué afirmación caracteriza mejor el crecimiento primario?
   a. No se produce en las raíces, solo en los brotes.
   b. Conduce al desarrollo de súber.
   c. Produce tejidos dérmicos, vasculares y radiculares.
   d. Produce anillos de tejidos de xilema y de floema así como anillos de tejido suberoso.
6. ¿Qué afirmación caracteriza mejor el crecimiento secundario?
   a. Es el resultado de las divisiones de las células vasculares del cámbium.
   b. Aumenta la longitud del tallo de la planta.
   c. Es el resultado de las divisiones de las células de los meristemas apicales.
   d. Produce habitualmente células de floema hacia el interior y células de xilema hacia el exterior del sistema vascular.

Respuestas: 1. b; 2. b; 3. a; 4. d; 5. c; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe la función principal del sistema vascular y del sistema radicular. ¿Qué tejidos son continuos a lo largo de estos dos sistemas? Sugiere una hipótesis para explicar por qué el sistema radicular y los tallos son tan diferentes en forma y tamaño en los distintos tipos de especies.
2. Explica por qué el crecimiento continuo de las plantas da lugar al fenómeno conocido como plasticidad fenotípica. Da un ejemplo de plasticidad fenotípica en la raíz y en el tallo.
3. Da ejemplos de (a) raíces adventicias, (b) tallo modificado para el almacenamiento de nutrientes, almacenamiento de agua o la reproducción asexual, y (c) hojas que se modifican para el almacenamiento de nutrientes, la defensa, para trepar, para el almacenamiento de agua o para la atracción de polinizadores.
4. ¿Para qué sirve la cutícula? ¿Qué función tienen los estomas? Predice por qué varía el espesor de la cutícula y el número de estomas en las plantas de hábitats secos respecto a los húmedos. ¿Cómo probarías tus predicciones?
5. Compara y contrasta las funciones de las células de parénquima del tejido basal con los tejidos del sistema vascular. Haz lo mismo con las células de esclerénquima.
6. Describe la forma en que el cámbium vascular produce xilema y floema secundario. ¿Por qué los anillos de crecimiento pueden ser observados cuando contemplamos la sección transversal de los troncos? ¿Por qué los árboles que crecen en los bosques húmedos tropicales no tienen anillos de crecimiento anual?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. En el Capítulo 1 se explica cómo los tallos de las familias de plantas domésticas como el brócoli (brécol, coliflor, col, colinabo y otros) han cambiado en respuesta a la selección artificial. Haz un esquema de las tres variedades; predice qué células, tejidos y sistemas han cambiado respecto a sus poblaciones ancestrales no sometidas a la selección artificial. Por ejemplo, ¿podrías predecir cómo las poblaciones de col de hoja rizada y la saboya artificiales tienen más o menos células de esclerénquima en sus tallos y hojas que las poblaciones silvestres? ¿Cómo probarías tus predicciones?
2. Mira por la ventana más cercana, y elige una planta para observarla cuidadosamente. Haz un boceto e identifica las características más destacadas de su anatomía externa. Haz un corte que deje observar las principales características de su anatomía interna. Si es posible, obtén una sección de tallo o raíz. Examina e identifica sus partes.
3. ¿Cuál es la relación física y funcional entre el sistema vascular primario y secundario de un roble?
4. Los árboles pueden ser asesinados por pelado, es decir, la eliminación de la corteza y el cámbium vascular en un anillo estrecho por todo el perímetro del árbol. Explica por qué.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Transporte de agua y azúcar en las plantas

37

Una gran secuoya como esta puede medir 83 m. Este capítulo explora el movimiento del agua desde las raíces de las plantas hasta sus hojas, así como el transporte de los azúcares entre todos sus tejidos.

CONCEPTOS CLAVE

- El agua se desplaza desde zonas de alto a bajo potencial hídrico. La energía potencial hídrica es una combinación de (1) la tendencia al movimiento en respuesta a diferencias de concentración del soluto y (2) la presión ejercida sobre él.
- Las plantas no gastan energía para reemplazar el agua perdida en la transpiración, sino que el agua se mueve del suelo a las raíces y de ahí a las hojas mediante el efecto de gradiente de potencial, que existe gracias a que el agua de las hojas está bajo tensión negativa.
- En el floema, el azúcar se transporta desde las «fuentes», tejidos que desprenden azúcares , hasta los «sumideros», donde se utilizan los azúcares. El movimiento ocurre porque las células gastan energía para cargar las células del floema cercanas a las «fuentes» de actividad relacionada con el movimiento de los azúcares. El agua desplazada por la ósmosis, crea un gradiente de presión que favorece el movimiento de agua y azúcar hacia los «sumideros».

En los días calurosos del verano, los grandes árboles de hoja caduca pueden perder suficiente agua para llenar tres bidones de unos 208 litros. Para entender el porqué, recordemos el Capítulo 36, donde se hablaba de que las superficies de las hojas poseen unas estructuras llamadas estomas. Los estomas están abiertos durante el día para que se produzaca el crucial intercambio de gases entre la atmósfera y las células de las hojas. Para que la fotosíntesis y la producción de alimento puedan continuar, las células de las plantas deben adquirir dióxido de carbono (CO_2). Pero hay un contratiempo. Cuando los estomas están abiertos y el intercambio de gases puede tener lugar, la humedad interna de las hojas se expone a la sequedad atmosférica. Como resultado, se evapora mucha agua por la superficie foliar.

En esencia, la pérdida de agua es una consecuencia inevitable de la necesidad que tienen las plantas de obtener CO_2 y desprender oxígeno. La pérdida de agua es una cara del efecto de la fotosíntesis. Sin embargo, la evaporación puede ser beneficiosa bajo algunas condiciones, ya que refresca a las plantas, de forma similar al sudor en el cuerpo. Tasas altas de evaporación pueden disminuir la temperatura de la hoja hasta en 10-15 °C.

La pregunta ahora sería: ¿cómo soportan las plantas esta pérdida de agua? Si el agua que se pierde en la evaporación no se reemplaza, las células se secan y mueren. En el caso de una secuoya, las hojas que pierden agua pueden situarse incluso a 100 m de los pelos radiculares que absorben el agua. ¿Cómo vencen las plantas la fuerza de la gravedad para transportar el agua que, en ocasiones debe recorrer distancias similares al largo de un campo de fútbol? Y ¿Cómo consiguen las plantas mover el azúcar que producen desde las zonas fotosintéticamente activas hacia las zonas de almacenaje? Estas preguntas son el corazón y el alma de este capítulo. Saber responderlas es una parte fundamental para entender el funcionamiento de las plantas.

37.1 Potencial hídrico y movimiento del agua

La pérdida de agua causada por la evaporación de las partes aéreas de las plantas se llama **transpiración.** Esta sucede cuando: (1) los estomas están abiertos y (2) el aire que rodea a las hojas es más seco que el aire que se encuentra en el interior de las hojas. La primera condición suele darse durante el día, cuando ocurre la fotosíntesis. La segunda condición se produce cuando la humedad ambiental es inferior al 100 por ciento.

Las plantas reponen el agua que pierden las hojas con la que absorben por las raíces. Una de las observaciones en biología es que el agua se mueve desde las raíces hasta las hojas de una manera pasiva, es decir, que no hay gasto de ATP. Las plantas no necesitan un músculo cardiaco para bombear agua desde las raíces a los tallos. Incluso en las secuoyas de 100 m de altura, el agua se difunde pasivamente desde el sistema radicular al sistema vascular. Este movimiento sucede cuando se dan diferencias en la energía potencial hídrica de la planta. Recuerda del Capítulo 2 que la energía potencial es energía almacenada. Las variaciones de esta energía potencial se asocian a cambios de posición, como la posición de una molécula o de un electrón.

Los biólogos usan el término de **potencial hídrico** para indicar la energía potencial que el agua tiene en un ambiente en particular, comparada con la energía del agua pura a temperatura ambiente y presión atmosférica. En estas condiciones el potencial hídrico del agua es 0.

El potencial hídrico se simboliza con la letra griega ψ (psi). Las diferencias entre el potencial hídrico determinan la dirección del movimiento del agua. El agua siempre se mueve de áreas con mayor potencial hídrico a zonas de menor potencial hídrico.

El potencial hídrico es la clave para entender el movimiento del agua a través de la planta. Ya que este potencial hídrico es menor en el suelo y en las raíces y mayor en las hojas y en la atmósfera, decimos que hay un **gradiente de potencial hídrico** entre las raíces y las hojas. Según se desplace el agua por la planta, esta va disminuyendo su gradiente de potencial. Cuando esto sucede se reemplaza el agua perdida por la transpiración.

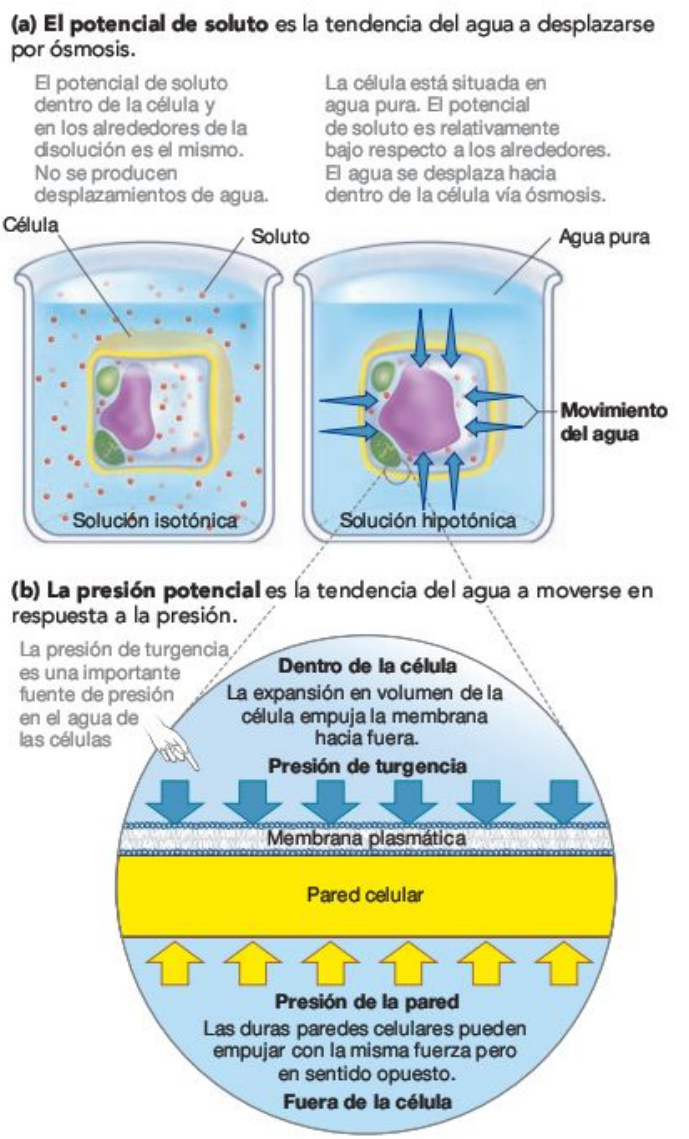


FIGURA 37.1 El potencial hídrico tiene dos componentes principales: el potencial de soluto y el potencial de presión.

¿Qué factores afectan al potencial hídrico?

Para entender el desplazamiento del agua a través de la planta, observa la célula que se encuentra en el tubo de ensayo de la izquierda en la **Figura 37.1a.** Fijate que está depositada en una **disolución,** un líquido homogéneo que contiene una mezcla de determinadas sustancias. En este caso, la disolución consiste en agua con una cantidad de sustancias disueltas llamadas **solutos.** En el tubo de ensayo de la izquierda, las concentraciones de soluto en las células y en los alrededores de la disolución es la misma. Recordemos del Capítulo 6 que se dice que tal disolución es **isotónica** para la célula.

Ahora consideremos qué ocurriría cuando la célula se transfiriese al tubo de ensayo de la Figura 37.1a de la derecha. Este tubo de ensayo contiene agua pura, sin solutos en disolución. Como resultado encontraríamos que la solución que rodea la célula es muy **hipotónica** en relación a la célula. La concentración de la disolución es importante, porque cuando las soluciones están separadas por una membrana de permeabilidad selectiva, como lo es la membrana citoplasmática, el agua atraviesa la membrana desde regiones de baja concentración de solutos a regiones con una alta concentración de solutos. Este movimiento del agua a través de las membranas, en respuesta a las diferencias en el potencial hídrico, se conoce como **ósmosis** (véase Capítulo 6). Esta tendencia del movimiento del agua en respuesta a diferencias entre las concentraciones de soluto, como sucede en la Figura 37.1a, se conoce como **potencial de soluto** (ψ_s) o **potencial osmótico.** Este potencial de soluto de la disolución se define por su concentración de soluto en comparación con la concentración en agua pura. Si el agua contiene una elevada concentración de solutos, entonces esta tiene un potencial de soluto bajo en comparación con agua pura.

Cuando se introduce una célula animal en una solución hipotónica y el agua entra en las células vía ósmosis, el volumen de la célula aumenta hasta que la célula revienta. En las plan-

CUADRO 37.1 ¿Cómo pueden las plantas adaptarse a sobrevivir en suelos salinos?

Las plantas capaces de sobrevivir en medios salino se llaman **halófitas**. Los medios salinos se pueden encontrar por todo el planeta, principalmente por las zonas costeras y en los desiertos continentales. En estos hábitats, el potencial hídrico de los suelos es habitualmente de 4MPa o menos, lo cual es mucho más bajo del potencial hídrico encontrado en las raíces de las plantas. Si el agua solo se desplazara por el efecto del gradiente de potencial, esta saldría de las raíces para acabar en el suelo.

Para arreglárselas con este tipo de suelo, con potenciales hídricos tan extremadamente bajos, y evitar la difusión de agua hacia el exterior de la planta, muchas plantas halófitas disminuyen el potencial hídrico de sus raíces, disminuyendo el potencial de soluto. En concreto, estas plantas tienen enzimas y transportan proteínas que incrementan la concentración de iones de sus vacuolas e incrementan la concentración de azúcares y otras moléculas orgánicas en el citoplasma. Como resultado, pueden mantener el potencial hídrico de sus tejidos aún más bajo que el potencial hídrico del suelo salino.

El otro gran problema de las plantas halófitas, es que estas pueden adquirir unos niveles tóxicos de ciertos iones existentes en el suelo, particularmente sodio (Na^+) y cloro (Cl^-), que tratan de entrar en las células radiculares mediante gradientes electroquímicos. Algunas halófitas tienen mecanismos para prevenir la entrada de iones, pero otras los transportan a estructuras especializadas situadas en la superficie de sus hojas, donde el Na^+ y el Cl^- se cristalizan como sales (NaCl). Algunas veces los iones se encuentran fuera de las disoluciones, entonces se vuelven dañinos para la planta. Las halófitas que cristalizan sales a menudo presentan zonas grisáceas en las hojas debido a los cristales salinos depositados en sus brotes y hojas **(Figura 37.2).**

FIGURA 37.2 Algunas plantas halófitas secretan la sal que han absorbido. El mangle negro secreta el exceso de iones de sodio y cloro desde unas estructuras especiales que poseen en las hojas. Los iones forman cristales de sal.

tas, sin embargo, si una célula vegetal se hincha en respuesta a la incorporación de agua, su membrana plasmática empuja la pared celular, que resiste el incremento de volumen de la célula empujando en sentido contrario. La fuera ejercida por la pared se llama **presión de pared** (**Figura 37.1b**). Como el agua se mueve dentro de la célula, la presión que existe dentro de ella se conoce como **presión de turgencia,** que se incrementa por la presión de pared. Las células que están firmes, se denominan **turgentes,** por el efecto de la presión de pared.

La presión de turgencia es importante porque contrarresta el movimiento del agua causado por la ósmosis. En el ejemplo de la derecha de la Figura 37.1a el potencial de soluto favorece el movimiento del agua dentro de las células. Sin embargo, la rigidez de las paredes celulares limita la cantidad de agua que entra en la célula.

El término colectivo para cada clase de presión física ejercida en el agua se denomina **presión potencial** (ψ_p). Dentro de la célula, la presión potencial consiste en la presión de turgencia.

Resumiendo, el agua se mueve en respuesta a (1) diferencias en la concentración de solutos y (2) presión. El potencial hídrico está constituido por el potencial de soluto y la presión potencial. Ahora, ¿cómo interaccionan estos potenciales? ¿Cómo se determina la dirección del movimiento del agua cuando la ósmosis y la presión afectan a la célula al mismo tiempo?

Cálculo del potencial hídrico

El potencial hídrico *(y)* es una forma de energía potencial y puede considerarse como la energía hídrica almacenada o su tendencia a moverse hacia una posición nueva. Así, el potencial hídrico resume la energía almacenada que puede hacer que el agua se mueva en respuesta a la combinación de los efectos de la presión potencial y el potencial de soluto. La presión potencial y el potencial de soluto que actúan en el agua se calibran por la posición relativa del agua respecto a otras posiciones.

Cuando las membranas de permeabilidad selectiva están presentes, el agua tiende a moverse por ósmosis desde las áreas con mayor potencial de soluto hacia las áreas de menor potencial de soluto. Cuando no hay membranas que lo impidan, el agua se mueve desde las áreas de mayor presión potencial hacia las áreas de menor presión potencial.

Si ignoramos los efectos de la gravedad, el potencial hídrico se define de forma algebraica como:

$$\psi = \psi_p + \psi_s$$

En palabras, la energía potencial que el agua tiene en una posición determinada es el sumatorio de la presión potencial y el potencial de soluto que experimenta. El potencial hídrico se mide en **megapascales** (**MPa,** 10^6Pa). Un **pascal** (**Pa**) es

una unidad de medida que suele aplicarse a presiones (fuerza por unidad de superficie). Un neumático de coche si infla con aproximadamente 0,2 MPa, y la presión hídrica de una manguera se sitúa entre 0,2 y 0,3 MPa.

Por convención, los potenciales de soluto (y_s) son siempre negativos. Se miden en relación al potencial de soluto del agua pura. Ya que el agua pura no contiene sustancias en disolución, su potencial de soluto se define como 0. Y ya que siempre hay solutos en disolución dentro de la célula, el agua existente dentro de la célula siempre tiene una energía potencial menor que el agua pura. Por tanto, el agua pura tenderá a moverse hacia el interior de la célula, incrementando la concentración de solutos en la célula y disminuyendo aún más el potencial hídrico.

En contraste con el potencial de soluto de las células, la presión potencial (y_p) causada por la presión de turgencia es positiva dentro de las células. Esto incrementa la energía potencial del agua de dentro de las células, forzando la presión en el agua y haciendo más probable el movimiento hacia fuera del agua de las células. Pero las presiones potenciales también pueden ser negativas.

Para ver cómo interaccionan el potencial de soluto y el potencial de presión consideremos un tubo en forma de U, como se muestra en el diagrama de la **Figura 37.3a.** Hay que darse cuenta de que los dos lados del tubo están separados por una membrana de selectividad permeable y que el agua pura cuyo potencial de soluto es 0 se encuentra en el lado izquierdo. El sistema está abierto a la atmósfera y además no se encuentra sobre una presión adicional, esto significa que $y_p = 0$ MPa. El y_s de la solución que está al lado derecho de la membrana es -1,0 MPa. Ya que el potencial hídrico es mayor en el lado izquierdo del tubo que en el derecho, el agua se mueve de izquierda a derecha. ● Si entiendes el concepto de potencial de soluto deberías ser capaz de explicar (1) cómo cambiarías el potencial de soluto del agua pura de la izquierda de la Figura 37.3a para hacerla menor que el potencial de soluto de la disolución de la derecha, y (2) cuáles serían las consecuencias para el movimiento del agua.

En la **Figura 37.3b** las concentraciones son las mismas que en la Figura 37.3a pero la disolución del lado de la derecha experimenta un aumento de presión ejercido por un émbolo. Si la fuerza del émbolo produce una presión potencial de 1,0 MPa en el lado de la derecha y la y_s de la disolución del lado derecho de la membrana es todavía –1,0 MPa, entonces el potencial hídrico del lado derecho es –1,0 MPa + 1,0 MPa = 0. En este caso, el potencial hídrico en ambos lados de la membrana sería igual y no habría movimiento de agua. Si la fuerza producida por el émbolo fuera mayor de 1,0 MPa, entonces la disolución del lado derecho tendría *mayor* potencial hídrico y el agua se difundiría de derecha a izquierda. ● Si entiendes el concepto de presión potencial deberías ser capaz de explicar cómo usarías el émbolo de la Figura 37.3b para crear una presión negativa en lugar de una positiva.

La **Figura 37.3c** muestra una situación análoga en la célula. En este caso la célula que está **flácida,** lo que significa que no hay presión de turgencia y por tanto la presión potencial es 0, se ha introducido en una disolución de agua pura. Ya que la célula tiene menor potencial de soluto (–1,0 MPa) y el agua pura tiene mayor potencial hídrico que la célula, el agua penetra en la célula vía ósmosis. Pero como se muestra en la **Figura 37.3d** la llegada de agua a la célula crea una presión de turgencia. Como la presión de turgencia positiva (+1,0 MPa) sumada a la presión potencial de soluto negativa (–1,0 MPa) da igual a 0 MPa (el potencial hídrico del agua pura) el sistema alcanza equilibrio y no se produce movimiento neto adicional de agua. Así, la presión de turgencia actúa como el émbolo de la Figura 37.3b.

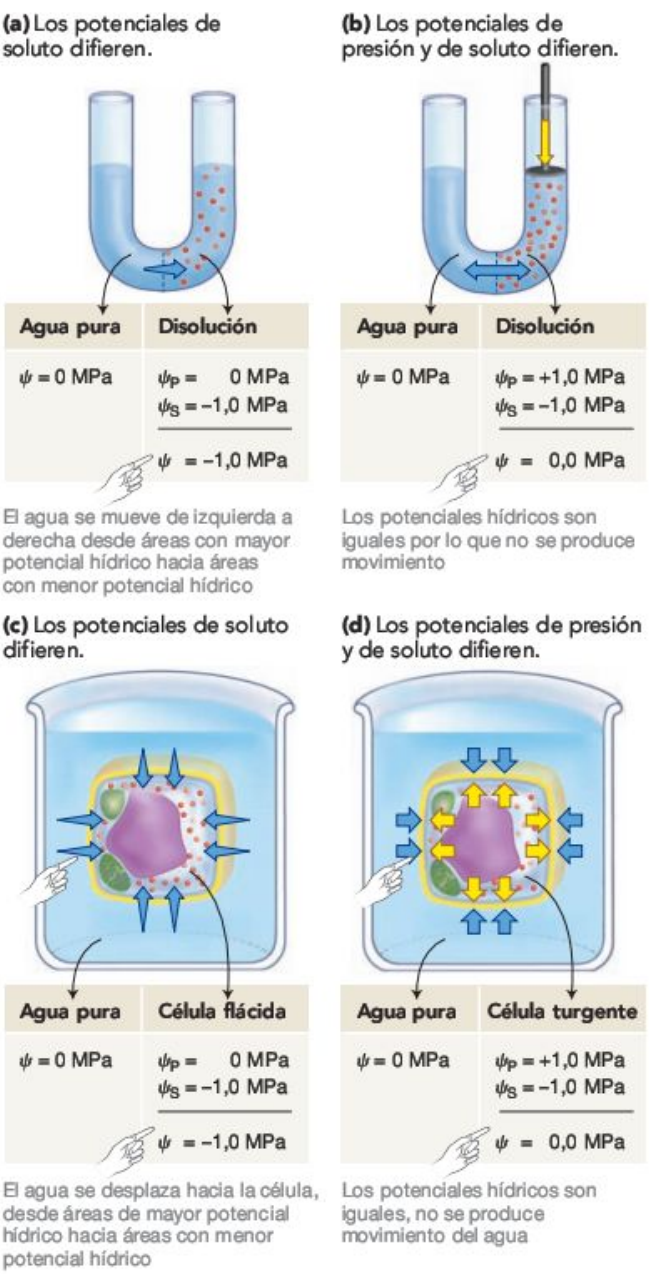


FIGURA 37.3 El potencial de soluto y el potencial de presión interaccionan.

● **EJERCICIO** En cada uno de estos diagramas hay una membrana semipermeable que los solutos (puntos rojos) no pueden cruzar. Catalógalos.

Potencial hídrico en suelos, plantas y atmósfera

Aunque las Figuras 37.1 y 37.2 se centran en el potencial hídrico de células individuales, es importante darse cuenta de

que ψ también puede medirse en tejidos, raíces, sistemas vasculares y plantas enteras. El agua que contiene una hoja, el sistema radical, o la planta, tiene un potencial de presión y de soluto, exactamente igual que en una célula. Asimismo, el suelo que rodea el sistema radical y el aire que rodea el sistema de brotes, poseen un potencial hídrico. En la atmósfera, el agua existe en forma de vapor con un potencial de soluto de 0. Pero la concentración de vapor de agua en la atmósfera puede ser alta o baja.

En el suelo, el agua que llena las grietas existentes entre las partículas del suelo suelen contener relativamente pocos solutos y no está bajo mucha presión. Como resultado, su potencial hídrico tiende a ser alto en relación al agua de las raíces de las plantas, la cual tiene un alto contenido en solutos y está bajo una presión de turgencia considerable. Asimismo, el potencial hídrico del aire es generalmente muy bajo en relación con la humedad interior de una hoja. Estos contrastes establecen una serie de diferencias entre el potencial hídrico del suelo, la planta y la atmósfera. Ya que el agua se mueve impulsada por este gradiente de potencial hídrico, las plantas tienden a ganar agua del suelo y perderla a favor de la atmósfera (**Figura 37.4**).

Sin embargo, cabe destacar que los potenciales hídricos de los tejidos de las plantas, del aire y del suelo son dinámicos. Cambian de forma rutinaria entre días e incluso horas en respuesta a los cambios del tiempo atmosférico. Los potenciales hídricos también pueden variar según la localización o la estación. Para comprender estos aspectos, considera los siguientes ejemplos:

- Si hay niebla, la concentración atmosférica de vapor de agua aumenta y es menos probable que las plantas pierdan agua por transpiración.
- El agua de suelos salinos contiene grandes cantidades de solutos. En estos tipos de hábitats, el suelo tiene un potencial de soluto y un potencial hídrico muy bajos. El **Cuadro 37.1** de la página 815 explora las adaptaciones de las plantas a los suelos salinos.
- Cuando el suelo se seca, el agua ya no llena los espacios entre las partículas del suelo. En lugar de algo de agua flotando libremente en estos espacios, toda el agua que se queda se adhiere firmemente al suelo. Cuando el agua se adhiere al suelo de esta forma, crea una presión negativa que disminuye la presión potencial del agua del suelo. Cuando el potencial hídrico del suelo es bajo, el agua tiene menos probabilidades de pasar del suelo a las plantas. El **Cuadro 37.2** analiza cómo algunas especies de plantas pueden seguir capturando el agua de los suelos secos reduciendo el potencial de sus tejidos.

De cualquier forma, volvamos a las condiciones típicas. ¿Qué ocurre cuando se produce un gradiente de potencial hídrico entre el suelo, una planta y la atmósfera seca? Cuando las células de un tallo o de una hoja pierden agua hacia la atmósfera más rápido de lo que puede sustituirse, sus membranas plasmáticas se contraen y las células se secan. Si las células no recuperan la turgencia pronto, correrán riesgo de deshidratarse e incluso de morir. Cuando todo un tejido pierde turgencia, se dice que se ha **marchitado** (**Figura 37.5**). La presión de turgencia es necesaria para que se produzca el crecimiento; sin ella, las células no podrían expandirse. Además, proporciona apoyo estructural, que es la razón de que las plantas marchitas no se sostengan. A menos que se corrija, el marchitamiento conduce a la muerte de los tejidos y, finalmente, de la planta entera.

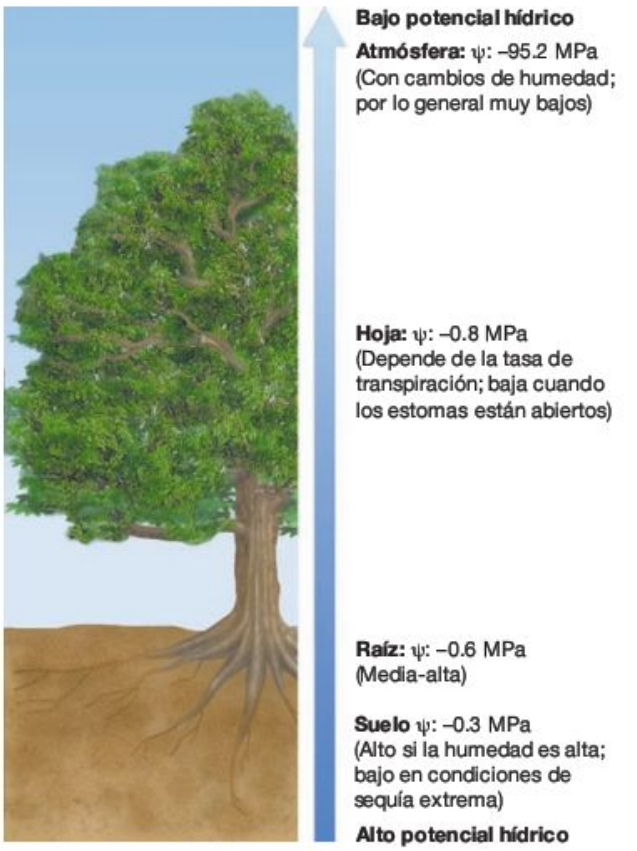


FIGURA 37.4 Se establece un gradiente de potencial hídrico entre la tierra, las plantas y la atmósfera. El agua pasa de las zonas con mayor potencial hídrico a las zonas con menor potencial.

Pérdida de presión de turgencia en las células... la planta comienza a marchitarse.

FIGURA 37.5 El marchitamiento sucede cuando la pérdida de agua en la planta da lugar a la pérdida de presión de turgencia. Las plantas se marchitan cuando la presión de turgencia disminuye y las células se vuelven fláccidas. El marchitamiento es una condición de riesgo para la vida de las plantas, de análoga gravedad sería la deshidratación en los seres humanos.

CUADRO 37.2 ¿Cómo se adaptan las plantas a los suelos secos?

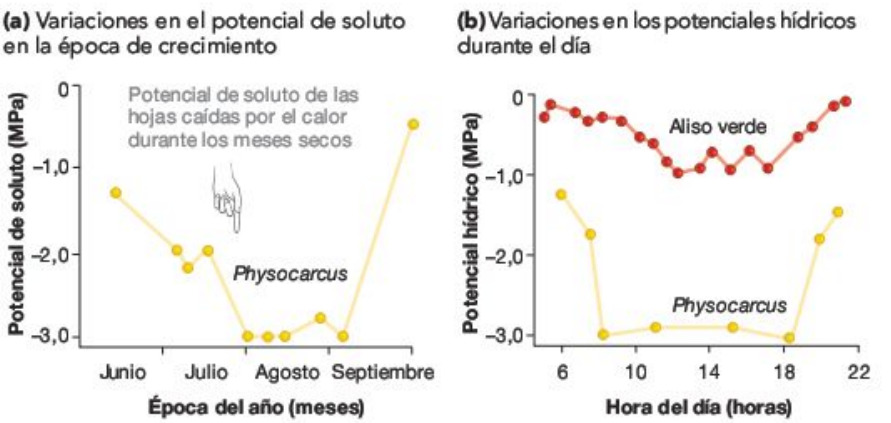
Algunas plantas prosperan en hábitats tan secos que matan a otras especies. Para esto, hay que tener en cuenta las investigaciones sobre la posibilidad de crecimiento de algunos de los árboles y arbustos que habitan en las Montañas Rocosas del oeste de Norteamérica, donde el agua disponible varía mucho. Las laderas de solana de las montañas son más secas que las orientadas hacia el norte y las laderas con pendientes pronunciadas son también más secas que las que tienen pendientes suaves. Para estudiar cómo adquieren el agua las especies situadas en lugares secos, los biólogos midieron el potencial hídrico y el potencial de soluto de las hojas de varias especies durante su temporada de crecimiento.

En la **Figura 37.6a,** el gráfico documenta cómo el potencial de soluto del tejido foliar de *Physocarpus opulifolious* varía en su temporada de crecimiento. Esta especie se halla principalmente en los sitios secos. El potencial de soluto del tejido foliar es alto en junio, al comienzo de la temporada de crecimiento. En las Rocosas, junio suele ser lluvioso y fresco. Sin embargo, julio y agosto son más cálidos y secos. Según avanzaba el verano, la variedad de rosa de la que hablamos es capaz de seguir creciendo, debido a que esta disminuye drásticamente su potencial de soluto.

La **Figura 37.6b** muestra las variaciones entre potenciales hídricos de *Physocarpus opulifoliou* y aliso verde ubicadas en distintas parcelas, que crecen en las laderas húmedas orientadas hacia el norte, en el transcurso de un solo día durante el mes de agosto. Ambas plantas tienen grandes potenciales hídricos de noche, cuando los estomas están cerrados, y son más bajos durante el día. Hacia el mediodía, sin embargo, el potencial hídrico del *Physocarcus* es casi 1,5 MPa más bajo que el del aliso verde.

Para entender la importancia de esta diferencia, estudiemos la **Figura 37.6c:** ¿en qué sentido tendería a moverse el agua del suelo en caso de que el aliso verde y el *Physocarcus* crecieran juntos? El agua siempre se mueve hacia las regiones de menor potencial hídrico, por lo que el *Physocarcus* sería capaz de competir por el agua del suelo mucho más eficientemente que el aliso verde. Las plantas de *Physocarcus* están adaptadas a crecer en suelos secos, ya que pueden soportar potenciales hídricos bajos y sus células son capaces de tolerar potenciales de soluto muy bajos sin marchitarse.

¿Cómo consiguen las enzimas, las proteínas de membrana, y los fosfolípidos de las plantas adaptadas a condiciones secas tolerar potenciales de soluto tan bajos? ¿Hay un gasto para el *Physocarcus* y otras especies similares en cuanto a la rapidez de crecimiento cuando hay agua disponible? No hay respuesta. Como en la mayoría de las investigaciones, los datos de la Figura 37.6 generan tantas preguntas como respuestas.



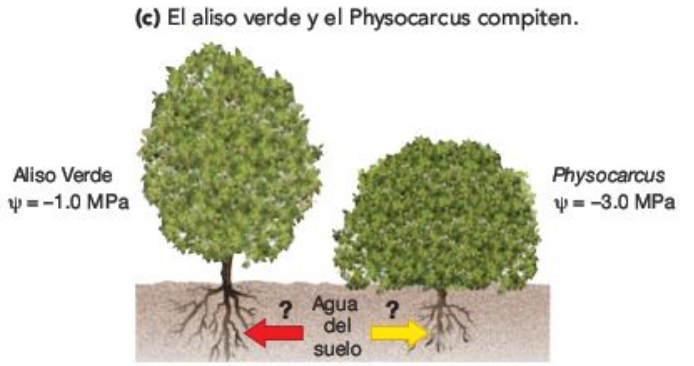


FIGURA 37.6 Las plantas con bajo potencial soluto pueden crecer en suelos secos.
PREGUNTA Si el aliso verde y el *Physocarcus* estuvieran compitiendo por el agua, ¿qué planta obtendría el agua de manera más eficaz?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El agua se mueve desde zonas donde la energía potencial es mayor hacia zonas donde la energía potencial es menor.
- En zonas separadas por una membrana de permeabilidad diferencial, parte de la energía potencial del agua se debe al potencial osmótico o potencial de soluto. La tendencia de movimiento del agua es vía ósmosis.
- El agua también tiene un potencial de presión. Por ejemplo, en células vegetales la pared celular ejerce presión sobre el agua y modifica su presión potencial.

Deberías ser capaz de...

Describir el potencial de soluto, el potencial de presión y en general, el potencial hídrico de cada uno de los siguientes casos:

1) Suelos húmedos y suelos secos.
2) Raíces, tallos y hojas de la planta.
3) La atmósfera.

37.2 ¿Cómo se mueve el agua desde la raíz hasta los brotes?

Supongamos que tenemos que cuidar la planta marchita que se muestra a la derecha en la Figura 37.5. Si añadimos agua al suelo, el potencial hídrico del suelo aumenta y la planta comenzará a absorber agua debido al gradiente de potencial hídrico entre el suelo y las raíces. Los biólogos han comprobado las tres hipótesis principales sobre cómo podría transportarse el agua: (1) presión radicular, una presión potencial que se desarrolla en las raíces, podría conducir el agua arriba en contra de la fuerza de la gravedad; (2) la capilaridad podría hacer que el agua se detuviese en las células del xilema; (3) tensión-cohesión, una fuerza que se genera en las hojas, podría subir el agua desde las raíces. Vayamos una por una.

Presión radicular y transporte a corta distancia

Para entender cómo entra el agua en las raíces, consideremos una sección transversal de la radícula mostrada en la **Figura 37.7.** Empezando desde el exterior de la raíz hasta la parte central, podemos distinguir distintos tejidos:

- La **epidermis** (piel superficial) es una sola capa de células. Además de proteger la raíz, algunas células epiteliales producen pelos radicales (tricoblastos), que aumentan considerablemente la superficie de la raíz (véase Capítulo 36).
- El **córtex** consiste en tejidos fundamentales, normalmente células parenquémicas cuya función principal es el almacenaje de hidratos de carbono.
- La **endodermis** (piel interna) es una capa cilíndrica de células que separa el córtex del tejido vascular. La función de la endodermis es controlar la absorción de iones.
- El **periciclo** (círculo perimetral) es una capa de células que pueden transformarse en meristemáticas y desarrollar raíces laterales.
- Los **tejidos vasculares** tienen como función el transporte de la savia. Está situado en la parte central de las raíces de las ranunculáceas y otras eudicotiledóneas. En estas especies, el floema está situado entre cada una de las cuatro ramificaciones formadas por el xilema, que tienen forma de cruz.

Cuando el agua entra en la raíz favorecida por el gradiente de potencial del agua, lo hace a través de los pelos radicales. El agua absorbida, se desplaza por el córtex hasta alcanzar el tejido vascular, donde puede impulsarse hasta los brotes superiores por dos caminos diferentes (**Figura 37.8a**). La primera vía se llama **apoplasto** (sistema discontinuo). La vía apoplástica consiste en las paredes celulares, que son porosas, y los espacios intercelulares. La segunda vía se llama **simplasto** (sistema continuo) y consiste en la conexión continua de las células a través de los plasmodesmos (véase Capítulo 8). En

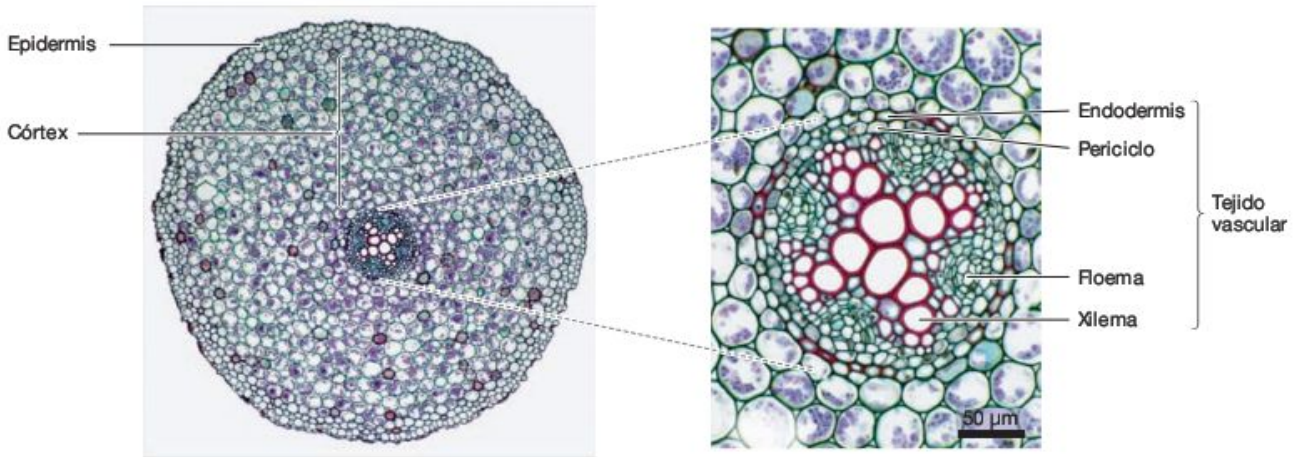


FIGURA 37.7 En las raíces, el agua tiene que atravesar distintas capas y tejidos para poder llegar al tejido vascular. El corte transversal de una radícula muestra la estructura interna de una raíz de eudicota (angiosperma). Los puntos morados que se encuentran dentro de las células son gránulos de almidón.

PREGUNTA ¿Que tipo de células forman el córtex de la raíz?

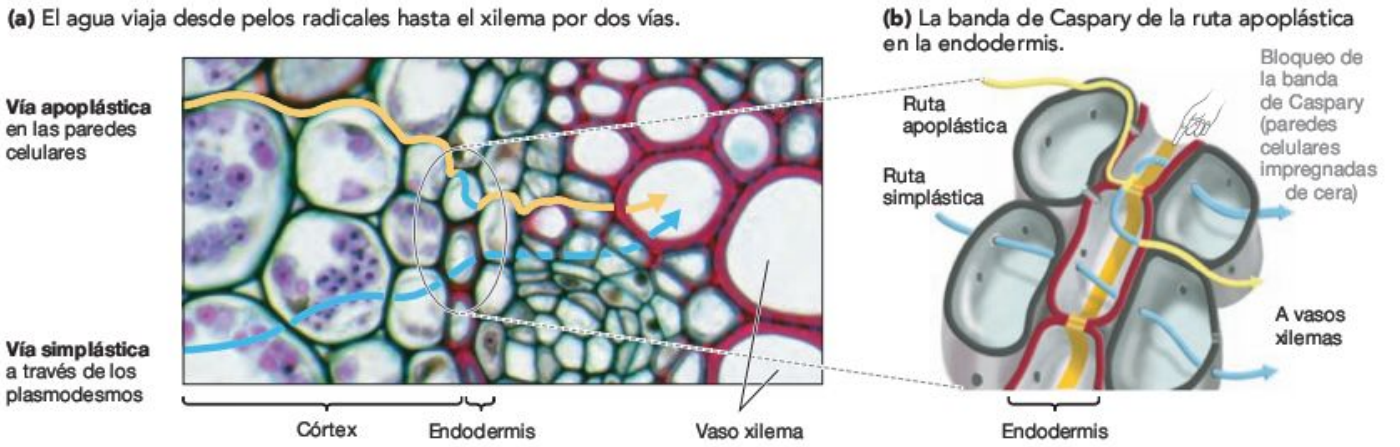


FIGURA 37.8 En las raíces, el agua se mueve por el xilema, atravesando las paredes celulares del citoplasma. **(a)** La ruta vía apoplasto conduce el agua a través de las paredes celulares. La ruta vía simplasto conduce el agua, célula a célula del citoplasma a través de los plasmodesmos. **(b)** En la endodermis, la ruta apoplástica está impedida por las bandas de Caspary, anillo muy suberificado que produce engrosamientos tangenciales en las paredes de las células endodérmicas. El agua que se desplaza en el apoplasto, debe atravesar la membrana plasmática de las células endodérmicas antes de alcanzar el xilema.

EJERCICIO Señala los plasmodesmos en el apartado (b). Añade también otra flecha mostrando el movimiento del agua vía apoplasto y otro señalando el movimiento del agua vía simplasto.

esencia el agua puede fluir a través de las células por la vía apoplástica, vía simplástica o ambas.

Sin embargo, la situación cambia cuando el agua alcanza la endodermis. Las células endodérmicas, fuertemente unidas, ocultan una estrecha franja de cera llamada **banda de Caspary.** Esta capa está compuesta mayoritariamente por una sustancia llamada **suberina,** la cual forma un cilindro impermeable en la endodermis de la planta. De esta forma, las bandas de Caspary bloquean temporalmente la vía apoplástica. En concreto, estas bandas previenen los lentos escapes de agua a través de las paredes de las células endodérmicas procedentes del tejido vascular (**Figura 37.8b**). El agua que se ha desplazado por el simplasto no se ve afectada por la banda suberosa de las paredes celulares endodérmicas.

La banda de Caspary es importante porque implica que para que el agua y los solutos alcancen el tejido vascular tienen que atravesar la membrana de las células endodérmicas. Estas células endodérmicas hacen las veces de filtros. Permiten el paso de iones, como el potasio (K^+) necesario para la planta, al tejido vascular pero a su vez evitan el paso de otros iones, como el sodio (Na^+), que son innecesarios, e incluso perjudiciales, para la planta. Además, en condiciones de sequía, cuando el potencial hídrico del córtex disminuye, las bandas de Caspary evitan que el agua fluya fuera del tejido vascular y dentro del córtex. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de predecir qué pasaría si una mutación de una planta inhibiese la síntesis de suberina y la formación de las bandas de Caspary. Deberías ser capaz de esquematizar qué sucedería con el movimiento del agua en una planta que segregara suberina en todas las paredes celulares endodérmicas, en lugar de en solo una banda.

El movimiento de los iones y del agua también es responsable del fenómeno conocido como **presión radicular.** Los estomas se cierran durante la noche, lo que minimiza la pérdida de agua y ralentiza el movimiento del agua en las raíces. Pero normalmente las raíces continúan acumulando iones que sus células epidérmicas adquieren del suelo como nutrientes. Estos nutrientes se desplazan hacia el xilema. El influjo de estos iones sitúa el potencial hídrico del xilema por debajo del potencial hídrico de las células de alrededor. A medida que el agua fluye al xilema desde otras células radiales como respuesta, se genera una presión positiva que fuerza al fluido a subir al xilema. Cuando esto ocurre, se desplaza más cantidad de agua hacia arriba, al xilema y las hojas, de la que transpiran. En plantas de crecimiento lento, se puede mover tal cantidad de agua, que a veces el agua se ve forzada a caer desde las hojas, este fenómeno se conoce como **gutación.** Si alguna vez has estado despierto a primera hora de la mañana, habrás podido observar gotitas de agua acumuladas en las hojas por la gutación (**Figura 37.9**).

Hubo un tiempo en el que la hipótesis de la presión positiva de las raíces fue una de las más destacadas para explicar el movimiento del agua desde las raíces a las hojas de los árboles. Sin embargo, la investigación mostró que la presión ra-

FIGURA 37.9 La presión radicular produce la gutación. Cuando los iones captados por las raíces se acumulan por la noche en el xilema, puede entrar suficiente agua en el xilema vía ósmosis como para impulsar el agua fuera de las hojas mas jóvenes.

dicular no puede impulsar el agua hacia arriba hasta la copa de un árbol alto. Para largas distancias, la fuerza de la presión radicular no es suficiente como para superar la fuerza de la gravedad del agua de dentro de xilema. Además, los investigadores fueron capaces de demostrar que los tallos cortados, que no están conectados con el sistema radical, son todavía capaces de transportar agua hacia las hojas. Los biólogos concluyeron que debía existir algún otro mecanismo responsable del transporte de agua a largas distancias. ¿Pero cuál?

Movimiento de agua a través de la acción capilar

La hipótesis de la presión radicular no era la única propuesta para explicar el transporte de agua a largas distancias en las plantas. También se evaluaó la hipótesis basada en el fenómeno de la **capilaridad,** o movimiento de agua por un tubo estrecho. Cuando se coloca un tubo de vidrio fino en posición vertical en una cacerola de agua, el agua sube despacio por el tubo (**Figura 37.10a**). El movimiento se produce en respuesta a las tres fuerzas: (1) la tensión superficial, (2) la adhesión, y (3) la cohesión. Consideremos las tres fueras por separado.

La **tensión superficial** se produce por la baja atracción que existe entre las moléculas de agua en una interfaz aire-agua. Como muestra la **Figura 37.10b,** se forma una capa límite cóncava llamada **menisco** en la mayoría de interfaces de aire-agua. Los meniscos se forman a causa de una propiedad del agua que ya se explicó en el Capítulo 2: los enlaces de hidrógeno. En el cuerpo de una solución, todas las moléculas de agua presentes están rodeadas por otras moléculas de agua y establecen enlaces con el hidrógeno en todas las direcciones. Las moléculas de agua que se encuentran en la superficie, sin embargo, pueden formar enlaces con el hidrógeno en una sola dirección, con las moléculas de agua que están bajo ellas. Como resultado, la capa superior de las moléculas de agua es empujada hacia abajo por los enlaces de hidrógeno que se han establecido con las moléculas de abajo, formando así en la superficie un menisco. Ya que las fuerzas de empuje crean una tensión, las fuerza de empuje ejercida sobre las moléculas de agua en la interfaz aire-agua se llama tensión superficial.

La **cohesión** es una atracción mutua entre las moléculas, como las que se producen por los enlaces de hidrógeno establecidos en las moléculas en el agua. Ya que las moléculas de agua se unen, la tensión en la superficie de un tubo delgado se transmite hacia abajo a través de la columna de agua. Las moléculas de agua son impulsadas hacia arriba porque la tensión superficial es mucho más fuerte que la fuerza ejercida por los enlaces de hidrógeno que atraen las moléculas hacia las paredes o hacia abajo. La **adhesión,** en cambio, se diferencia de la atracción de las moléculas. En este caso, el agua interacciona con un sustrato sólido, como las paredes vítreas de un tubo capilar o las paredes celulares de las traqueidas o los elementos vasculares, por medio de enlaces con hidrógeno. A medida que las moléculas de agua se adhieren entre sí y a los laterales del tubo, se impulsan hacia arriba. El resultado es la capilaridad.

Sin embargo, al igual que la presión radicular, la cantidad de agua que puede transportarse por capilaridad es limitada. La acción capilar es la responsable del movimiento del agua a lo largo de la superficie de musgos y otras especies de crecimiento bajo, o plantas no vasculares, pero la capilaridad solo es capaz de elevar el agua en el xilema de un tallo vertical de aproximadamente 1 m de altura. Por tanto, la presión radicular y la capilaridad no pueden explicar el movimiento del agua desde el suelo hasta la parte superior de una secuoya, un organismo que puede superar en 5 o 6 pisos la altura de la Estatua de la Libertad. ¿Cómo sucede esto?

La teoría de la tensión-cohesión

La hipótesis principal para explicar el movimiento del agua en plantas vasculares es la **teoría de tensión-cohesión.** Esta teoría

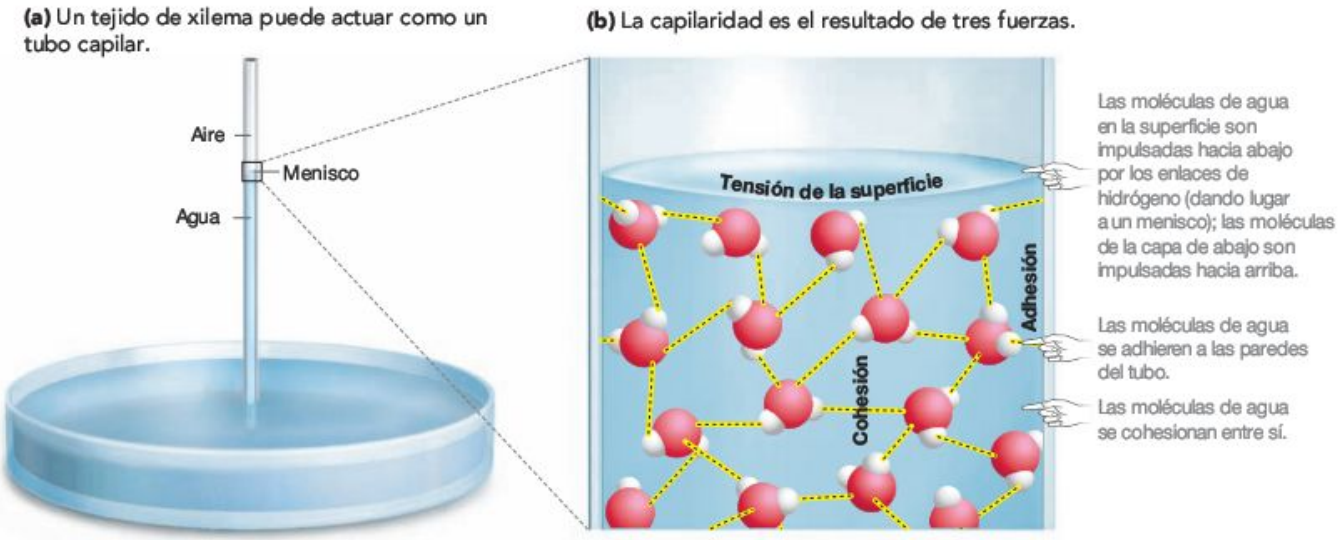


FIGURA 37.10 El agua puede subir por el xilema mediante la capilaridad. (a) La capilaridad produce el desplazamiento de agua hacia arriba en situaciones de tubos delgados como los existentes en el xilema. **(b)** La capilaridad se produce a través de la combinación de tres fuerzas, las cuales son generadas por los enlaces de hidrógeno: la tensión superficial generada en el menisco, la adhesión de moléculas de agua a los lados del tubo, y la cohesión de las moléculas de agua (que transmite la fuerza de empuje de la tensión superficial).

afirma que el agua es impulsada hasta la copa de los árboles a lo largo de un gradiente de potencial hídrico, a través de fuerzas generadas por la transpiración en la superficie de las hojas.

Para entender cómo trabaja la tensión-cohesión, vamos a seguir la secuencia de eventos mostrados en la **Figura 37.11.** Comenzaremos con el paso 1, en la esquina superior derecha, y observaremos que los espacios en el centro de la hoja se llenan de aire húmedo, como resultado de la evaporación de agua de las superficies de las células adyacentes. Cuando se abre un estoma, este aire húmedo está expuesto a la atmósfera. En la mayoría de los casos, la atmósfera es mucho más seca que el espacio en el interior de la hoja, lo que crea un fuerte gradiente de concentración entre el interior de la hoja y sus alrededores. En consecuencia, el vapor de agua se difunde a través de los estomas.

El paso 2 muestra que según se pierde agua de la hoja y pasa a la atmósfera, cae la humedad del espacio lleno de gas dentro de la hoja. En respuesta, se empieza a evaporar más agua de las paredes de las células parenquémicas, donde están los meniscos en la interfaz de agua-aire. Si las moléculas de agua dejan estos meniscos rápidamente debido a un fuerte gradiente de potencial hídrico con la atmósfera, entonces un menor número de moléculas de agua está disponible en la superficie de la hoja. La atracción hacia adentro en el resto de las moléculas de agua de la superficie se vuelve más fuerte, lo que aumenta la curva de cada menisco. Cuando la curva del menisco se hace más pronunciada, la superficie de tensión se incrementa drásticamente, es decir, que el impulso de las moléculas de agua bajo la superficie aumenta. En 1894 Henry

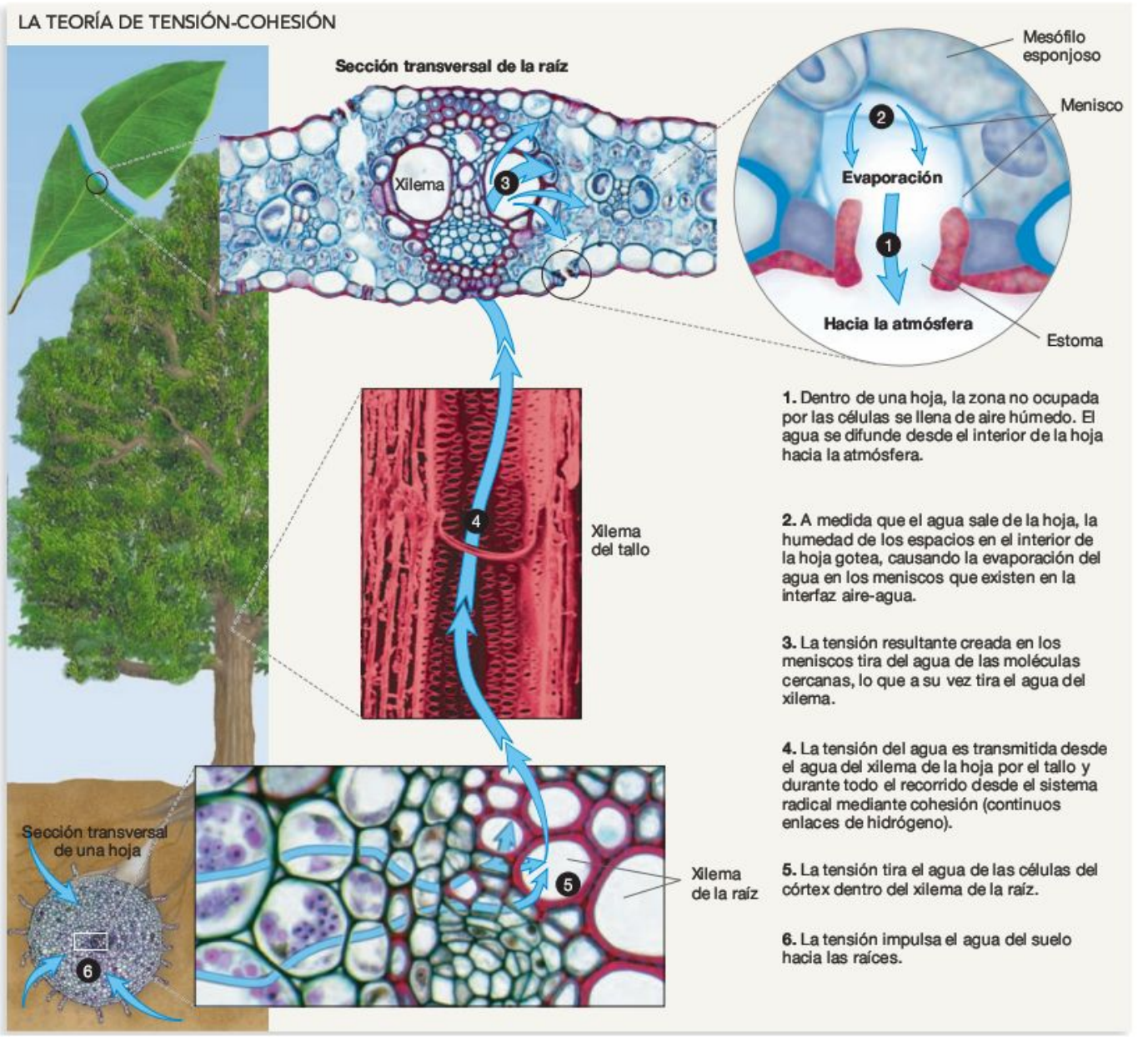


FIGURA 37.11 La Transpiración crea tensiones que se transmiten desde las hojas hasta las raíces.

EJERCICIO Haciendo uso de los datos de la Figura 37.4, añade los valores típicos del potencial hídrico presente en el suelo, en las raíces, en las hojas y en la atmósfera.

Dixon y John Joly formularon la hipótesis de que la formación de estos meniscos abruptos producen una fuerza capaz de impulsar el agua desde las raíces a docenas de metros por encima de la superficie terrestre. A primera vista, la idea de Dixon y Joly parece fantástica. ¿Es realmente posible?

La función de la tensión superficial en el transporte del agua El concepto clave de la teoría de la tensión-cohesión es que la fuerza o impulso (tensión) negativo generado en la interfaz agua-aire se transmite a través del agua presente en las células de las hojas (paso 3 de la Figura 37.11), al agua presente en el xilema (paso 4), al agua del tejido vascular de las raíces (paso 5), y por último al agua del suelo (paso 6). Esta transmisión continua de fuerza de impulso es posible gracias a que el agua está presente por toda la planta, ya que todas las moléculas de agua presentan enlaces de hidrógeno entre ellas de una forma continua (cohesión). Cabe destacar que las plantas no gastan energía para crear la fuerza de empuje, la fuerza que se genera por la energía del sol que desencadena la evaporación de la superficie de hoja.

En efecto, la teoría de la tensión-cohesión del movimiento del agua declara que, debido a los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua, el agua es impulsada hacia el xilema en columnas continuas. También se puede pensar en la teoría de la tensión-cohesión en términos de potenciales hídricos. El impulso de la fuerza generada en los meniscos disminuye el potencial de presión hídrico en las hojas lo bastante como para crear un fuerte gradiente de potencial hídrico, lo suficientemente fuerte como para superar la fuerza de la gravedad e impulsar el agua a largas distancias. Incluso aunque la tensión creada en cada menisco sea relativamente pequeña, hay millones o millones de millones de meniscos en las hojas de toda la planta. La tensión creada por la suma de muchas fuerzas de empuje pequeñas es notoria.

Para apreciar la magnificencia de las fuerzas implicadas, pensemos en los elementos vasculares o traqueidas del xilema como grupos de pajitas. Cuando usamos una pajita, la presión o tensión negativa que ejercemos con la boca hace que el líquido suba. Sorber por una pajita puede crear una diferencia de presión de aproximadamente –0,1 MPa, que puede drenar el agua hacia una altura máxima de 10 m. Por el contrario, la presión negativa ejercida por los meniscos de las hojas puede alcanzar unos -0,2 MPa, lo suficiente como para alzar el agua a unos 100 m.

¿Cómo puede soportar el tejido vascular tal presión negativa? Si sorbemos muy fuerte por una pajita, la presión atmosférica hace que la pajita se colapse. El mismo inconveniente sucedería en las traqueideas y elementos vasculares si no existiese una adaptación clave: la característica clave secundaria de las paredes celulares de las traqueideas y elementos vasculares (véase Capítulo 36), reforzada por moléculas duras de lignina, evitan que el xilema se colapse.

A diferencia de las fuerzas implicadas en la presión radical y la capilaridad, parece que las fuerzas generadas por el mecanismo de la tensión-cohesión son lo bastante grandes como para transportar el agua a largas distancias. Los cálculos basados en las presiones negativas medidas en los meniscos de las hojas hacen que la teoría parezca plausible, pero es importante corroborarla de forma rigurosa. Para comprobar una hipótesis, los investigadores diseñan experimentos que ponen a prueba las predicciones de la hipótesis y de una o más hipótesis alternativas.

¿Qué prueba tienen los biólogos para la teoría de la tensión-cohesión? Si la teoría de la tensión-cohesión es correcta, el agua presente en el xilema debería experimentar una fuerza de empuje fuerte. Esta podría ser la predicción más esencial de esta teoría. Consideremos algunas de las formas en que los biólogos la han comprobado.

Un experimento sencillo corrobora la idea de que el fluido del xilema está bajo tensión, como predecía la teoría de la tensión-cohesión. Si descubrimos que una hoja está transpirando de forma activa y cortas su peciolo, el fluido acuoso del xilema, o **savia del xilema,** se retrae del límite hacia el interior de la hoja (**Figura 37.12**). Según las teoría de la tensión-cohesión, esta observación se debe al impulso de la transpiración en la interfaz agua-aire de las células esponjosas del mesofilo de la hoja.

El equipo de la **Figura 37.13** se utilizó en una de las pruebas más inusuales de la teoría de la tensión-cohesión. Cabe destacar que el instrumento utilizado, llamado dendrógrafo, se monta en un árbol. Tiene una punta que se mueve libremente y que está en contacto con el exterior del árbol. Esta punta se adjunta a un dispositivo de grabación. Las puntas largas andan el instrumento al corazón de la madera, que no transporta agua. Como resultado, la punta en el exterior del tronco del árbol puede moverse en respuesta a los cambios en la densidad de la savia de la madera. Si la teoría de la tensión-cohesión es correcta, los vasos del xilema de la savia deberían estar bajo una gran tensión en los días cálidos, cuando la tasa transpiración es especialmente alta, y realmente se contraen. El apartado de «Resultados» de la Figura 37.13. muestra los datos de un árbol recopilados en el transcurso de una semana. Como predice la teoría de la tensión-cohesión, el árbol expande su

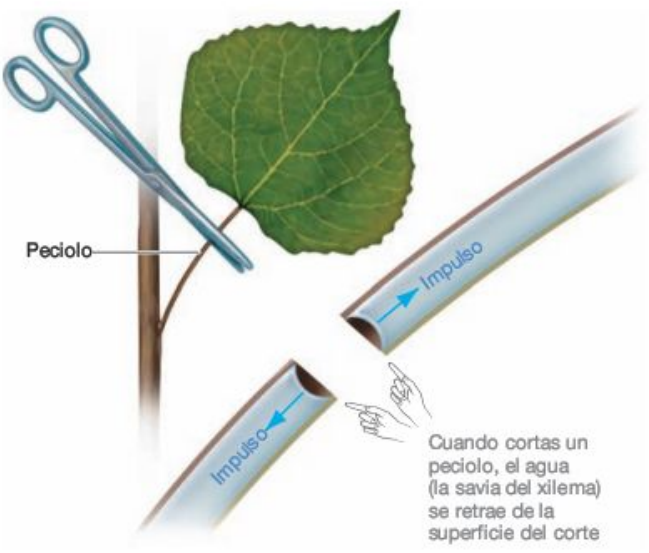


FIGURA 37.12 La savia del xilema de los cortes del tallo se retrae.

PREGUNTA ¿Por qué ocurre esto? ¿En qué grado ocurrirá esta «retracción» en hojas idénticas durante un día de niebla en contraposición a un día soleado y seco? Explica tu respuesta.

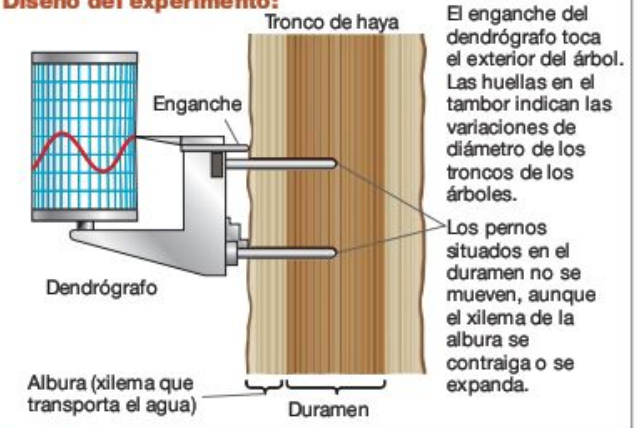
Experimento

Pregunta: ¿Los cambios diarios del diámetro de los troncos de los árboles apoyan la teoría de tensión-cohesión?

Hipótesis: Cuando se produce la transpiración, el xilema se encuentra bajo una tensión suficiente para que los troncos de los árboles se encojan ligeramente.

Hipótesis nula: Cuando se produce la transpiración, el xilema no está bajo tensión suficiente para que los troncos de los árboles se encojan ligeramente.

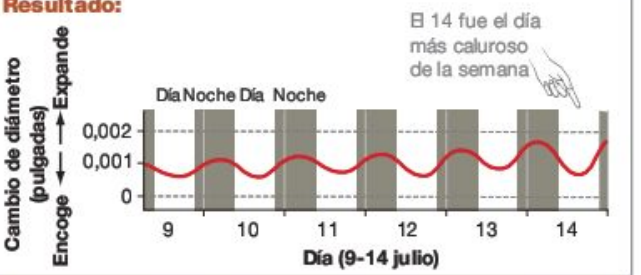
Diseño del experimento:



Predicción: Los troncos de los árboles deben encogerse durante el día, cuando se produce la transpiración, y deben ensancharse durante la noche, cuando la transpiración se detiene.

Predicción de la hipótesis nula: Los troncos de los árboles solo se ensanchan a medida que crecen, no se debe a cambios en la transpiración.

Resultado:



Conclusión: En los días cálidos del verano, el xilema se encuentra bajo una presión suficiente para reducir ligeramente el diámetro de los troncos de los árboles. Esto apoya la teoría de tensión-cohesión.

FIGURA 37.13 Los árboles se contraen cuando transpiran. Un dendrógrafo registra las variaciones del diámetro de los árboles. Los datos representan una traza en el dendrógrafo que analiza el diámetro del tronco de un árbol de haya en pleno verano.

EJERCICIO El enganche del dendrógrafo toca el exterior del árbol, mientras que los pernos que sujetan el instrumento se sitúan en el interior del tronco. ¿Por qué el exterior y el interior del tronco del árbol no se mueven juntos?

PREGUNTA ¿Cuáles serían los datos registrados por el dendrógrafo si la savia bruta fuera empujada hacia abajo en lugar de impulsada hacia arriba?

diámetro por la noche y lo reduce durante el día. En el día más cálido de esa semana, el 14 de julio, las tasas de transpiración fueron especialmente elevadas y el cambio total en el diámetro del tronco fue mayor a una milésima de pulgada. La correlación entre los cambios en el diámetro del tronco y los cambios en la transpiración sugieren que la tensión creada en el xilema es suficiente para hacer disminuir el diámetro de los troncos de los árboles. Si entiendes cómo prueba este experimento la teoría de tensión-cohesión, deberías ser capaz de hacer un gráfico que muestre los resultados esperados si la hipótesis nula de la ausencia de tensión en el xilema es correcta.

Otras pruebas que apoyan la teoría de tensión-cohesión se han ayudado de un instrumento llamado *bomba de presión*, que mide el potencial hídrico de los tejidos de la planta. Los investigadores recolectaron una hoja o rama recién cortada de una planta con transpiración y la situaron en un recipiente hermético con el tallo cortado por fuera del recipiente. Dependiendo de la tensión en el pedúnculo en el momento que se corte, la savia bruta se retraerá del tallo en pequeña o gran medida. Después, los investigadores aplican una presión externa cada vez mayor y registran la presión positiva necesaria para empujar la savia bruta a la superficie de corte. Esta presión es igual a la presión negativa (tensión) ejercida sobre la savia del xilema. Para entender el porqué, es preciso darse cuenta de que el potencial de solutos de los tejidos involucrados no cambia durante el experimento, solo varía su presión potencial. Si y_S es constante, entonces el y_P positivo registrado en el experimento es igual a y en la hoja o en la rama.

En efecto, la presión que los investigadores aplican a una bomba de presión actúa como el émbolo de la Figura 37.3b.

Para ver cómo se utilizan las bombas de presión para estudiar el transporte de agua, ten en cuenta los datos que los investigadores recogieron sobre el potencial hídrico de las hojas de *Picea sitchensis*. Recogieron ramas de la parte superior de las píceas de más de 10 m de altura varias veces al día, durante varios días. Las condiciones ambientales variaron a lo largo de este intervalo, por lo que se esperaba que la tensión en la savia bruta también variase. Cuando el grupo utilizó una bomba de presión para medir el potencial hídrico de los tejidos, se obtuvieron los datos mostrados en la sección «Resultados» de la **Figura 37.14.** La observación fundamental es que el potencial hídrico de estos tejidos cayó durante el día y aumentó durante la noche. Este resultado es lógico, dado que los estomas están abiertos durante el día, cuando hay luz disponible y se lleva a cabo la fotosíntesis. Por la noche, los estomas se cierran y la transpiración es prácticamente nula.

Aunque la observación de que la savia bruta se encuentra bajo una tensión importante, la teoría de tensión-cohesión sigue siendo controvertida. Por ejemplo, varios estudios fallaron al documentar rápidos cambios en la presión del xilema cuando la temperatura y la humedad se cambiaron en condiciones experimentales. Los cambios en la disponibilidad de luz, temperatura y humedad deberían cambiar, ya sea el grado en que los estomas se encuentran abiertos o la tasa de transpiración, o ambos, y por tanto, deberían desencadenar rápidos cambios en la presión del xilema. El incumplimiento de estos cambios observados por los biólogos socavaron la confianza en la teoría de tensión-cohesión, ya que predice que la tensión de la savia debe cambiar casi de inmediato cuando la transpiración se ralentice o acelere. Sin

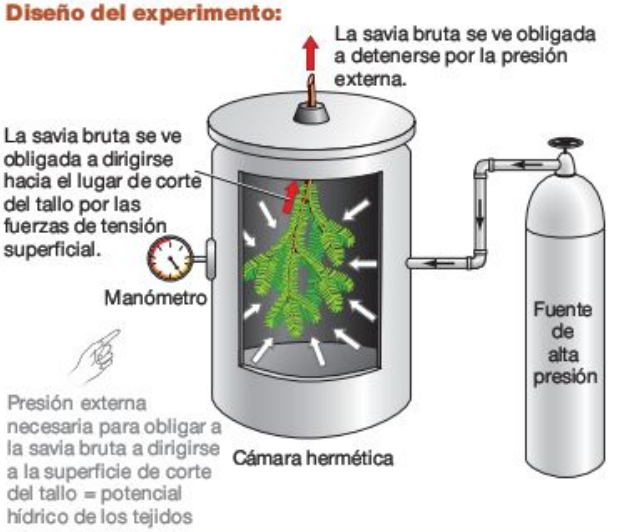
Experimento

Pregunta: ¿Los cambios diarios del potencial hídrico de la hoja apoyan la teoría de tensión-cohesión?

Hipótesis: El aumento de la transpiración durante el día disminuye el potencial hídrico de tejidos del tallo.

Hipótesis nula: La tasa de transpiración no afecta al potencial hídrico de los tejidos del tallo.

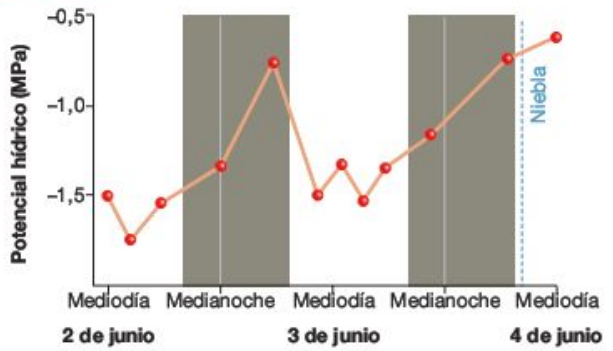
Diseño del experimento:



Predicción: El potencial hídrico de los tallos disminuye durante el día según la transpiración aumenta.

Predicción de la hipótesis nula: El potencial hídrico no se verá afectado por la tasa de transpiración.

Resultado:



Conclusión: El aumento de las tasas de transpiración durante el día dan lugar a un menor potencial hídrico en los tejidos del tallo. Esta observación apoya la teoría de tensión-cohesión.

FIGURA 37.14 El potencial hídrico de las hojas de abeto varía durante el día. La figura aporta datos de las ramas de la copa de abetos durante dos días a principios de verano.

PREGUNTA En el gráfico de «Resultados», «niebla» indica que una ligera lluvia cayó en la mañana del 4 de junio. ¿Por qué el potencial hídrico de las hojas de los árboles disminuyó esa mañana? ¿Cómo lo hizo los dos días anteriores, sin lluvia?

embargo, según los defensores de la teoría de tensión-cohesión, los resultados negativos tuvieron su origen en los instrumentos utilizados, ya que no pudieron documentar los pequeños cambios en la presión potencial. ¿Quién tenía razón? C.Wei, M. Tyree y E. Steudle respondieron a esta pregunta a finales de la década de 1990 con unos instrumentos llamados *bomba de presión de raíz* y *sonda de presión de xilema*. Su equipo se detalla en el «Diseño del experimento» de la **Figura 37.15.** La sonda de presión de xilema incluye un tubo de vidrio lleno de aceite que Wei y sus compañeros insertaron en el xilema de una hoja de maíz. El aceite transmitió cambios en una medida de presión de la sonda, lo que les permitió registrar todos los cambios en la presión del xilema.

Para probar la teoría de tensión-cohesión, los investigadores alteraron la presión del xilema de diferentes formas. Primero, se utilizó la bomba de raíz para añadir presión a los sistemas radicales. Como predice la teoría, pulsos de presión realizados a través de la bomba de raíz produjeron bruscos aumentos en la presión xilema. Después se liberó presión dentro del sistema radical y se empezó a alterar los niveles de luz con el fin de modificar las tasas de transpiración de las hojas. Tras pesar la totalidad de la planta (incluyendo la tierra y la bomba) se documentó que se hizo más ligera, ya que la pérdida de agua, tras sufrir altas intensidades de luz, los investigadores afirmaron que la tasa de transpiración aumentó. ¿Qué registró la prueba de la presión del xilema según se incrementaba la intensidad de la luz? Los «Resultados» de la Figura 37.15 muestran esos datos. Recuerda que la tensión es una una presión negativa. Por tanto, la prueba de la presión del xilema demostró que la tensión que actúa en la savia bruta aumentó cada vez que se incrementaba la intensidad de la luz, como predice la teoría de la tensión-cohesión.

Estos resultados se consideraron convincentes de que el aumento de la transpiración lleva a un aumento de la tensión en la savia bruta que, a su vez, reduce el potencial hídrico de las hojas como para impulsar el agua desde las raíces y el suelo, donde el potencial hídrico es elevado.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El agua puede moverse a corta distancia en el xilema por la presión radicular o por la capilaridad.
- El transporte a larga distancia depende de la circulación a lo largo de una escala de gradiente de potencial hídrico. Este gradiente se produce gracias a la presión negativa del potencial hídrico de las hojas, ya que la tensión superficial se desarrolla en respuesta a la transpiración.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un menisco como los que se producen en los espacios extracelulares cercanos a las células de la hoja. Usa este dibujo para explicar la asimetría de los enlaces de hidrógeno y la transpiración crea una fuerza de tiro en el agua de las hojas y el xilema.
2) Predecir lo que ocurre con el menisco en cada uno de los siguientes casos: un estoma cercano se cierra, se abre un estoma cercano, comienza a llover, se producen cambios meteorológicos y golpes de aire seco.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com
Solute Transport in Plants

Experimento

Pregunta: ¿Las mediciones directas de la presión de los tejidos del xilema apoyan la teoría de tensión-cohesión?

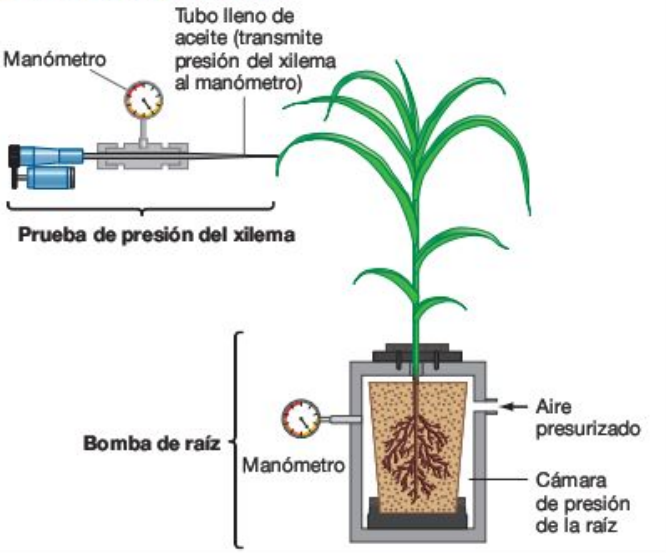
Hipótesis: La presión aplicada a las raíces de la planta será transmitida rápidamente a la savia bruta de la hoja.

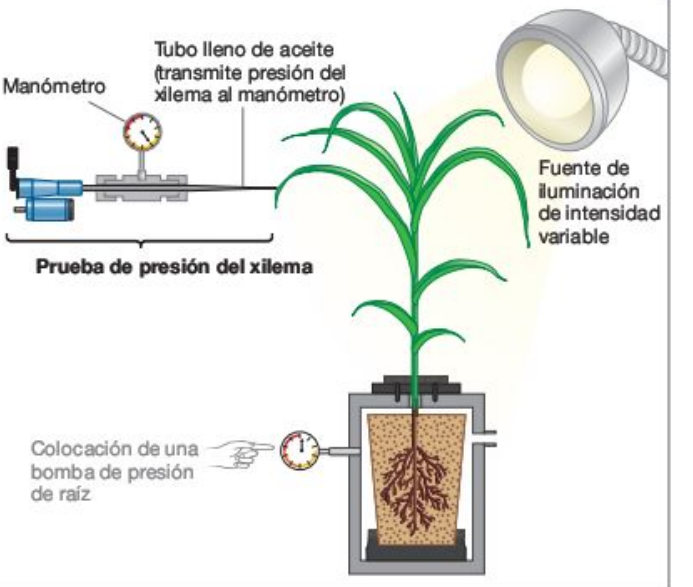
Hipótesis nula: La presión aplicada a las raíces de la planta no afecta a la savia bruta que hay en la hoja.

Hipótesis: El incremento de la transpiración mediante el aumento de la intensidad de la luz reducirá la presión en el xilema de las hojas.

Hipótesis nula: El aumento de la intensidad de la luz no afectará a la presión en el xilema de las hojas.

Diseño del experimento:





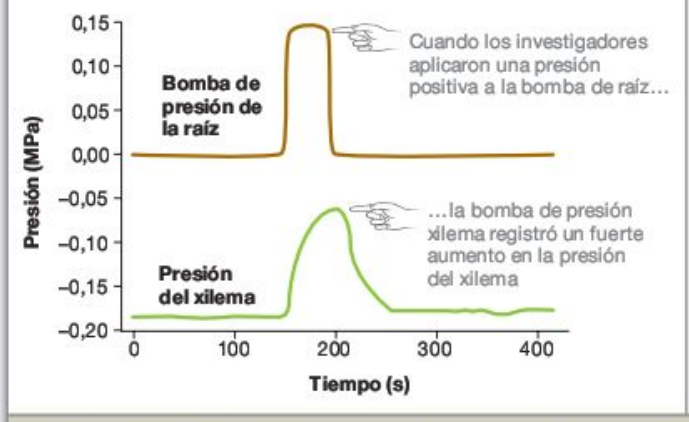
Predicción: Cuando la presión se aplica a las raíces, la presión en el xilema se incrementa.

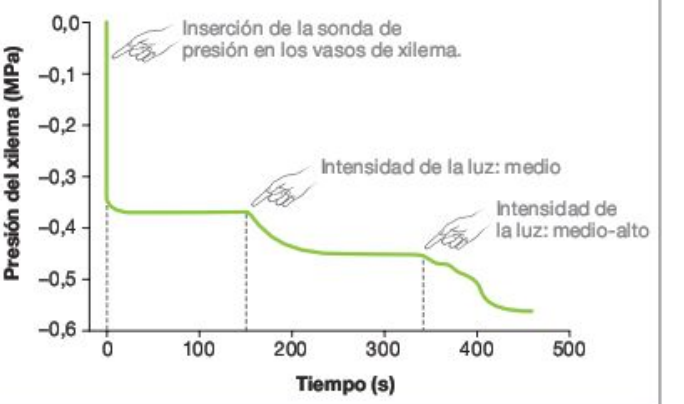
Predicción de la hipótesis nula: La presión aplicada a las raíces no afecta a la presión en el xilema.

Predicción: La presión del xilema disminuye a medida que aumenta la transpiración con mayores niveles de luz.

Predicción de la hipótesis nula: La presión del xilema no se ve afectada por la intensidad de la luz.

Resultados:





Conclusión: La presión del xilema aumenta en respuesta a la presión aplicada a las raíces. La presión del xilema disminuye cuando la intensidad de la luz aumenta. Estas dos observaciones confirman la teoría de tensión-cohesión.

FIGURA 37.15 Mediciones directas de presión del xilema en apoyo a la teoría de la tensión-cohesión.

37.3 Absorción y pérdida de agua

Una de las características más importantes de la tensión-cohesión es que no requiere un gasto energético por parte de las plantas. En su lugar, el sol proporciona la energía necesaria para impulsar el agua de las raíces a los tallos. La energía del sol calienta las moléculas de agua en la interfaz agua-aire interna de las hojas lo bastante como para romper los enlaces de hidrógeno existentes entre ellas y provocar la transpiración. Una transpiración rápida crea profundos meniscos en las paredes de las células de la hoja, provocando una tensión que disminuye el potencial hídrico de las hojas. Los enlaces de hi-

drógeno entre las moléculas de agua transmiten esta tensión a las moléculas de agua de la raíz y el suelo. El xilema es un conducto pasivo, un conjunto de tuberías que permiten que el agua se desplace desde una región de alto potencial hídrico (el suelo), a una región de bajo potencial hídrico (las hojas). El agua fluye desde las raíces hasta los tallos siempre y cuando el gradiente de potencial hídrico (de suelo a raíces, de raíces a hojas y de estas a la atmósfera) permanezca intacto.

Sin embargo, cuando comienzan a secarse los suelos la sustitución del agua perdida a través de la transpiración se dificulta. Si el agua no se repone con suficiente rapidez, el potencial de soluto de las hojas comienzan a disminuir y las hojas y las ramas pueden empezar a marchitarse. En respuesta, los estomas deben cerrarse parcial o totalmente para reducir las tasas de transpiración y conservar el agua. El cierre de los estomas también afecta a la capacidad de las plantas para realizar la fotosíntesis, ya que la adquisición de CO_2 se ralentiza o detiene. El equilibrio entre la conservación del agua y la maximización de la fotosíntesis se denomina compromiso entre transpiración y fotosíntesis. Este compromiso es especialmente delicado para las especies que crecen en lugares secos. ¿Cómo hacerle frente?

Limitación de la pérdida de agua

Las plantas que crecen en lugares secos poseen varias adaptaciones que les ayudan a frenar la transpiración y limitar la pérdida de agua. Como ejemplo, consideremos el caso de la planta de adelfa ilustrado en la **Figura 37.16a.** Este organismo es endémico de hábitats de pastizales secos arbustivos del sur de Eurasia. La micrografía de la **Figura 37.16b** muestra una sección transversal de una hoja de adelfa que tiene las siguientes características especiales:

- La superficie de las hojas de adelfa está cubierta por una cutícula gruesa. Esta capa de cera ayuda a minimizar la pérdida de agua de las células que están directamente expuestas a la luz del sol. En general, las especies que se adaptan a los suelos secos tienen unas cutículas mucho más gruesas que las especies adaptadas a suelos húmedos.
- La epidermis de la mayoría de las plantas es una sola capa gruesa de células, pero la epidermis de las adelfas consiste en varias capas de células muy anchas. El espesor de la epidermis en especies que se encuentran en ambientes secos está especializado en reducir la pérdida de agua de las células parenquémicas de la hoja, donde tiene lugar la mayor parte de la fotosíntesis.
- Los estomas de las adelfas se encuentran en el envés de sus hojas, en el interior de profundas oquedades de la epidermis. Estas oquedades están protegidas de la atmósfera por extensiones de células epidérmicas parecidas a pelos, llamados tricomas (véase Sección 36.2). La hipótesis principal para explicar estos rasgos son la pérdida lenta de vapor de agua de los estomas hacia el aire seco que rodea la hoja.

Otras especies poseen otras adaptaciones para limitar la pérdida de agua. Por ejemplo, recordemos del Capítulo 30 que muchas especies adaptadas a los hábitats con escasez de agua, ya sean entornos fríos, donde el agua está a menudo congelada, o desiertos, donde las precipitaciones son poco frecuentes, poseen hojas en forma de aguja. Las hojas alargadas y delgadas minimizan la superficie expuesta a la luz del sol y, por tanto, ayudan a reducir al mínimo la transpiración. Las plantas adaptadas a los hábitats más húmedos, en cambio, suelen tener hojas anchas y extensas en superficie.

FIGURA 37.16 Las especies adaptadas a hábitats secos han modificado las estructuras de sus hojas. La adelfa crece en condiciones similares a las del desierto, como las que hay en el centro-sur de Asia.

Obtención de dióxido de carbono bajo estrés hídrico

Muchas de las especies que prosperan en los desiertos y otros hábitats secos y cálidos, pueden continuar fotosintetizando incluso cuando el contenido de humedad del suelo es muy bajo. Recordemos del Capítulo 10 que en estas especies se hallan dos nuevas vías bioquímicas: el **metabolismo ácido de crasuláceas (CAM)** y la **fotosíntesis C_4.** Aunque algunas de las enzimas que intervienen son diferentes, tanto la CAM como la C_4 son mecanismos que permiten a las plantas conservar el agua.

Las plantas CAM abren sus estomas por la noche y almacenan el CO_2 que se difunde en sus tejidos, añadiendo las moléculas de dióxido de carbono a sus ácidos orgánicos. Cuando la luz solar se encuentra disponible durante el día y comienza la fotosíntesis, el CO_2 se libera de las moléculas de los ácidos orgánicos y la enzima **rubisco** comienza el ciclo de Calvin. De este modo, las plantas CAM pueden fotosintetizar y crecer incluso cuando sus estomas se encuentran cerrados.

Las plantas C_4 minimizan el ancho de apertura de sus estomas para optimizar el uso del CO_2. En concreto, las células

del mesófilo en las plantas C_4 consumen CO_2 y lo añaden a sus ácidos orgánicos. El CO_2 se transfiere entonces a células especializadas llamadas **células de la vaina** (véase Capítulo 10), en las que abunda el rubisco. En efecto, la vía C_4 es un mecanismo para la concentración de dióxido de carbono en las células del interior de la hoja, por lo que los estomas no tienen que estar abiertos continuamente. Las fotosíntesis CAM y C_4 son similares en las cutículas con criptas estomáticas de las adelfas: son ejemplos de adaptaciones de las plantas que ayudan a conservar el agua mediante la limitación de la transpiración.

En resumen, la pérdida de agua a través de la transpiración es un efecto secundario inevitable de la necesidad de abrir los estomas y de obtener CO_2 para la fotosíntesis. El agua que se pierde, sin embargo, puede sustituirse por el agua del suelo sin gasto energético para la planta ya que la transpiración crea un gradiente de potencial suficiente para impulsar el agua contra la fuerza de la gravedad. Las plantas que viven continuamente en suelos secos, que deben limitar la pérdida de agua para reducir el riesgo de marchitarse, han desarrollando estas adaptaciones para reducir la transpiración.

37.4 Translocación

La **translocación** es el movimiento de los azúcares por toda la planta, en concreto, de las fuentes a los sumideros. En las plantas vasculares, una **fuente** es un tejido donde el azúcar entra en el floema, un **sumidero** es un tejido donde el azúcar sale del floema. Las fuentes contienen una alta concentración de azúcar, mientras los sumideros tienen una concentración baja.

¿Dónde se sitúan las fuentes y los sumideros en una planta? La respuesta depende a menudo de la época del año. Durante la temporada de crecimiento, las hojas y tallos maduros fotosintetizan activamente y producen azúcar por encima de sus propias necesidades como fuentes. El azúcar se traslada de estos tejidos a una variedad de sumideros, donde el uso de azúcar es alto y la producción baja: esto sucede en los meristemas apicales y en los meristemas laterales, durante el desarrollo de hojas, flores, semillas y frutos, y el almacenaje de las células en las raíces (**Figura 37.17**). Sin embargo, a principios de la temporada de crecimiento, la situación es diferente. Las células de almacenaje de las raíces actúan como fuentes y las hojas en desarrollo como sumideros.

Para explorar la relación entre fuentes y sumideros con más detalle, consideremos la investigación sobre las plantas de remolacha azucarera que se expusieron a moléculas de dióxido de carbono que contenían el isótopo radiactivo ^{14}C. El objetivo de estos experimentos era encontrar el lugar al que se trasladaban los átomos de carbono después de que se incorporasen en los azúcares a través de la fotosíntesis. La ubicación de los átomos de ^{14}C dentro de una planta puede documentarse de una de las siguientes maneras: (1) midiendo el número de emisiones radiactivas que emanan de los diferentes tejidos o (2) por la visualización de partes laminadas de la planta a través de rayos X y permitiendo su exposición a la radioactividad y ennegreciéndola.

¿Se mueven entonces los átomos de carbono desde las fuentes a los sumideros, como se esperaba? Cuando un investigador

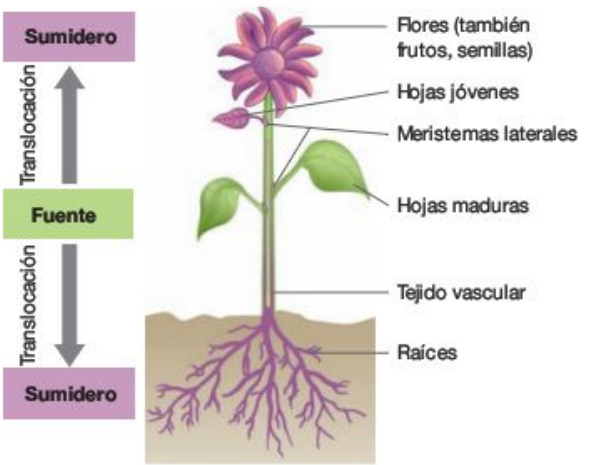


FIGURA 37.17 Los azúcares se desplazan desde las fuentes hasta los sumideros.

EJERCICIO Las relaciones indicadas se producen en la mitad de la estación de crecimiento. Redibuja la figura para indicar la relación de las fuentes con los sumideros a principios de primavera, cuando las primeras hojas están desarrollándose y antes de que la planta produzca flores.

introdujo hojas individuales de plantas sanas en una bolsa y, a continuación, añadió una cantidad determinada de CO_2 radiactivo por un periodo de tiempo determinado, descubrió que las hojas maduras conservaban algo más del 9 por ciento del carbono radioactivo. En cambio, las hojas en crecimiento retuvieron el 67 por ciento. Estos datos concuerdan con la predicción de que las hojas plenamente desarrolladas actúan como fuentes de azúcar, mientras que las hojas y raíces bajo un crecimiento activo actúan como sumideros. Cuando el investigador expuso todas las hojas de una planta en crecimiento al carbono marcado, más del 16 por ciento del total de carbono se translocó al tejido de la raíz en menos de tres horas. Este resultado es consecuente con la predicción de que, durante la temporada de crecimiento, las raíces también actúan como sumideros.

Experimentos similares han hecho posibles dos importantes generalidades. En primer lugar, los azúcares pueden ser trasladados rápidamente, normalmente 50-100 cm/h. En segundo lugar, existe una fuerte correspondencia entre la ubicación física de determinadas fuentes y sumideros. Cuando las hojas maduras actúan como fuentes, por ejemplo, estas envían azúcares a los tejidos del mismo lado de la planta (**Figura 37.18a**). Además, los experimentos realizados con altas plantas herbáceas muestran que las hojas de la parte superior del tallo envían azúcares a los meristemas apicales, pero las hojas de zonas más bajas envían azúcares a las raíces (**Figura 37.18b**). ¿Por qué las hojas envían azúcares a los tejidos de un cierto lado o parte del cuerpo de la planta? La respuesta depende de la comprensión de la anatomía del floema.

La anatomía del floema

El Capítulo 36 presentaba los dos tipos de células de parenquémicas especializadas que componen el floema: **los miembros del tubo criboso** y **las células de contacto.** A diferencia de los elementos de vaso y de las traqueidas que componen la

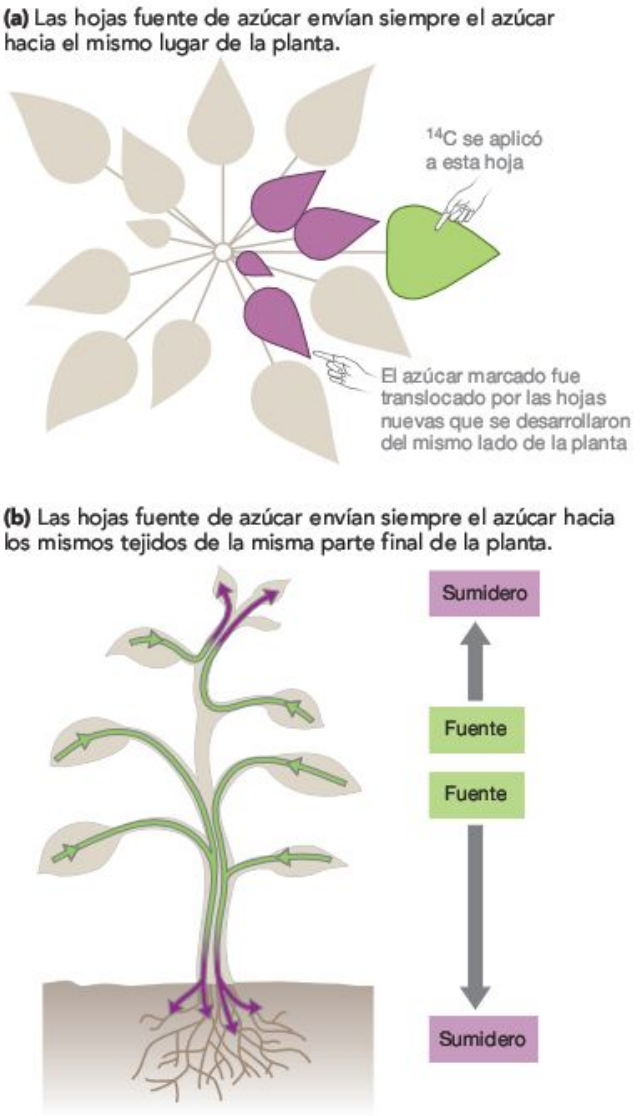


FIGURA 37.18 Las fuentes abastecen a los sumideros en el mismo lado y extremo de la planta.

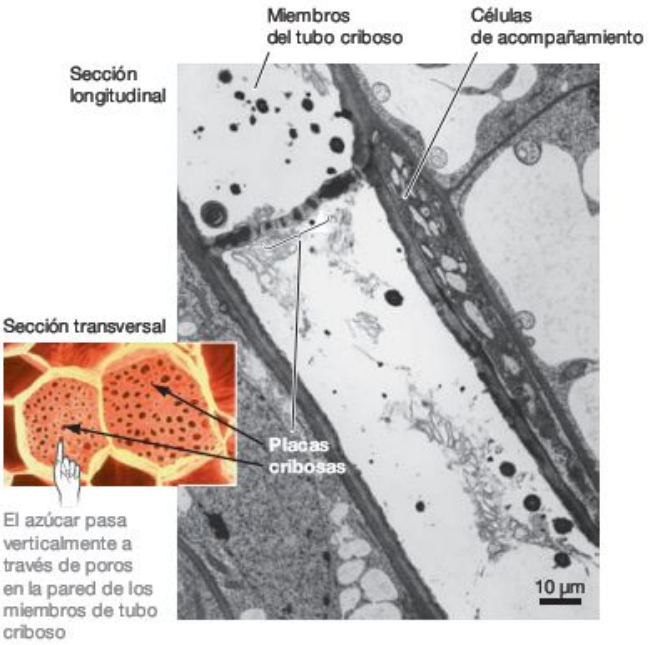


FIGURA 37.19 Los miembros de tubo criboso están conectados por poros. Las micrografías muestran las conexiones entre miembros del tubo criboso en la sección transversal y longitudinal.

mayoría del xilema, tanto los miembros del tubo criboso como las células de contacto están vivas en la madurez. Recordemos que, en la mayoría de las plantas, los miembros del tubo criboso carecen de núcleo y de los principales orgánulos. Estos están conectados entre sí, de extremo a extremo, perforado por estructuras llamadas **placas cribosas** (**Figura 37.19**). Los poros crean una conexión directa entre los citoplasmas de las células adyacentes. Las células de contacto, en cambio, tienen núcleos y una rica variedad de ribosomas, mitocondrias y otros orgánulos.

Los miembros del tubo criboso fueron descubiertos por T. Hartig en 1837. Hartig fue también la primera persona en demostrar que una solución azucarada llamada savia elaborada se mueve a través del floema. Llegó a esta conclusión mediante la eliminación de un anillo de corteza del tronco de un árbol durante el verano y tomando nota de que los azúcares que se acumularon por encima de este llamado «cinturón». Desde hace mucho tiempo se sabe que la eliminación de un anillo de crecimiento de la corteza puede matar al árbol; Hartig analizando el resultado demostró el porqué. Recordemos del Capítulo 36 que el floema es una parte de la corteza de un árbol. Cuando los tejidos del floema son interrumpidos por todo el perímetro alrededor de un árbol, los azúcares no pueden ser transportados entre las raíces y tallos; entonces las raíces pasan hambre.

Los siguientes trabajos documentan que el floema de la corteza comienza a tener una alta concentración de azúcar y esto vincula directamente las conexiones anatómicas que tienen el floema del tronco y tallos, ramas y raíces. Como resultado, podemos decir que los miembros del tubo criboso del floema de la corteza de la planta representan un sistema continuo para el transporte de azúcares en todo el cuerpo de la planta. Sin embargo, recuerda del Capítulo 36 que en los tejidos que no forman la madera, el floema se limita a los tubos vasculares. Cada haz vascular se desarrolla en toda la longitud de los tallos y raíces, y algunos heces específicos se ramifican en las ramas, las hojas y las raíces laterales. Sin embargo la savia elaborada no se desplaza de un haz vascular a otro, cada haz es independiente.

Basándose en estos resultados, las relaciones físicas entre las fuentes y sumideros en las plantas herbáceas son lógicas. Por ejemplo, el floema en las hojas a un lado de una planta herbácea se conecta directamente con el floema de las ramas, tallos y raíces del mismo lado de la planta, a través de un conjunto específico de haces vasculares.

Ya en 1930 la mayoría de los principales componentes físicos del sistema de transporte de azúcar en angiospermas se habían descrito en detalle, y los análisis químicos han demostrado que, casi siempre, la savia elaborada está compuesta principalmente por el disacárido sacarosa (azúcar de mesa). La savia elaborada puede contener pequeñas cantidades de mine-

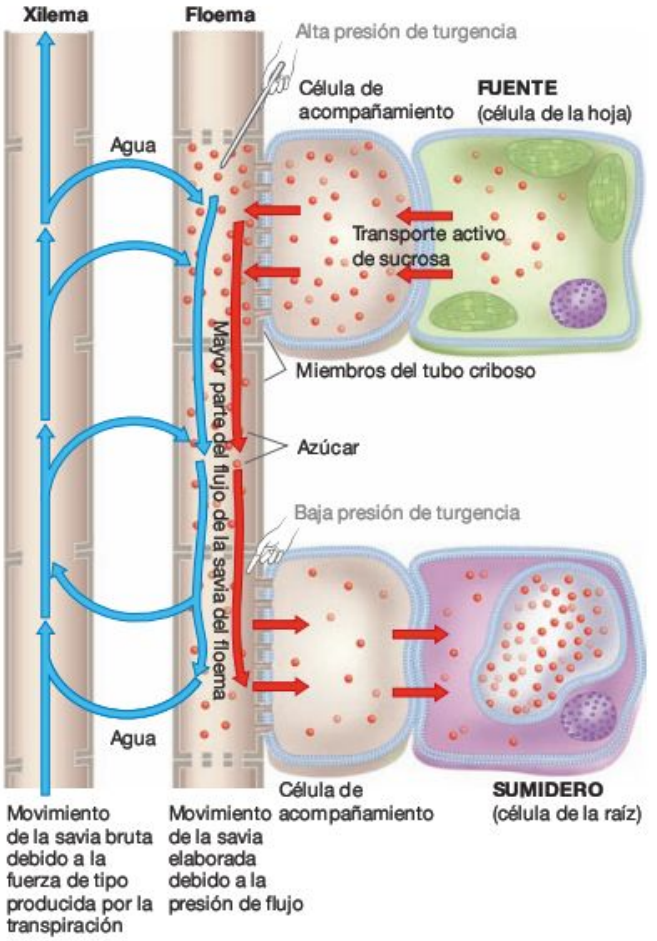


FIGURA 37.20 La hipótesis de presión de flujo: la alta presión de turgencia próxima a las fuentes produce el flujo de la savia elaborada hacia los sumideros. La hipótesis de presión de flujo predice que el agua circula cíclicamente entre xilema y floema y que el movimiento del agua en el floema es una respuesta al gradiente de presión potencial.

EJERCICIO Este diagrama muestra cómo el agua se mueve entre el xilema y floema en la mitad de la estación de crecimiento, cuando las hojas son las fuentes y las raíces los sumideros. Añade nuevas flechas, en colores distintos, para indicar la dirección del agua y el flujo de savia elaborada en primavera, cuando las raíces actúan como fuentes y dejan de actuar como sumideros.

rales, aminoácidos, hormonas y otros compuestos. Ahora la pregunta es, ¿cómo se puede desplazar esta solución? ¿Cuál es el mecanismo responsable de la translocación de azúcares desde las fuentes a los sumideros?

La hipótesis de presión-flujo

Ernst Münch propuso un mecanismo de translocación en 1926. Su idea, denominada **hipótesis de presión-flujo,** está esquematizada en la **Figura 37.20.** La idea fundamental se basa en que los acontecimientos que suceden en los tejidos de la fuente y los que suceden en los tejidos del sumidero crean un fuerte gradiente de presión potencial en el floema. El agua se mueve en la savia elaborada por debajo de su gradiente, y las moléculas de azúcar se desplazan debido a un gran movimiento de **flujo,** que es un movimiento de masas moleculares a lo largo de un gradiente de presión. Al igual que la teoría de la tensión-cohesión para el transporte de agua, la presión-flujo se basa en la hipótesis de la circulación del agua a lo largo de un gradiente de potencial, en concreto, un gradiente creado por los cambios de presión potencial. A diferencia de la teoría de la tensión-cohesión para el transporte de agua, sin embargo, la fuerza motriz para el movimiento de la savia elaborada no está producida por la transpiración. En cambio, la fuerza responsable del movimiento es generada por las grandes diferencias entre la presión de turgencia en los tejidos fuente del floema y la presión de turgencia en los tejidos sumidero del floema. La creación de estas diferencias en la presión de turgencia requiere un gasto de ATP.

Para entender cómo funcionaba el modelo de Münch, hay que revisar detenidamente la Figura 37.20, empezando por las células fuente de la parte superior derecha. Las pequeñas flechas rojas reflejan la propuesta de Münch de que la sacarosa se mueve desde las células fuente en las células de contacto y de ahí a los miembros del tubo criboso. Debido a esta carga del floema, la savia elaborada cercana a la fuente tiene una alta concentración de sacarosa, lo que resulta en un muy bajo potencial hídrico en comparación con las células del xilema adyacentes de los tubos vasculares. Como muestra la flecha azul de la parte superior del diagrama, entonces el agua se mueve de forma pasiva desde el xilema atravesando la membrana plasmática de permeabilidad selectiva de los miembros del tubo criboso a lo largo de un gradiente de potencial hídrico. En respuesta, la presión comienza a aumentarse en los miembros de tubo criboso cercanos a la región de origen.

¿Qué está sucediendo en los sumideros? Münch propuso que las células de los sumideros (esquina inferior derecha en la Figura 37.20) evacuaban la sacarosa de la savia elaborada por transporte activo. Como resultado de esta descarga de floema, el potencial hídrico en los miembros del tubo criboso aumenta hasta que es superior al potencial hídrico de las células adyacentes del xilema. Como muestran las flechas azules en la parte inferior de la figura, el agua fluye a través de la membrana de permeabilidad selectiva de los miembros del tubo criboso del xilema a lo largo de un gradiente de potencial hídrico. En respuesta, la presión de turgencia en los miembros de tubo criboso cercanos a los sumideros desciende.

El resultado neto de estos acontecimientos es una presión de turgencia alta cercana a las fuentes y una baja presión de turgencia cercana a los sumideros, todo producido por la carga y descarga de los azúcares. Esta diferencia en la presión potencial conduce a la savia elaborada desde la fuente al sumidero mediante flujo a granel y es responsable de un flujo de moléculas de sacarosa. Todos estos acontecimientos producen un bucle continuo de flujo de agua, que está suministrada por el xilema. El ciclo ilustrado en la Figura 37.20 está impulsado por gradientes de potencial hídrico entre el xilema y floema y el gradiente de presión potencial dentro del floema. En la primavera, cuando las raíces actúan como fuentes y las hojas en crecimiento actúan como sumideros, el mismo ciclo se produce en la dirección opuesta.

FIGURA 37.21 Los áfidos se alimentan de savia elaborada. La punta de este áfido del *mouthpart* (el estilete) se encuentra en los miembros del tubo criboso dentro del tallo de la planta. La gota que sale del ano del áfido es azucarada, ya que contiene azúcar de la savia elaborada.

La hipótesis de presión-flujo es lógica, dada la anatomía del tejido vascular y los principios que rigen el movimiento del agua. ¿Pero todos los trabajos experimentales han apoyado la teoría? Algunos de los más exhaustivos ensayos se han basado en los áfidos, insectos pequeños que se alimentan de savia elaborada. Los áfidos insertan su boca en forma de jeringa, llamada estilete, en los miembros del tubo criboso. La presión sobre el fluido en estas células fuerzan al fluido a introducirse en el estilete del pulgón, posteriormente a su tracto digestivo por último se desprenden de su ano gotas de «melaza» (**Figura 37.21**). Si los pulgones se separaran de sus estiletes, la savia continuaría fluyendo a través de sus estiletes. Este fenómeno permite a los investigadores recoger la savia elaborada eficientemente para su posterior análisis. También confirma que los áfidos no realizan una succión activa del fluido. En cambio, sí que se demuestra que el floema está bajo presión.

Los experimentos con áfidos confirmaron una importante predicción de la hipótesis de presión-flujo. Pero, ¿qué pasa con el mecanismo de carga y descarga del floema? ¿Cómo entra y sale la sacarosa del floema de forma que establezca un gradiente de potencial hídrico?

Carga del floema

En contraste con el modelo de tensión-cohesión, la presión de flujo requiere que las plantas gasten energía para crear un gradiente de potencial hídrico en el floema. Para crear un potencial de presión elevado en el tubo criboso cerca de las células fuente, la sabia debe transportar azúcar para elevar la concentración de la misma en el tubo crivoso, (Figura 37.20). Como resultado, la carga requiere un gasto de ATP y algún tipo de sistema de transporte de membrana. Por el contrario, a veces, el azúcar debe ser descargada en contra de su gradiente de concentración en los sumideros. La descarga requiere otro gasto de ATP y un segundo mecanismo de transporte de membrana. ¿Cómo se produce la carga y la descarga en el floema? ¿Qué proteínas de la membrana están involucradas?

Para responder, veamos primero que sucede en los tejidos de la fuente, donde el transporte de sacarosa en los miembros del tubo criboso da lugar a una alta presión hídrica y una elevada presión potencial. El capítulo concluye con un repaso en profundidad de cómo las mismas moléculas se descargan para mantener un bajo potencial hídrico en los sumideros.

¿Cómo son los azúcares concentrados en los miembros del tubo criboso de las fuentes? Las moléculas y los iones pueden ser transportados a través de las membranas de diversas maneras. Recordemos del Capítulo 6 que el transporte es pasivo si los iones o moléculas se mueven a lo largo de sus gradientes de concentración y activo si se desplazan en contra. El **Cuadro 37.3** resume los mecanismos responsables del transporte pasivo y activo.

Ya que las mediciones muestran que la sacarosa se concentrada más en las células de contacto que en las fotosintéticas, los investigadores creen que el transporte de sacarosa desde las células de origen debe ser activo. Otra observación clave, que existen fuertes diferencias de pH entre el interior y el exterior de las células de floema, inspiró la hipótesis de que este transporte ocurre dentro de las células de contacto. Estos datos sugieren que la sacarosa podría entrar en las células de contacto junto con los protones. La **Figura 37.22** explica la

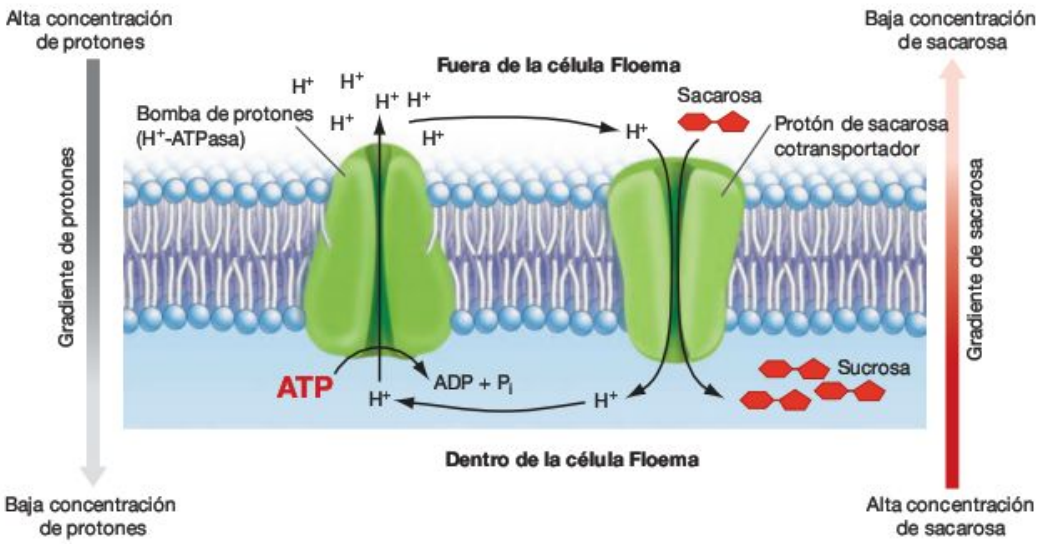


FIGURA 37.22 Modelo de cotransporte de protones y sacarosa. Según el modelo de cotransporte, una bomba de protones hidroliza ATP para desplazar iones de hidrógeno hacia el exterior de la célula. La elevada concentración de H+ establece un gradiente electroquímico que permite el transporte de sacarosa en la célula en contra de su gradiente de concentración.

CUADRO 37.3 ¿Cómo se transportan los solutos a través de las membranas?

El **transporte pasivo** (**Figura 37.23a**) tiene lugar cuando los iones o las moléculas se mueven a través de una membrana plasmática por difusión, esto es, con su gradiente electroquímico. La utilización del adjetivo *pasivo* es adecuada porque no se necesita gasto de energía para que ocurra el movimiento.

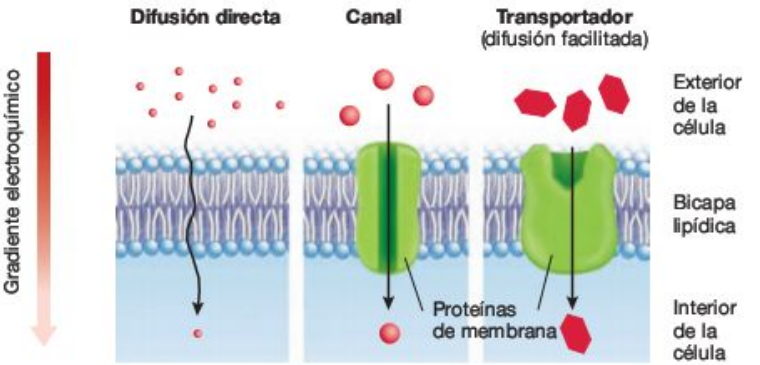
Recuerda del Capítulo 6 que las moléculas pequeñas y no polares se difunden rápidamente a través de las bicapas de fosfolípidos (Figura 37.23a, izquierda). Pero los iones y muchas moléculas grandes se difunden muy lentamente a través de estas bicapas, aun cuando su movimiento esté favorecido por un fuerte gradiente electroquímico. Para difundirse rápidamente, han de evitar el contacto directo con la bicapa de fosfolípidos pasando a través de una proteína de membrana. Como vimos en el Capítulo 3, hay dos tipos generales de proteínas de membrana que permiten la difusión pasiva de moléculas o iones específicos. Los **canales** forman poros que admiten selectivamente ciertos iones (Figura 37.23a, centro). Los **transportadores** también son proteínas de membrana, pero en vez de formar un poro funcionan como enzimas, pasando por un cambio en su conformación que transporta un sustrato unido a ellas a través de la bicapa lipídica (Figura 37.23a, derecha). Los transportadores son responsables de la **difusión facilitada.**

Durante el **transporte activo** (**Figura 37.23b**) las células tienen que gastar energía en forma de ATP para mover solutos en una dirección energéticamente desfavorable.

El transporte activo siempre implica proteínas de membrana. Las **bombas** son proteínas que cambian de forma cuando se unen al ATP o a un grupo fosfato de ATP. A medida que se mueven, las bombas transportan iones o moléculas contra un gradiente electroquímico. De este modo, las bombas pueden establecer un gradiente electroquímico. Por ejemplo, la bomba del extremo izquierdo de la Figura 37.23b ha establecido un gradiente electroquímico para los iones o moléculas simbolizado por las bolas de color gris claro.

Los gradientes electroquímicos establecidos por las bombas pueden ser utilizados para transportar otras moléculas o iones por dos tipos de proteínas de membrana llamadas **cotransportadores:** los simportadores y los antiportadores. Los **simportadores** transportan solutos *contra* un gradiente de concentración (como las moléculas rojas de la Figura 37.23b, centro), utilizando la energía liberada cuando un soluto diferente se mueve en la misma dirección *descendente* de su gradiente electroquímico. Los **antiportadores** funcionan de manera similar, excepto que el soluto transportado contra su gradiente de concentración (como los iones amarillos de la Figura 37.23b, derecha) se mueve en la dirección *opuesta* a la del soluto que se mueve en la misma dirección *descendente* de su gradiente de concentración.

(a) El transporte pasivo se basa en la difusión.



(b) El transporte activo mueve iones o moléculas contra un gradiente electroquímico.

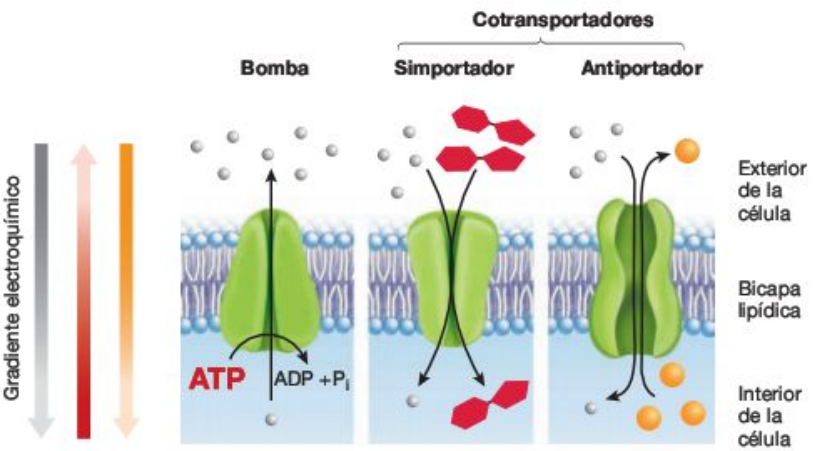


FIGURA 37.23 El transporte pasivo y activo suceden gracias a varios mecanismos. (a) En el transporte pasivo, los iones o las moléculas se difunden a través de las membranas, lo que significa que siguen su gradiente electroquímico. El movimiento puede tener lugar directamente a través de la bicapa de fosfolípidos o mediante un canal o una proteína transportadora. **(b)** El transporte activo requiere un gasto de ATP.

lógica de esta propuesta: una proteína de membrana en las células de contacto hidroliza ATP y utiliza la energía liberada para el transporte de protones (H^+) a través de la membrana hacia el exterior de la célula. Estas proteínas se llaman **bombas de protones** o **H^+-ATPases.** Las bombas de protones establecen una gran diferencia en la carga y en la concentración de iones de hidrógeno entre ambos lados de la membrana. El gradiente electroquímico resultante favorece la entrada de protones en la célula. Una segunda proteína, llamada cotransportador, actúa como un conducto para los protones y la sacarosa para entrar en la célula juntos, los protones a lo largo de su gradiente electroquímico y la sacarosa en contra de su gradiente de concentración.

Si la carga del floema depende de la actividad de una bomba de protones, entonces, los investigadores deberían ser capaces de encontrar y caracterizar las bombas de proteínas.

¿Dónde se localizan los H+-ATPs? Las bombas de protones se encuentran en las membranas plasmáticas de una amplia variedad de organismos, incluidas bacterias, hongos y animales. Para analizar las bombas de protones de las plantas, los investigadores de varios laboratorios comenzaron centrándose en un pequeño miembro de la familia de la mostaza llamada *Arabidopsis thaliana*.

Los investigadores determinaron la secuencia de aminoácidos de una bomba de protones purificada de las membranas plasmáticas de la *Arabidopsis* y utilizaron estos datos para inferir la secuencia de DNA del gen correspondiente. Los biólogos encontraron que el genoma de la *Arabidopsis* codifica realmente 10 bombas de proteínas diferentes. Uno de estos genes, llamado *AHA3*, parece que se expresa principalmente en los tejidos vasculares.

Estas observaciones llevaron a Natalie DeWitt y a Michael Sussman a la hipótesis de que *AHA3* codifica la bomba de protones responsable de la carga del floema. Para verificar esta hipótesis, produjeron anticuerpos para la proteína AHA3. Recordemos de capítulos anteriores que un anticuerpo es una proteína que se une a una molécula específica. Para realizar el seguimiento del anticuerpo, los investigadores le adjuntaron partículas de oro. Bajo el microscopio electrónico, las partículas de oro parecen puntos negros. El objetivo de DeWitt y de Sussman era tratar las hojas de *Arabidopsis* con el anticuerpo *AHA3*, examinar las hojas tratadas con el microscopio electrónico, y determinar exactamente dónde se encuentran las bombas de proteínas.

La **Figura 37.24** muestra los resultados del experimento. La clave es que las bombas de protones resultantes de la carga del floema se encuentran casi exclusivamente en las membranas plasmáticas de las células acompañantes. Basándose en este resultado, se desarrolló el siguiente modelo en la carga del floema: (1) las bombas de protones en las membranas de las células acompañantes crean un fuerte gradiente que favorece el flujo de protones hacia el interior de las mismas, (2) la proteína cotransportadora de la membrana de las células acompañantes utiliza el gradiente de protones para atraer sacarosa al interior de las células acompañantes de las paredes celulares colindantes y de los espacios intercelulares cercanos a la fuente, y (3) una vez dentro de las células acompañantes, la sacarosa se traslada al interior del tubo del floema a través de una conexión citoplasmáticas directa. Si entiendes este modelo, deberías ser capaz de añadir bombas de protones y cotransportadores de la sacarosa H^+ a la Figura 37.20. También deberías ser capaz de señalar los lugares en los que el pH es particularmente bajo. Por último, señala dónde se encontrarían las conexiones citoplasmáticas directas responsables del tránsito de sacarosa desde las células acompañantes al tubo del tamiz.

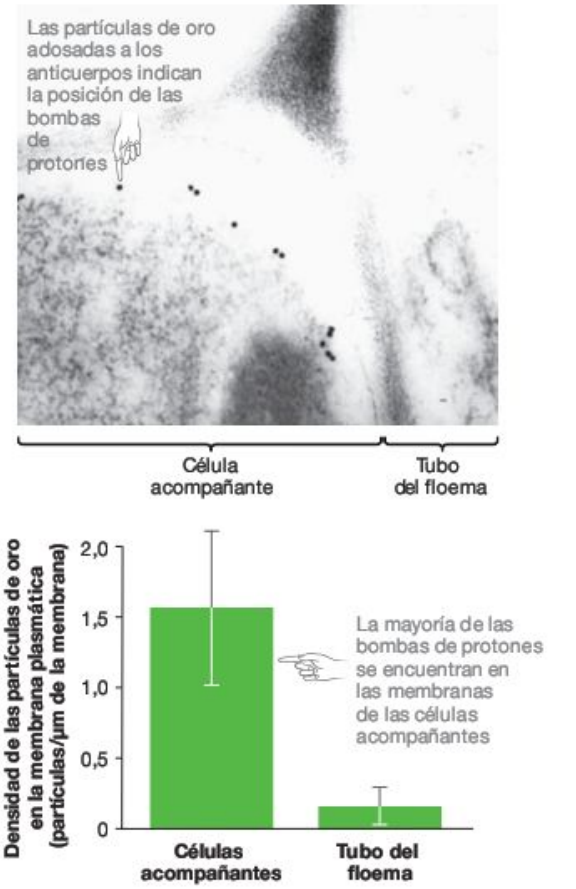


FIGURA 37.24 Las membranas de las células acompañantes contienen una H^+-ATPasa. La microfotografía electrónica muestra que las bombas de protones responsables de la carga del floema están ubicadas en las membranas plasmáticas de las células acompañantes. El histograma compara la densidad media de las bombas de protones en las membranas de las células acompañantes en comparación con las de las membranas de los tubos del floema. Estas bombas crean un gradiente de protones que permite el transporte de la sacarosa a las células acompañantes en contra del gradiente de concentración.

Aunque se sigue investigando sobre el mecanismo de carga del floema en *Arabidopsis* y otras especies, la mayoría de los investigadores están convencidos de que la bomba de protones y los cotransportadores de protones y sacarosa tienen una función clave. Una vez que la sacarosa ha sido cargada en los miembros del tubo del floema cercanos a la fuente y sigue un gradiente de potencial hídrico al sumidero, ¿cómo se descarga?

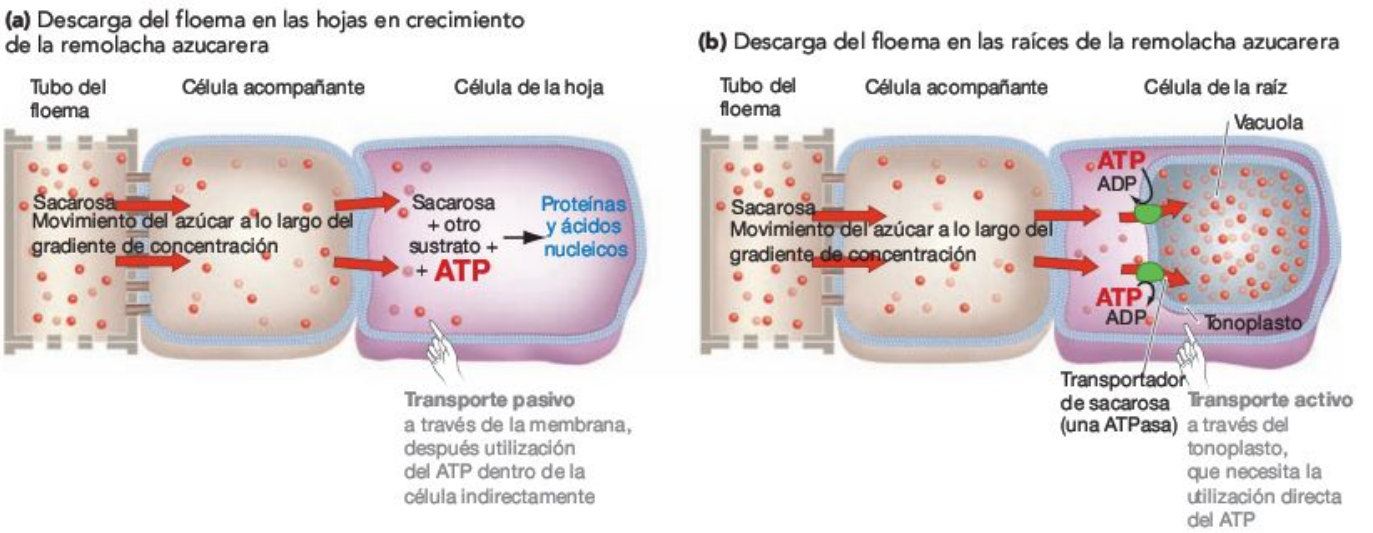


FIGURA 37.25 La descarga del floema ocurre cuando las células absorben la sacarosa. El mecanismo de descarga del floema puede variar de sumidero a sumidero, como en **(a)** hojas jóvenes y **(b)** raíces de la misma planta.

EJERCICIO En cada parte, dibuja unas flechas que indiquen el gradiente de concentración que favorece el movimiento de la sacarosa.

La descarga del floema

La investigación sobre el mecanismo de descarga del floema se resume en lo siguiente: las proteínas de membrana que participan en el transporte de las moléculas de sacarosa y el mecanismo de circulación varían entre los diferentes tipos de sumideros en una misma planta, así como entre las diferentes especies.

Para apreciar esta diversidad, consideremos la forma en que se descarga la sacarosa en los tejidos de la remolacha azucarera: una especie que se cultiva para almacenar los tejidos de su raíz, que son una fuente importante de sacarosa granulada en polvo que se vende en tiendas de ultramarinos. En la remolacha azucarera, la sacarosa atraviesa las membranas de las células de las hojas jóvenes en crecimiento, mediante un gradiente de concentración. Este transporte pasivo se produce porque la sacarosa es utilizada rápidamente en el interior de las células para proporcionar carbono para la síntesis de proteínas, ácidos nucleicos y fosfolípidos necesarios para las células en crecimiento (**Figura 37.25a**). En las raíces de la misma planta, sin embargo, es un mecanismo totalmente diferente el responsable de la descarga de sacarosa. Las células de la raíz de esta especie tienen una gran vacuola que almacena la sacarosa. A la membrana que rodea a este orgánulo se la llama **tonoplasto.** Contiene una proteína que hidroliza el ATP y utiliza la energía liberada para transportar sacarosa a la vacuola, en contra de su gradiente de concentración (**Figura 37.25b**). El movimiento de sacarosa hacia el interior de la vacuola mantiene al potencial hídrico de la savia del floema cerca del sumidero, tal y como exige el modelo de presión de flujo de Münch.

Resumiendo, las más de siete décadas de investigación sobre las plantas nos han proporcionado evidencias de que la teoría de la presión del flujo es correcta. La teoría de tensión-cohesión para el movimiento del agua y el modelo de presión-flujo para el movimiento de la savia del floema son un gran avance en nuestro conocimiento sobre el funcionamiento las plantas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El cuerpo de la planta está organizado en un sistema radicular y en un sistema vascular.
- Las raíces y los tallos exploran el medio ambiente a través de un crecimiento continuo y difuso, absorbiendo eficientemente los recursos, como el agua, los iones, el dióxido de carbono y la luz solar.
- Las raíces y los tallos también pueden tener las funciones de anclar la planta, almacenar el agua, producir plántulas asexualmente, brindar protección o almacenar hidratos de carbono.
- Las hojas varían entre las especies y dentro de los propios individuos, y pueden modificarse para almacenar agua o alimentos, para capturar insectos o para atraer a los polinizadores.

Deberías ser capaz de...

1) Realizar un diagrama de una versión generalizada del cuerpo de las angiospermas en el que identifiques cada una de las partes más importantes.
2) Proporcionar dos ejemplos de raíz, tallo y hoja que difieran de la generalidad de las estructuras o funciones de las plantas.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Solute Transport in Plants

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

El agua se mueve desde zonas de alto potencial hídrico hacia zonas de bajo potencial hídrico. La energía del potencial hídrico de las plantas es una combinación de (1) su tendencia a moverse como respuesta a las diferencias de concentraciones de soluto y (2) la presión ejercida sobre él.

Las plantas pierden agua debido a un efecto secundario e inevitable del intercambio de gases con la atmósfera. El flujo de agua del suelo a la atmósfera a través de los tejidos de la planta sigue un gradiente de potencial hídrico. El potencial hídrico (y) es una medida de la tendencia del agua para desplazarse hacia potenciales de gradiente de energía menores. En las plantas, el potencial hídrico tiene dos componentes: (1) un potencial de soluto, u osmótico, creado por la concentración de solutos en una célula o tejido, y (2) un potencial de presión, originado por las paredes celulares u otros factores. El potencial hídrico de una célula, tejido, o una planta es la suma de su potencial de soluto y el potencial de presión. Cuando hay membranas permeables selectivas, el agua se mueve por ósmosis desde las zonas de alto potencial hacia las de bajo potencial. Cuando no hay membranas, el agua se mueve en grandes flujos desde las zonas de alta presión a las zonas de baja presión, independientemente de las diferencias de potencial de soluto.

Deberías ser capaz de describir las condiciones que crearían un gradiente de potencial hídrico capaz de mover agua hacia fuera de la planta y dentro del suelo.

Las plantas no gastan energía para reemplazar el agua que se pierde debido a la transpiración cuando se abren los estomas y se produce la fotosíntesis. En lugar de eso, el agua se desplaza desde el suelo y las raíces hacia las plantas, gracias a un gradiente de potencial hídrico. El gradiente se crea porque el agua de la superficie de las hojas se encuentra bajo presión negativa (tensión).

Según la teoría de tensión-cohesión, el agua perdida en los estomas se sustituye sin ningún gasto de energía por parte de la planta. El agua se desplaza por una vía continua desde la tierra a las raíces y a los brotes, en contra de la fuerza de la gravedad, por la tensión superficial que se crea por la transpiración de las hojas. La tensión superficial se produce en los meniscos que forma el agua que se evapora de las paredes de las células de las hojas y se transmite hacia abajo a través de la vinculación entre el hidrógeno y las moléculas de agua. De esta manera, la energía de la luz solar es la responsable de la circulación del agua desde las raíces a los brotes.

Existen datos que apoyan las predicciones hechas por la teoría de tensión-cohesión. Por ejemplo, en los días soleados y calientes cuando la transpiración es muy rápida, la savia del xilema tiene la tensión suficiente como para disminuir ligeramente el diámetro de los troncos de los árboles. El potencial hídrico medido en los tejidos de las hojas disminuye durante el día, cuando los estomas se abren, y se incrementa por la noche, cuando la transpiración es baja. Por último, las mediciones directas muestran que la tensión en la savia del xilema cambia rápidamente como respuesta a los cambios en la intensidad de la luz y, por tanto, en el ritmo de transpiración. Todos estos resultados apoyan la teoría de tensión-cohesión, ya que son coherentes con la hipótesis de que la savia del xilema está bajo tensión.

Las plantas que viven en hábitats secos tienen varias maneras de limitar la cantidad de agua que pierden en la transpiración. En algunas especies, los estomas se encuentran en hoyos de la cara inferior de las hojas, protegiéndose así de la atmósfera seca. También hay pruebas de que los tejidos de las plantas de hábitats secos pueden tolerar potenciales de soluto mayores que los que soportan los tejidos de las plantas de hábitats húmedos. Como resultado de ello, las plantas de hábitats secos tienen potenciales hídricos menores y pueden competir con más éxito por el agua escasa del suelo. Las vías fotosintéticas CAM y C_4 se interpretan también como adaptaciones que limitan la pérdida de agua en los hábitats secos.

Deberías ser capaz de explicar por qué las células del xilema mueren al madurar y por qué engruesan las paredes celulares secundarias.

MB BioFlix en www.masteringbio.com
Solute Transport in Plants

En el floema, los azúcares se transportan desde las «fuentes» (tejidos que liberan azúcares para su uso en otros lugares) a los «sumideros» (tejidos que usan o almacenan azúcares). Este movimiento se produce porque las células gastan energía para cargar sacarosa activamente en las células del floema cercanas a los tejidos de la fuente. El agua continúa, mediante ósmosis, creando un gradiente de presión que favorece la circulación de agua y sacarosa hacia los sumideros.

La translocación, o movimiento de sacarosa y otros productos a través de la planta, se ha estudiado etiquetando azúcar con ^{14}C. Según el modelo de presión-flujo de Münch, los azúcares se mueven desde las fuentes a los sumideros con un flujo fuerte a lo largo de un gradiente de presión que se desarrolla en el tubo del tamiz. El gradiente es generado por el transporte de azúcares a los miembros del tubo del floema de los tejidos de la fuente, junto con el transporte de sacarosa fuera de los miembros del tubo del floema de los tejidos de los sumideros. El agua se mueve desde el xilema hacia los miembros del tubo del floema cercanos a las fuentes y vuelve a los xilemas cercanos a los sumideros. La investigación sobre la planta de *Arabidopsis* indica que las proteínas de membranas son las responsables de la carga del floema e incluyen una bomba de protones y un cotransportador de sacarosa y protones.

Deberías ser capaz de explicar por qué las células del floema tienen que estar vivas en la maduración para funcionar y por qué carecen de paredes celulares secundarias.

MB Web Animation en www.masteringbio.com
Solute Transport in Plants

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Bajo qué condiciones se incrementa la tasa de transpiración?
   a. En las especies en las que los estomas están situados en hoyos de la cara superior de las hojas.
   b. Cuando los estomas se cierran por la noche.
   c. Durante las tormentas, cuando la presión atmosférica es baja.
   d. Cuando el tiempo cambia y el aire se vuelve más seco.

2. ¿Cuál de las siguientes opciones no afecta al potencial de presión en el agua?
   a. Cuando la concentración de sacarosa de las células acompañantes es alta y crea presiones turgentes.
   b. Cuando las tasas de transpiración son altas y los meniscos de alrededor de la cubierta celular esponjosa crean tensiones.
   c. Cuando hay pocos iones o solutos en el agua del suelo.
   d. Cuando el suelo está seco y el agua tiende a adherirse a las partículas del suelo.
3. Las células de ciertas especies de plantas pueden tolerar potenciales de soluto muy altos. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es correcta?
   a. Las tasas de transpiración tienden a ser muy bajas.
   b. Puede competir por el agua y vivir en ambientes secos.
   c. Crecerá mejor en suelos que están saturados de agua todo el año.
   d. Las hojas se marchitarán fácilmente.
4. ¿Qué fuerzas son las responsables de la capilaridad?
   a. Las de adhesión de las moléculas de agua a las células del xilema, las de cohesión de las moléculas de agua entre ellas y la tensión superficial.
   b. La tensión superficial creada por la transpiración y la cohesión de las moléculas de agua en un flujo continuo desde las hojas a las raíces.
   c. Los potenciales de soluto altos creados por la entrada de iones durante la noche, cuando la tasa de transpiración es baja, seguida por un flujo de agua.
   d. La gravedad y la presión de las paredes (de los laterales de las células del xilema).
5. ¿Qué es una bomba de protones?
   a. Una proteína de membrana que transporta sacarosa en contra de un gradiente de concentración.
   b. Una proteína de membrana que transporta protones en contra de su gradiente electroquímico.
   c. Una proteína de membrana que transporta protones con un gradiente electroquímico y sacarosa en contra de un gradiente de concentración.
   d. Una proteína de membrana que actúa como canal, por lo que no consume ATP.
6. ¿Por qué se considera un proceso activo al transporte de la savia del floema?
   a. Porque la producción de sacarosa a través de la fotosíntesis es impulsada por la energía de la luz solar.
   b. Porque la transpiración es impulsada por la luz solar.
   c. Porque el ATP se usa para transportar sacarosa a las células acompañantes cercanas a la fuente en contra de un gradiente de concentración.
   d. En primavera, la savia del floema se mueve en contra de la gravedad.

Respuestas: 1. d; 2. c; 3. b; 4. a; 5. b; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Dibuja una célula de una planta en agua pura. Añade puntos que indiquen los solutos de la célula. Ahora añade puntos que indiquen el incremento del potencial de soluto de la célula. Dibuja una flecha que indique la dirección que toma el agua como respuesta. Dibuja una flecha que indique la dirección de la presión de las paredes en respuesta al movimiento del agua. Repite el mismo ejercicio, pero esta vez añade solutos en la solución del exterior de la célula. En general, ¿por qué se mueve el agua desde zonas de alto potencial hídrico hacia zonas de bajo potencial?
2. Compara y contrasta las fuerzas involucradas en el transporte de agua en el xilema a través de la capilaridad, la presión en las raíces y la transpiración. ¿Cuál de estos mecanismos es pasivo? ¿Pueden producirse a la vez o son excluyentes?
3. ¿Por qué los nombres «tensión-cohesión» y «presión-flujo» son razonables para las hipótesis analizadas en este capítulo
4. Supón que un áfido A y un áfido B se encuentran sobre la misma planta. El áfido A introduce su estilete en el floema de una hoja grande y madura, mientras que el B lo hace en el tejido joven y en crecimiento cercano al meristema apical del brote. ¿Qué áfido ataca a una fuente y cuál se ceba en un sumidero? ¿Cuál obtiene mayor concentración de azúcar? ¿En qué zona de una planta salvaje crees que encontrarías áfidos?
5. ¿Cómo llevan a cabo los cotransportadores la carga del floema? ¿Dónde ocurre este proceso? ¿En qué datos basas tus respuestas?
6. ¿Cómo trabaja una bomba de presión y qué es lo que mide?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El texto afirma que la pérdida de agua es un efecto secundario e inevitable del intercambio de gas. ¿En qué datos se basa esta afirmación? ¿Valdría la siguiente afirmación para las bacterias? ¿Y para los animales?
2. Supón que las plantas de más de un metro de altura tuvieran que gastar energía para transportar agua desde las raíces a las hojas. ¿Cuáles serían las consecuencias en términos de tasas de crecimiento y en general de altura?
3. Cuando los árboles jóvenes se trasplantan a un sitio nuevo, es necesario que pasen varias semanas o meses para que el sistema de raíces crezca y desarrolle una capacidad de absorción de agua alta. Si se produce una ola de calor durante este periodo, los árboles pueden morir, pero no de hambre. ¿Qué los mata?
4. Una semilla es un sumidero cuando se está formando en el interior de la planta madre. ¿Cuándo es una fuente?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Nutrición de las plantas

38

En la mayoría de las plantas, las raíces obtienen el agua y los elementos claves para crecer y prosperar.

CONCEPTOS CLAVE

- Además de dióxido de carbono y agua, las plantas necesitan una serie de nutrientes esenciales para poder crecer. Estos nutrientes se encuentran como iones disueltos en el agua del suelo y son absorbidos por las raíces.
- La absorción de estos nutrientes se lleva a cabo mediante proteínas especializadas de la membrana plasmática de las células de las raíces. La mayoría de las plantas obtienen también nitrógeno y fósforo de los hongos asociados a sus raíces. Las toxinas que entran en las raíces son eliminadas del xilema por las células endodermales o son transportadas hasta las vacuolas y almacenadas.
- Algunas especies de plantas han desarrollado métodos especializados para la obtención de nutrientes, entre los que se incluyen la fijación del nitrógeno mediante bacterias, el parasitismo y el canibalismo.

Las tareas más importantes a las que se enfrenta cualquier organismo son (1) adquirir moléculas que contengan carbono, que serán utilizadas como bloques celulares y (2) conseguir la energía química necesaria para fabricar ATP. Las plantas adquieren estos dos elementos produciendo azúcar a través de la fotosíntesis. Sin embargo, las plantas no pueden sobrevivir a base de azúcar solamente. Además de sintetizar los hidratos de carbono que necesitan, las plantas sintetizan sus propios ácidos nucleicos, aminoácidos, enzimas, clorofilas, cofactores de enzimas y otras macromoléculas. Las plantas son capaces de llevar a cabo la síntesis de química orgánica más impresionante del mundo.

La capacidad de una planta para realizar reacciones sofisticadas depende de su capacidad para capturar una gran variedad de iones simples y elementos como materia prima. Además de necesitar dióxido de carbono y agua, las plantas tienen que obtener nitrógeno, fósforo, potasio, azufre, magnesio y otros elementos.

La mayoría de estos nutrientes se encuentran en el suelo, normalmente en forma de iones disueltos en el agua en concentraciones bajas o muy bajas.

La planta actúa de manera muy eficiente a la hora de recoger estos elementos y almacenarlos y concentrarlos en células y tejidos. En el Capítulo 36 se explicó cómo el desarrollo y crecimiento de plantas y tallos hace posible la adquisición de los diferentes elementos; el Capítulo 37 se centró en cómo se transportan el agua y los nutrientes por el interior de la planta. Este capítulo estudia cómo toman las plantas los iones simples y elementos del suelo, para que estos sean transportados luego hasta las células que los necesitan. Hay ciertas preguntas sobre la nutrición que son fundamentales a la hora de comprender cómo trabajan las plantas y cómo gestionan la tierra las personas que las cultivan (agricultores, horticultores y silvicultores). Empecemos analizando las necesidades nutricionales básicas de las plantas o, lo que es lo mismo, sus necesidades mínimas diarias.

38.1 Necesidades nutricionales

¿Qué necesitan las plantas para vivir? Hacia el año 1600, Jean-Baptiste van Helmont realizó un experimento que inició una larga investigación centrada en responder a esta pregunta. Van Helmont quería saber de dónde proviene la materia que se genera en una planta en crecimiento, y utilizó un sauce como objeto de estudio. Comenzó el experimento con 90,7 kg de tierra, que colocó en un recipiente con un sauce de 2,25 kg de peso (**Figura 38.1**). Dejó crecer a la planta durante 5 años, añadiendo solamente agua. Al final del experimento, pesó el sauce y la tierra. El sauce pesaba 79 kg, y la tierra 91 kg.

¿De dónde provenían las 74,5 kg adicionales del árbol? Ya que no era consciente de que los gases tienen masa, Van Helmont llegó a la conclusión de que la materia vegetal que se había creado provenía del agua. Ignoró también la pérdida de los 0,05 kg de tierra, achacándolo a un error de medición. De hecho, el problema no fueron sus conclusiones, sino sus mediciones. Mediante la labor de seguimiento de otros investigadores se estableció que la mayoría de la masa del árbol había sido aportada por el dióxido de carbono de la atmósfera. Los 0,05 kg que desaparecieron del suelo contenían iones y elementos vitales, que son los nutrientes en los que se centra este capítulo. ¿Cuáles son?

¿Cuáles son los nutrientes esenciales?

Alrededor de la mitad de los elementos de la tabla periódica (más de 60) pueden encontrarse en los tejidos de una o más especies de plantas. La pregunta que muchos agricultores, jardineros o biólogos se plantean es ¿cuál de estos elementos son esenciales para el crecimiento y la reproducción en la mayoría de las especies? ¿Y en qué cantidades? Para responder a esta cuestión, los biólogos definen como **nutriente esencial** a todo elemento o compuesto que cumple los siguientes requisitos:

1. Es necesario para el crecimiento y la reproducción de la planta, lo que significa que la planta no puede completar su ciclo de vida sin él.
2. Es necesario para una estructura o función metabólica específica.

A base de anular nutrientes específicos de las plantas y de documentar los efectos o la ausencia de efectos, los biólogos han establecido que son 17 los elementos esenciales para la mayoría de las plantas vasculares. Solo tres de estos elementos, el carbono, el hidrógeno y el oxígeno, acumulan el 96 por ciento del peso de la planta en seco.

Aunque se han propuesto muchas clasificaciones para los elementos principales, tal vez lo más común es dividirlos en nutrientes disponibles en el agua y nutrientes disponibles en el suelo, dividiendo a su vez este último grupo en macronutrientes y micronutrientes (**Tabla 38.1**).

Los **macronutrientes** (los elementos básicos de los ácidos nucleicos, proteínas, hidratos de carbono, fosfolípidos y otras moléculas) se requieren en cantidades relativamente grandes. Entre ellos son importantes el nitrógeno (N), el fósforo (P) y el potasio (K), ya que actúan como **nutrientes limitantes,** lo que significa que limitan el crecimiento de la planta según su disponibilidad. Si se añade N, P y/o K a la tierra a modo de fertilizante, el crecimiento se incrementa. Esto explica por qué en casi todos los fertilizantes los ingredientes principales son N, P o K, enumerados además por ese orden en la bolsa o caja.

Al contrario que los macronutrientes, los **micronutrientes** aparecen en pequeñas cantidades. Al analizar los tejidos de las plantas en seco, nos encontramos con que los micronutrientes aparecen en proporciones de 1 parte por cada 10.000.

Este contraste de cantidad se debe a otra diferencia con los macronutrientes: en lugar de actuar como componente de macromoléculas, los micronutrientes funcionan generalmente

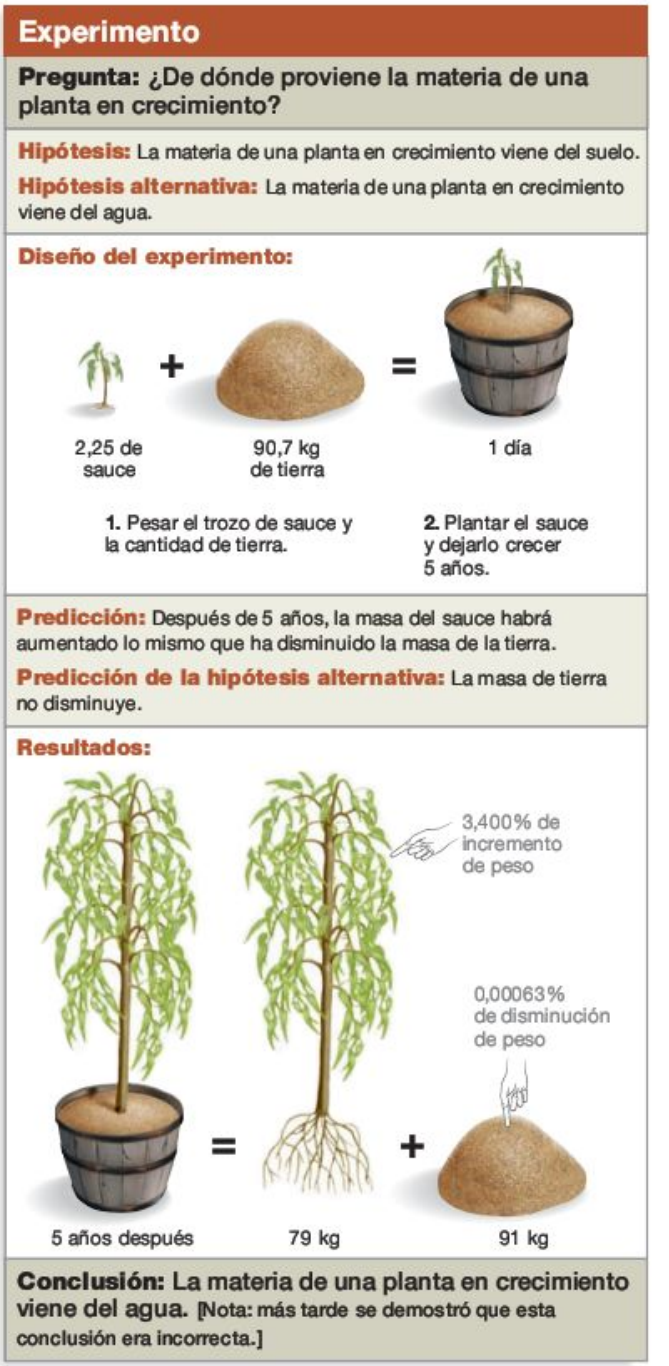


FIGURA 38.1 Experimento sobre el papel del suelo en la nutrición de la planta.

TABLA **38.1** **Nutrientes esenciales**

Elemento	Forma en las que está disponible a las plantas	Funciones	Media del peso en seco	Síntomas por deficiencia
Obtenidos del CO_2 o del H_2O				
Oxígeno	O_2, H_2O	Se aceptan electrones en la respiración celular; componente principal de los compuestos orgánicos	45	Generalmente afecta a las raíces, asfixiando sus células, lo que genera pudrimiento y marchitamiento
Carbono	CO_2	Sustrato para la fotosíntesis: componente principal de los compuestos orgánicos	45	Crecimiento lento (inanición)
Hidrógeno	H_2O	Componente principal de los componentes orgánicos; equilibrio eléctrico y establecimiento de los gradientes electroquímicos	6	Crecimiento lento debido a la muerte celular (desecación)
Obtenidos de la tierra				
(a) Macronutrientes				
Nitrógeno	NO_3^- (nitrato) NH_4^+ (ion amonio)	Componente de ácidos nucleicos, proteínas, hormonas y coenzimas	1,5	Desarrollo deficiente, clorosis (coloración amarillenta de las hojas)
Potasio	K^+	Cofactor para muchas enzimas, necesario para el ajuste osmótico de las células; necesario para la síntesis de moléculas orgánicas	1,0	Clorosis en los márgenes de las hojas o mediante motas; tallos débiles; internódulos cortos
Calcio	Ca^{2+}	Funciones de regulación; papel importante en la estructura de las paredes celulares; estabiliza las membranas; mensajero en la transducción de señales	0,5	Necrosis (pequeñas manchas de células muertas) en los meristemas; deformación de las hojas jóvenes; retraso en el crecimiento; raíces muy ramificadas
Magnesio	Mg^{2+}	Componente de la clorofila; activa muchas enzimas	0,2	Clorosis entre los nervios de las hojas; caída prematura de las hojas
Fósforo	$H_2PO_4^-$ (ion dihidrógeno fosfato) HPO_4^{2-} (ion fosfato)	Componente de los ácidos nucleicos de ATP, fosfolípidos y varias coenzimas	0,2	Retraso en el crecimiento de las plantas; hojas de color verde oscuro con necrosis
Sulfuro	SO_4^{2-} (ion sulfato)	Componente de proteínas y coenzimas	0,1	Retraso en el crecimiento; clorosis
(b) Micronutrientes				
Cloro	Cl^-	Necesario para la fase de paso del agua de la fotosíntesis; equilibrio hídrico y equilibrio eléctrico	0,01	Marchitamiento de las hojas; clorosis y necrosis de las hojas o aparición del color bronce
Hierro	Fe^{3+} (ion férrico) Fe^{2+} (ion ferroso)	Necesario para la síntesis de la clorofila; componente de citrocromos y ferredoxina; cofactor de enzima	0,01	Clorosis entre los nervios de las hojas jóvenes
Manganeso	Mn^{2+}	Participa en la foto síntesis del O_2; activador enzimático; importante en la transferencia de electrones	0,005	Clorosis entre los nervios de las hojas y pequeñas manchas necróticas
Cinc	Zn^{2+}	Participa en la síntesis de la hormona auxina de la planta; mantiene la estructura del ribosoma; activador enzimático	0,002	Internódulos pequeños; retraso y deformidades en el crecimiento de las hojas
Boro	$H_2BO_3^-$ (ion borato)	Cofactor en la síntesis de la clorofila; posible papel en el transporte de azúcares; ayuda a la regulación de la función de las enzimas	0,002	Necrosis negra en las hojas jóvenes y en las yemas
Cobre	Cu^+ (ion cuproso) Cu^{2+} (ion cúprico)	Cofactor de algunas enzimas presentes en la lignina del xilema	0,0006	Hojas verde oscuro con puntos necróticos; hojas torcidas y deformes
Níquel	Ni^{2+}	Cofactor de la enzima presente en el metabolismo del nitrógeno	[sin datos]	Necrosis en las hojas
Molibdeno	MoO_4^{2-} (ion molibdato)	Cofactor en la reducción del nitrógeno, esencial para la fijación de este	0,00001	Clorosis entre los nervios; necrosis de las hojas más viejas

* Estos porcentajes se obtuvieron secando plantas vasculares y midiendo la proporción de cada uno de los elementos en la materia resultante

como cofactores para enzimas específicas (sustancias necesarias para las funciones normales de las enzimas) (véase Capítulo 3). Aunque los micronutrientes solo sean necesarios en pequeñas cantidades, no hay que subestimar su importancia. Por ejemplo, una planta típica contiene solo un átomo de molibdeno por cada 60 millones de átomos de hidrógeno, sin incluir el agua. Sin embargo, puede morir por la falta de molibdeno, ya que funciona como cofactor para varias enzimas que participan en la transformación del nitrógeno. ¿Qué sucede con las plantas cuando faltan otros nutrientes esenciales?

¿Qué pasa cuando los nutrientes esenciales son escasos?

En algunos casos, los biólogos estudian plantas con un crecimiento deficiente y les diagnostican carencia de nutrientes (**Figura 38.2**). Por ejemplo, los nutrientes como N, P, K y el magnesio son móviles: transfieren fácilmente desde las hojas viejas a las nuevas cuando son escasos. Como consecuencia, la carencia de elementos móviles afecta inicialmente a las hojas viejas. Por el contrario, los nutrientes inmóviles como el hierro o el calcio permanecen almacenados en las hojas viejas. Cuando son escasos, son las hojas nuevas las primeras en mostrar síntomas.

En cierta medida, la capacidad para diagnosticar deficiencias de nutrientes se basa en los resultados de estudios que han usado sistemas de crecimiento hidropónicos para examinar esta carencia. El **crecimiento hidropónico** es el que tiene lugar en entornos líquidos. Así, al cultivar plantas en ausencia de suelo, la disponibilidad de nutrientes se puede controlar con precisión.

Como ejemplo, considera el experimento sobre la deficiencia de cobre en los tomates de la **Figura 38.3.** Los investigadores implantaron dos tipos de tratamientos. El primero se desarrolló en frascos que contenían agua y todos los nutrientes esenciales que figuran en la Tabla 38.1 en las concentraciones relativas óptimas para el crecimiento del tomate. El segundo tratamiento era idéntico,pero la solución de nutrientes carecía de cobre.

Como se puede ver en el apartado «Resultados» de la Figura 38.3, la planta sin cobre tiene los tallos atrofiados, el follaje de color antinatural y las hojas dobladas y sin flores. Teniendo en cuenta el papel del cobre como cofactor o componente de varias enzimas que intervienen en reacciones de tipo redox necesarias para la producción de ATP, es comprensible que todos los tejidos de la planta se vieran gravemente afectados. Y ya que el cobre es un micronutriente, es razonable esperar que con solo una pequeña cantidad se cure la deficiencia de la planta. Así, los investigadores hallaron que los síntomas desaparecían si la planta era cultivada en una solución con solo 0,002 mg/L de este elemento. Se han hecho otros estudios similares para otros nutrientes.

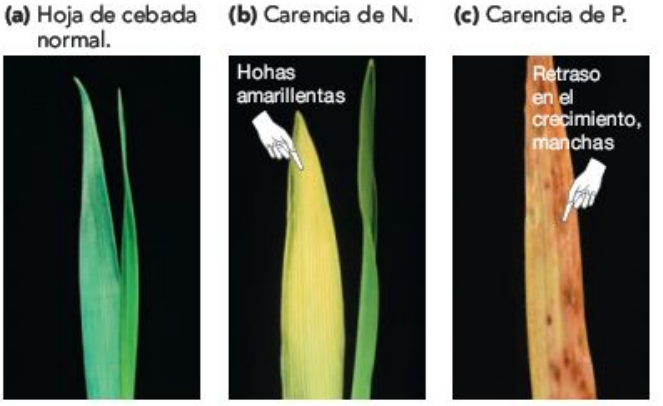


FIGURA 38.2 La deficiencia de nutrientes puede tener síntomas variados. Estas fotos muestran hojas de la cebada normales, con carencia de nitrógeno (N) y con carencia de fósforo (P).

PREGUNTA Cuando el nitrógeno es escaso, ¿qué moléculas o procesos se ven afectados?

FIGURA 38.3 El crecimiento hidropónico se usa para estudiar las carencias de los nutrientes. Cultivar plantas en una solución acuosa en vez de en el suelo permite a los investigadores controlar de forma precisa el número y concentración de nutrientes presentes en el proceso.

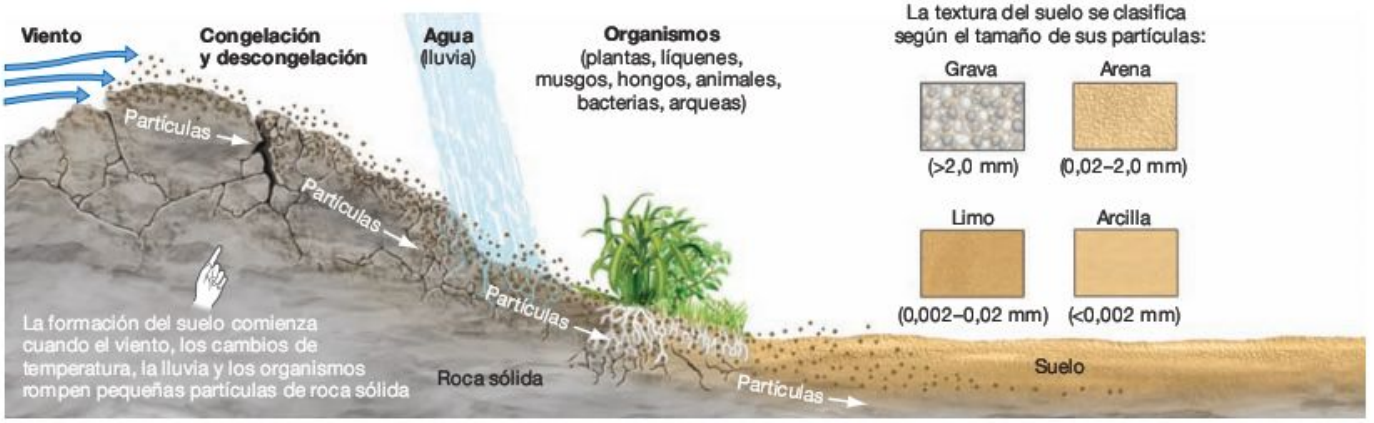


FIGURA 38.4 La formación del suelo comienza con la erosión de las rocas. La formación del suelo comienza cuando el viento, la lluvia y los organismos rompen partículas de roca sólida.

PREGUNTA La erosión del viento y del agua es mucho más severa en lugares con plantas que sin ellas, ¿por qué?

Para los agricultores, jardineros y ecologistas, saber qué nutrientes son esenciales y por qué es básico para comprender las causas de que ciertas plantas prosperen y otras no. Pero, ¿de dónde vienen estos nutrientes? Aunque la respuesta es simple, del suelo, este es sumamente complejo.

38.2 El suelo

El proceso de formación del suelo comienza en la roca. Como muestra la **Figura 38.4,** la **erosión** (fuerza aplicada por la lluvia, el agua corriente o el viento) desmenuza continuamente rocas grandes, obteniendo a partir de ellas fragmentos muy pequeños. Este proceso se acelera si aparecen grietas en la roca. Si las raíces de las plantas crecen en las grietas, se expanden por estas a medida que crecen, ampliando la grieta y rompiendo la roca en trozos pequeños o guijarros. Se produce un efecto similar en latitudes altas o en elevaciones cuando el agua entra en las grietas, se congela en invierno y se expande.

Dependiendo de su tamaño y composición, las partículas resultantes de estos procesos se denominan grava, arena, limo o arcilla. Estos fragmentos de roca son los primeros ingredientes del suelo. Como los organismos ocupan el sustrato, agregan tejidos, células muertas y heces. Esta descomposición de materia orgánica se llama **humus.** Con el tiempo, el suelo se convierte finalmente en una mezcla dinámica y compleja de partículas inorgánicas, partículas orgánicas y organismos vivos. Es común encontrar miles de especies viviendo solo unos centímetros por debajo de un metro cuadrado de suelo. Además de plantas, en el grupo de organismos que viven en el suelo encontramos una gran variedad de hongos y animales, junto a un gran número de bacterias, arqueas y protistas microscópicas (**Figura 38.5**).

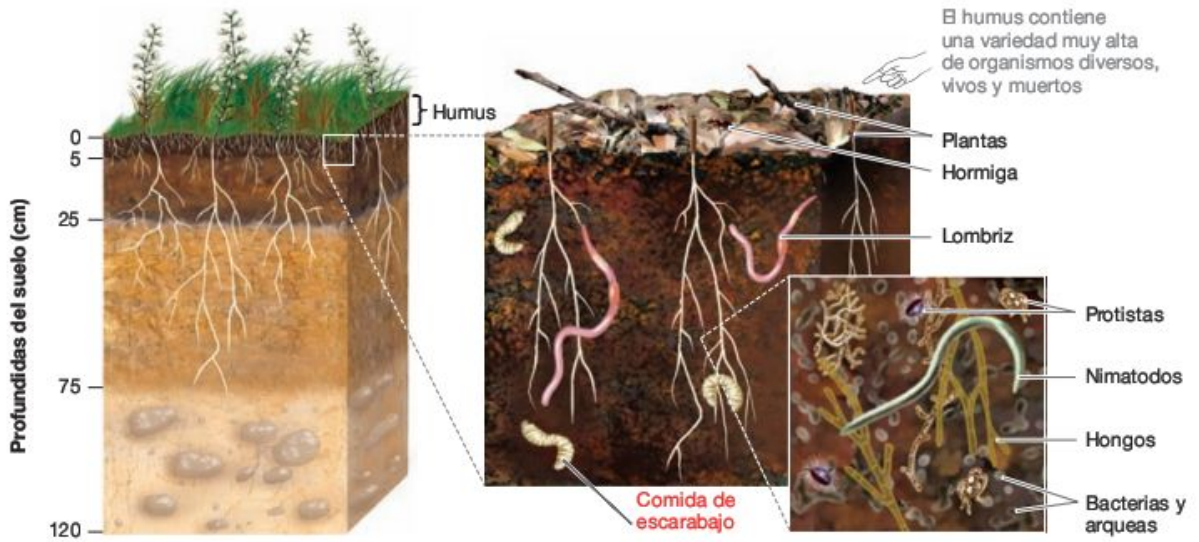


FIGURA 38.5 El suelo maduro es una mezcla compleja de componentes orgánicos e inorgánicos. Además de partículas minerales, el suelo contiene humus (material orgánico que deriva de organismos muertos) y una amplia variedad de organismos vivos.

Tanto la roca madre que aporta al suelo componentes inorgánicos como los organismos y la materia orgánica que lo ocupan varían de un sitio a otro. Por eso, la textura y otras cualidades del suelo varían también. La **textura** depende de las proporciones de grava, arena, limo y arcilla presentes en el suelo, y es importante por varias razones:

- La textura influye en la capacidad de las raíces para penetrar más profundamente en el suelo, aumentando tanto la capacidad para obtener agua y nutrientes como el agarre y el apoyo del cuerpo de la planta. Por ejemplo, el suelo formado por partículas arcillosas compactas tiende a resistir la penetración de la raíz.
- La textura del suelo afecta a la capacidad para retener agua y mantenerla disponible para las plantas. El agua tiende a adherirse a las partículas de arcilla y limo, pero se cuela a través de la arena y la grava.
- La textura del suelo y su cantidad de agua determinan la disponibilidad de oxígeno. Como algunos eucariotas, las plantas necesitan oxígeno que utilizan como aceptor de electrones durante la respiración celular. El oxígeno utilizado por las células de la raíz está en bolsas de aire entre las partículas del suelo. Esto explica por qué regar demasiado una planta es tan perjudicial como no regarla: las raíces se ahogan.

Mediante la erosión de las rocas y la incorporación de humus, pueden pasar años hasta que un suelo alcance una buena textura y gran cantidad de materia orgánica. Por desgracia, lleva menos tiempo estropear este suelo mediante el abuso humano.

La conservación del suelo

La erosión del suelo se produce cuando las partículas de este son arrastradas por la acción del viento o el agua. La erosión se produce de forma natural cuando el agua de los ríos desprende y transporta partículas, así como en otras situaciones. En la mayoría de los ambientes naturales, sin embargo, la tasa de formación del suelo es superior a la tasa de erosión, por lo que el balance de suelo resulta positivo. Lamentablemente, la situación puede cambiar de forma drástica cuando las zonas son explotadas por el hombre.

Cuando se elimina la cubierta vegetal para destinar el suelo a la silvicultura, agricultura o urbanización, las partículas quedan expuestas a la lluvia y al viento, sin raíces que las mantengan en su lugar. Los resultados pueden ser devastadores. En algunos lugares de EE.UU., desaparecieron entre 8 y 10 cm de la capa superior de tierra durante el Dust Bowl de la década de 1930, cuando la sequía y las malas prácticas agrícolas dejaron miles de acres de tierra desprotegidos (**Figura 38.6a**). Aunque la tasa de erosión del suelo en EE.UU. ha disminuido drásticamente desde entonces, en 2003 los investigadores calcularon que casi el 30 por ciento de todas las tierras de cultivo del país se erosionan demasiado rápido como para mantener la productividad a largo plazo. Por otra parte, en los trópicos la deforestación ha desprotegido los suelos y ha contribuido a desastres como los deslizamientos e inundaciones que se produjeron en la República Dominicana y Haití en los meses de mayo y septiembre de 2004, que causaron la muerte de cerca de 5.000 personas (**Figura 38.6b**). En todo el mundo, se estima que se pierden cada año 36.000 millones de tonelads de suelo por erosión.

Las tasas de erosión aumentan a medida que las poblaciones humanas se expanden y que se convierten terrenos antes no aptos para la agricultura o silvicultura en terrenos productivos. Además de la pérdida de suelo, la calidad de este puede disminuir más rápido de lo habitual en las zonas sometidas a continua tala de árboles o a la agricultura. En estos casos, los agricultores y silvicultores eliminan la materia orgánica que de otra manera sería devuelta a la tierra para formar el humus.

Afortunadamente, el suelo es un recurso renovable si se maneja con cuidado. Los agricultores pueden disminuir drásticamente la pérdida de suelo plantando hileras de árboles que actúen de cortavientos y utilizando técnicas que minimicen la cantidad de arado y cultivado que se necesita para controlar las malezas. Se puede mantener la calidad del suelo mediante la adición de material orgánico en forma de estiércol y la plantación de cultivos que se puedan arar y descomponer. Los ganaderos y los forestales pueden emplear métodos de gestión similares. Las técnicas que mantienen la calidad y productividad

(a) Erosión por viento en EE.UU., década de 1930.

(b) Deslizamientos de tierra e inundaciones en Haití, 2004.

FIGURA 38.6 La erosión del suelo puede tener consecuencias devastadoras.

del suelo a largo plazo son la base de la **agricultura sostenible** y la silvicultura sostenible.

La productividad depende de la textura y la materia orgánica pero sobre todo depende de la disponibilidad de nutrientes. Estudiemos esto más de cerca.

¿Qué factores afectan a la disponibilidad de nutrientes?

Los elementos necesarios para el crecimiento de las plantas no se hallan en el suelo en forma de átomos, sino como **iones.** En la segunda columna de la Tabla 38.1 se enumeran algunos de los iones que contienen los nutrientes esenciales que se encuentran en el suelo. Observa que algunos de ellos están disponibles como iones elementales, como el K^+ o Cl^-, mientras que otros existen como iones moleculares, como el HPO_4^{2-} o el NO_3^-.

Los iones presentes en el suelo tienden a comportarse de dos maneras diferentes, en función de su carga (**Figura 38.7**). Los aniones (iones negativos) se disuelven generalmente en el agua del suelo, ya que interactúan con sus moléculas a través de la vinculación del hidrógeno. (El fosfato es una excepción a esta regla; los iones de fosfato tienden a formar complejos insolubles con hierro, aluminio, calcio u otros cationes cargados positivamente). Debido a que existen como solutos, los aniones cargados negativamente están disponibles para que las plantas los absorban, pero también se eliminan muy fácilmente del suelo a causa de la lluvia. La pérdida de nutrientes debida a la circulación de agua por el suelo se llama **lixiviación** o **filtración.**

Los cationes (iones con cargas positivas) no son tan abundantes como los aniones. Esto se debe a que los cationes interactúan con las cargas negativas presentes en dos tipos de partículas del suelo: (1) la materia orgánica que es rica en ácidos orgánicos cargados negativamente, y (2) las superficies de pequeñas partículas laminadas de arcilla, que son ricas en aniones minerales (véase Figura 38.7). Los suelos orgánicos que contienen arcilla tienden a retener nutrientes, debido a que los cationes cargados positivamente de forma débil se filtran y a que este tipo de suelo retiene el agua (y por tanto los aniones) mejor que los arenosos. Por esta razón la presencia de arcilla hace más difícil para las plantas la extracción y uso de los cationes.

Hay otros factores que pueden influir en la disponibilidad de los elementos presentes en el suelo. Tal vez el más importante es el pH del suelo. Recordarás del Capítulo 2 que el pH indica la concentración relativa de los iones de hidrógeno en una solución y que la escala de pH va de 0 a 14. Los suelos con pH bajo tienen una concentración relativamente alta de iones de hidrógeno y se consideran ácidos. Los suelos con un pH alto contienen un número relativamente pequeño de iones de hidrógeno y se denominan básicos o alcalinos. Los suelos ácidos son típicos de regiones como los bosques de coníferas, donde la descomposición de la materia orgánica produce gas carbónico, ácido clorhídrico, ácido fosfórico o ácido nítrico. Los suelos alcalinos son típicos de las regiones donde la piedra caliza ($CaCO_3$) es abundante. Cuando la piedra caliza reacciona con el agua, los iones de calcio que se liberan alcanzan a los protones que se aferran a las partículas del suelo. Los protones reaccionan entonces con CO_3^{2-} para formar iones de bicarbonato (HCO_3^-), lo que provoca la reducción de la concentración de iones de hidrógeno en el suelo, aumentando así el pH.

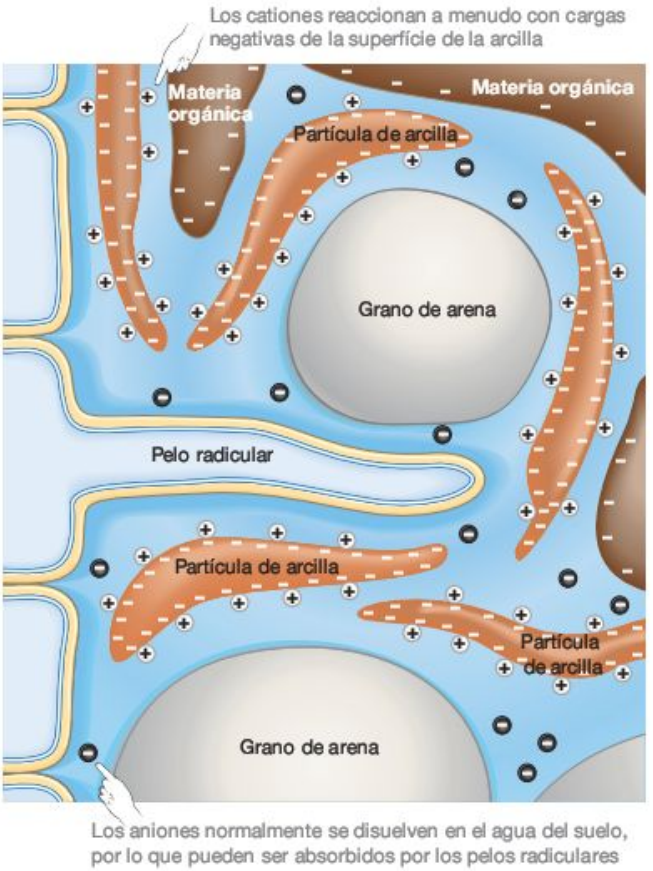


FIGURA 38.7 Los cationes tienden a unirse a las partículas del suelo, los aniones permanecen en la solución. Los cationes se combinan tanto con la materia orgánica como con las partículas de arcilla. Los aniones, sin embargo, se mantienen en la solución.

EJERCICIO Añade símbolos que indiquen los iones positivos que se combinan con materia orgánica.

La mayoría de las plantas prefiere crecer en suelos con un pH relativamente neutro, entre 6 y 7. Sin embargo, algunas como los arándanos, crecen mejor en suelos ácidos (pH de 3 a 5), mientras que otras requieren un suelo alcalino (pH superior a 8). Algunas especies tienen enzimas que se adaptan tanto a entornos de alto como de bajo pH. El pH del suelo afecta de varias maneras a la disponibilidad de nutrientes. Los ácidos desencadenan reacciones ácido-base que aumentan la tasa a la cual se liberan iones elementales de las rocas, y muchos iones moleculares son más solubles en soluciones con pH bajo. La presencia de protones en el agua puede causar también la liberación de cationes que están vinculados a las partículas del suelo, a través de un proceso llamado **intercambio de cationes.** Este intercambio se produce cuando los protones y otros cationes se unen a las cargas negativas de las partículas del suelo y producen cationes vinculados como magnesio o calcio para ser puesto en libertad (**Figura 38.8a**), provocando que estos nutrientes estén disponibles para las raíces cercanas (**Figura 38.8b**). Las plantas influyen en el intercambio catiónico por la liberación de CO_2, que reacciona con H_2O para formar ácido carbónico y la liberación de protones. Si el suelo es demasiado ácido, la lluvia puede desplazar los cationes lejos antes de que los nutrientes sean asimilados (**Figura 38.8c**).

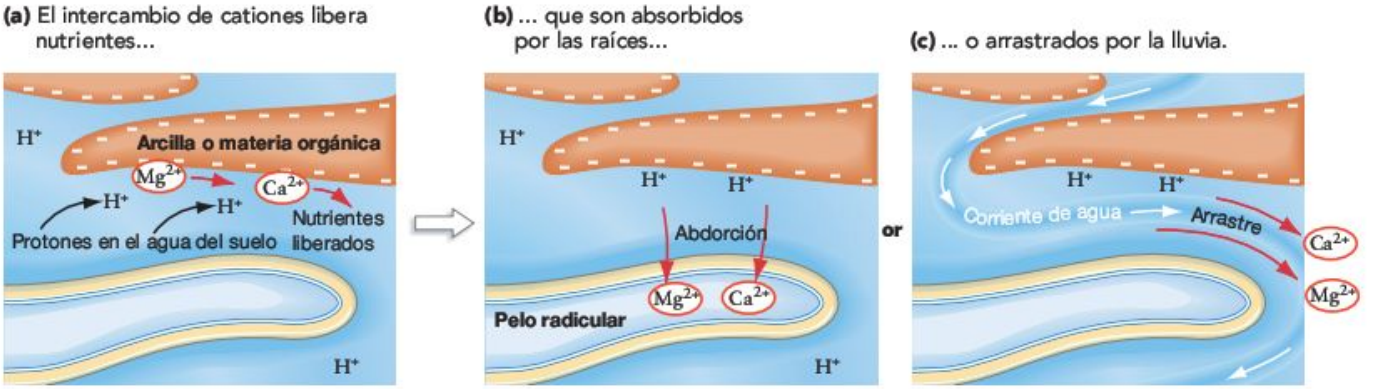


FIGURA 38.8 El intercambio de cationes libera los nutrientes adheridos a las partículas del suelo. Cuando se produce el intercambio de cationes, un protón se une a las cargas negativas presentes en la arcilla o en la materia orgánica, liberando los cationes.

PREGUNTA ¿Por qué es apropiado el término intercambio de cationes?

TABLA **38.2** **Influencia de la composición del suelo en sus propiedades**

Propiedad del suelo	Arena	Arcilla	Materia orgánica
Disponibilidad de agua	**Baja:** el agua se filtra.	**Alta:** el agua se adhiere a la superficie cargada.	**Alta:** el agua se adhiere a la superficie cargada.
Disponibilidad de nutrientes	**Baja:** poca capacidad de intercambio de cationes, los aniones abandonan la solución.	**Alta:** mucha capacidad para el intercambio de cationes, los aniones permanecen en la solución.	**Alta:** fuente de nutrientes; mucha capacidad para el intercambio de cationes, los aniones permanecen en la solución.
Disponibilidad de oxígeno	**Alta:** muchas bolsas de aire.	**Baja:** pocas bolsas de aire.	**Alta:** muchas bolsas de aire.
Capacidad de absorción por raíces	**Alta:** no hay resistencia del suelo.	**Baja:** resistencia del suelo.	**Alta:** no hay resistencia del suelo.

En resumen, los iones negativos permanecen disueltos en el agua del suelo y son accesibles para las plantas, aunque pueden desaparecer fácilmente. Los iones positivos tienden a unirse a las partículas del suelo, pero se liberan mediante intercambio catiónico. La **Tabla 38.2** explica cómo la presencia de arena, arcilla y materia orgánica influye en la disponibilidad de iones y en otras propiedades del suelo.

Una vez que los iones están en solución y se hallan disponibles para la absorción, ¿cómo penetran realmente a las células de la raíz? Los nutrientes se encuentran en muy bajas concentraciones en el suelo, pero en altas concentraciones en las células. ¿Cómo son capaces las plantas de absorber N, P o K?

38.3 La absorción de nutrientes

En la mayoría de lasplantas, la absorción de nutrientes se lleva a cabo en el sistema radicular (en las raíces). Las características generales de la anatomía de la raíz se introdujeron en el Capítulo 36, y el papel de las raíces en la absorción de agua se analizó en el Capítulo 37. Ahora estudiaremos bien la anatomía de las raíces y analizaremos los acontecimientos que ocurren en las membranas plasmáticas de sus células epidérmicas.

La absorción de nutrientes se produce justo por encima de la punta de la raíz, en la región denominada **zona de maduración.** Recuerda del Capítulo 36 que las células epidérmicas en esta parte de la raíz tienen extensiones llamadas **pelos radiculares** (**Figura 38.9**). Estos pelos radiculares aumentan la superficie disponible para la absorción de nutrientes y agua. Cuando un biólogo examinó el sistema de raíces de una sola planta de centeno, estimó que la superficie total de absorción era del tamaño de una cancha de baloncesto. La mayor parte de esta zona (el 60 por ciento) pertenecía a unos 10^{10} pelos radiculares. Los pelos radiculares son tan numerosos y eficientes en la absorción de nutrientes que, con el tiempo, crean una «zona de ago-

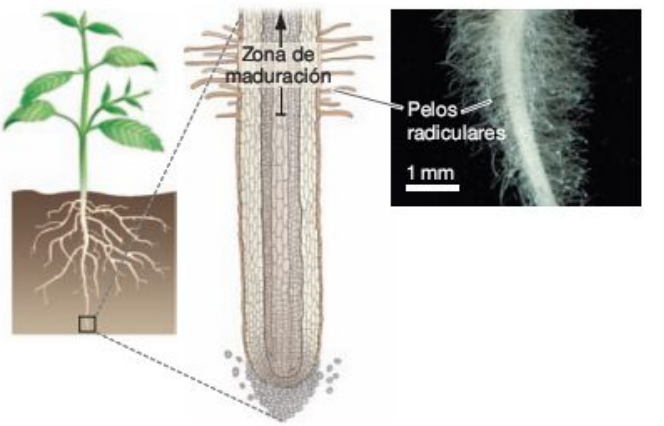


FIGURA 38.9 Los pelos radiculares incrementan el área disponible para la absorción de nutrientes.

tamiento de nutrientes» en el suelo que los rodea. La creación de esta zona es la razón por la cual se hace de vital importancia para la salud de la planta el crecimiento continuo de las raíces. Como las raíces crecen durante toda la vida de la planta, la zona de maduración alcanza continuamente zonas de suelo nuevas y potencialmente ricas en nutrientes.

Si una célula epidérmica alcanza un área donde el suelo tiene nutrientes disponibles, ¿qué ocurre? ¿Cómo cruzan los iones la membrana plasmática y entran en la célula?

Mecanismos de absorción de nutrientes

Los iones, las moléculas pequeñas e incluso las moléculas grandes pueden pasar a través de la pared de las células vegetales libremente. La membrana plasmática, sin embargo, es muy selectiva. Como recordarás del Capítulo 6 la membrana plasmática es una estructura líquida y laminada compuesta por una doble capa de fosfolípidos unidos a proteínas. Debido a que el interior de esta doble capa es no polar e hidrofóbico, se impide el paso de iones (incluso de aquellos necesarios para la planta). Sin embargo, algunas de las proteínas presentes en esta bicapa permiten que ciertos iones específicos crucen la membrana.

Debido a que los pelos radiculares tienen una gran superficie, poseen un número muy grande de proteínas de la membrana que aportan nutrientes en la corteza de la raíz. Sin embargo, estas proteínas no pueden absorber por sí solas los iones que la planta necesita.

Establecimiento y utilización de un gradiente de protones Las plantas recogen nutrientes diferentes y los concentran en sus tejidos. A menudo, los iones como el potasio (K^+), hidrógeno fosfato (HPO_4^{2-}) y nitrato (NO_3^-), tienen mayor concentración en la célula epidérmica que en el agua del suelo. Para que estos iones penetren en la célula, tienen que atravesar la membrana plasmática, enfrentándose a un gradiente de concentración muy fuerte. ¿Cómo es posible?

Como se muestra en la **Figura 38.10a,** todo esto es posible gracias a las **bombas de protones,** o H^+-ATPasas, de las membranas plasmáticas de las células epidérmicas. Estas H^+-ATPasas son similares a las bombas que hacen posible que las células asociadas carguen sacarosa en el floema a pesar del gradiente de alta concentración. Como recordarás del Capítulo 37, cuando un grupo fosfato de ATP se une a las bombas, estas cambian de una manera que les permite el transporte de protones al exterior de la célula (ver Figura 37.23b). La acción de estas bombas hace que haya un exceso de protones en el exterior de la membrana plasmática respecto a su interior. En el caso de los pelos radiculares, este diferencial se traduce en un gradiente de concentración fuerte que favorece el movimiento de protones hacia el interior de la célula epidérmica. Además, el exterior de la membrana epidérmica se carga positivamente en relación con el interior. Dicho de otra forma, hay una diferencia de carga (un **voltaje**) entre el interior y el exterior de la membrana.

Las bombas de protones se encuentran en todos los tipos de células vegetales, y todas las membranas de células vegetales tienen una tensión asociada. Como el voltaje es una forma de energía potencial, las cargas que están separadas por la membrana crean un **potencial de membrana,** o diferencia de carga eléctrica a lo largo de la membrana celular. Por convenio, los potenciales de membrana se expresan desde dentro hacia fuera de la célula. Normalmente, el potencial de membrana de una célula vegetal es de unos 2.200 mV (milivoltios).

Así, además de los gradientes de concentración que afectan a los nutrientes, las membranas de los pelos radiculares crean un gradiente eléctrico fuerte. Recordarás del Capítulo 6 que la combinación de gradientes eléctricos y de concentración se denomina **gradiente electroquímico.** En las membranas de los pelos radiculares, el gradiente eléctrico establecido por las bombas de protones y que favorece la entrada de iones positivos es lo suficientemente fuerte como para superar el gradiente de concentración, que se opone a la entrada de estos cationes.

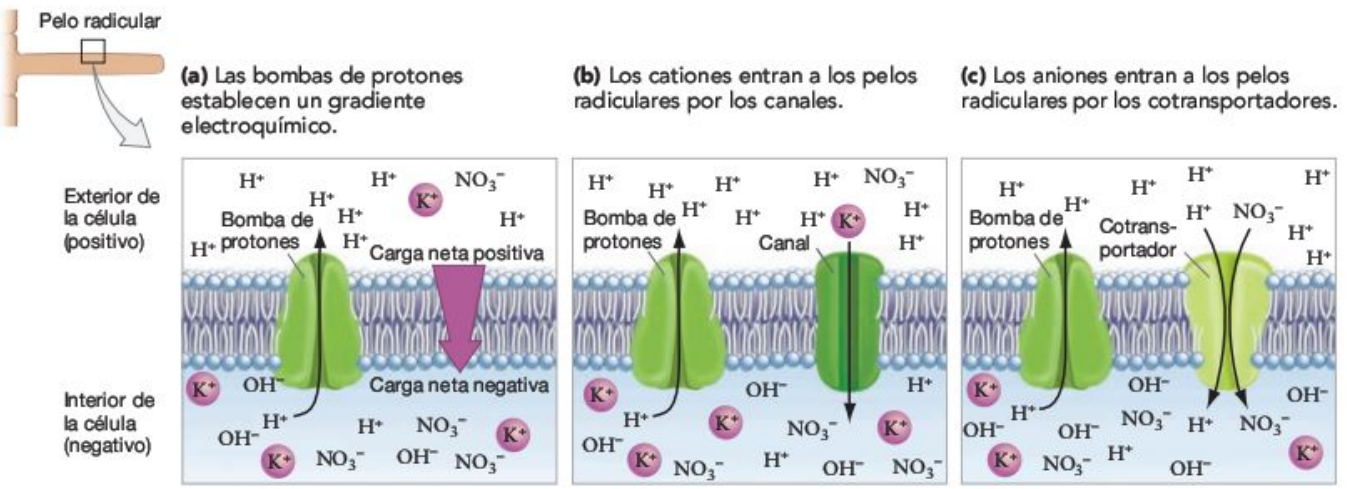


FIGURA 38.10 Los iones penetran en las raíces a través de gradientes electroquímicos creados por bombas de protones.

EJERCICIO En el apartado (b), dibuja una flecha que señale el gradiente de protones. En el apartado (c) dibuja una flecha que señale el gradiente eléctrico e indica su polaridad.

En resumen, las células de las plantas son como baterías que se cargan para atraer los cationes nutritivos necesarios.

Para entender esto, ten en cuenta las investigaciones recientes que explican cómo las membranas de las células epidérmicas importan los cationes de potasio. El potasio es un nutriente esencial para las plantas, ya que actúa como cofactor de más de 40 enzimas. Además, se encuentra en concentraciones relativamente altas dentro de las células de las plantas y desempeña un papel clave en la absorción de agua de las células a través de la ósmosis y en el mantenimiento de una presión de turgencia normal. Los científicos que añadieron iones radiactivos de potasio a la solución fuera de la célula de la raíz y siguieron su rastro se dieron cuenta de que K^+ se introduce en las células a través de un gradiente electroquímico (**Figura 38.10b**). Durante el transcurso de los experimentos, los biólogos aislaron la proteína de la membrana responsable de captar K^+, e identificaron la secuencia de genes que codifica la proteína. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de hacer un dibujo que muestre cómo se importan los cationes a la célula a través de los canales iónicos, y añadir otro dibujo que muestre (1) qué ocurriría si la H^+-ATPasa fallara, y (2) qué sucedería si una molécula bloqueara un canal de comunicación.

Los cationes como K^+ entran a los pelos radiculares a través de un gradiente electroquímico, pero ¿cómo entran los aniones? La carga negativa del interior de las células debería repeler estos iones. Como muestra la **Figura 38.10c,** algunos aniones como NO_3^- entran a los pelos radiculares por dos razones: (1) un gradiente electroquímico fuerte favorece la entrada de protones, y (2) las proteínas transmembranales llamadas **cotransportadores** utilizan la energía liberada por la entrada de protones a lo largo de su gradiente electroquímico para transportar nitrato, fosfato de iones o de otros aniones en dirección contraria a este. Una serie de cationes entra también en las células a través de los cotransportadores. Los iones que no se captan por los pelos radiculares y que se introducen en la raíz a través de las paredes de las células se absorben de la misma manera por las membranas de las células corticales y de las células endodermales. Si entiendes esto, deberías ser capaz de hacer un diagrama que muestre cómo se transportan los aniones al interior de las células por los canales iónicos; y añadir otro dibujo que muestre (1) qué ocurriría si las H^+–ATPasa fallaran y, (2) qué pasaría si una molécula bloqueara el cotransportador de aniones.

En resumen, el gradiente electroquímico creado por las bombas de protones hace posible que las raíces de la planta absorban cationes y aniones claves a través de los canales iónicos y los cotransportadores. Una vez que los iones han entrado en la raíz, son transportados a través su corteza por las vías simplástica y apoplástica introducidas en el Capítulo 37. Para entrar en el xilema, sin embargo, los nutrientes tienen que pasar a través de las membranas plasmáticas de las células endodermales y, a continuación a los tubos del xilema. Una vez que forman parte de la savia de xilema, los iones son transportados a los tejidos en toda la planta.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Soil Formation and Nutrient Uptake

Transferencia de nutrientes a través de hongos micorrícicos Para sintetizar proteínas y ácidos nucleicos, las plantas necesitan extraer grandes cantidades de nitrógeno y fósforo del suelo. A pesar de que las plantas toman los nutrientes mediante el establecimiento de un gradiente proteico a través de las membranas de los pelos radiculares, la mayoría solo puede absorber el suficiente N y P para satisfacer sus necesidades nutricionales con la ayuda de los hongos que viven asociados a sus raíces. Como recordarás del Capítulo 31, a estos hongos se los llama **micorrizas** (literalmente, «hongo de la raíz»). Las micorrizas y las plantas tienen una relación **simbiótica** («vivir juntos»), lo que significa que viven en contacto físico unos con otros.

Los árboles y arbustos que crecen en el norte de los bosques reciben grandes cantidades de nitrógeno gracias a los hongos micorrícicos. Los hongos simbiontes son particularmente eficaces en la digestión de aminoácidos de materia vegetal decadente y en la absorción de iones de amonio (NH_4^+) y otras formas de nitrógeno utilizable. Debido a que estos hongos tienen hifas (filamentos) que se enrollan alrededor de las células epidérmicas de las raíces y se extienden por el suelo circundante, se los conoce como hongos **ectomicorrícicos** o **EMF;** véase la Figura 31.11a. (El prefijo griego *ecto* significa «fuera»). En cambio, las plantas que viven en pastizales y en los bosques tropicales reciben la mayor parte del fósforo que necesitan de las especies de hongos cuyas hifas pueden penetrar en las paredes de las células de las raíces. Debido a que algunas de las hifas de estos hongos crecen de forma ramificada y se parecen a árboles pequeños cuando se ven a través de un microscopio, a estos hongos simbiontes se los llama **hongos micorrícicos arbusculares** o **AMF;** véase Figura 31.11b. (El prefijo latino *arbor* significa «árbol»). Los biólogos estiman que más del 80 por ciento de todas las especies de plantas vasculares están asociadas con micorrizas.

En el Capítulo 31 se presentaron evidencias experimentales de que los EMF y los AMF transfieren nitrógeno y fósforo del suelo a las raíces de las plantas. A cambio, las plantas con las que se asocian les transfieren azúcares y otros productos fotosintéticos. Debido al intercambio de nutrientes, la simbiosis se considera una relación **mutualista,** o de beneficio mutuo (**Figura 38.11**). En el Capítulo 31 se hizo hincapié también en dos razones por las que los hongos son particularmente eficientes en la adquisición de los nutrientes requeridos por las plantas: en primer lugar, forman redes de filamentos que aumentan la superficie disponible para la absorción de nutrientes hasta un 700 por ciento. En segundo lugar, sintetizan y secretan una amplia variedad de enzimas digestivas. Estas enzimas descomponen el material vegetal muerto y otras fuentes de nutrientes, liberando iones que pueden ser absorbidos y utilizados por el mismo hongo o por su planta asociada. La mayoría de las especies de plantas crecen lentamente y se ven sobrepasadas por su competencia si no tienen micorrizas asociadas.

Mecanismos de exclusión de iones

Las plantas tienen sofisticados sistemas para la absorción de nutrientes a través de los gradientes de protones que generan y las relaciones mutualistas con hongos. Sin embargo, la ab-

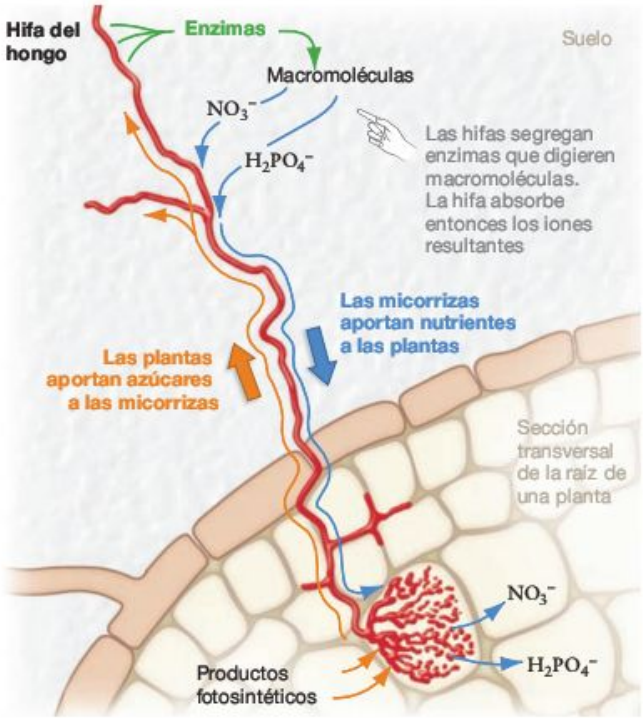


FIGURA 38.11 La mayoría de las micorrizas y las plantas son mutualistas. Aunque algunos hongos micorrícicos con parásitos, la mayoría aporta nutrientes a sus plantas a cambio de productos fotosintéticos.

sorción de iones no es siempre beneficiosa. Por ejemplo, hay determinados tipos de suelos naturales, así como los suelos que han sido contaminados por residuos o productos de la minería u operaciones de fundición, que contienen una cantidad suficiente de cadmio, cinc, níquel, plomo u otros metales como para envenenar a la mayoría de las plantas. El sodio es también muy perjudicial en concentraciones altas; un exceso de Na^+ en las células puede perturbar el correcto funcionamiento de las enzimas, mientras que un exceso de sodio en los espacios extracelulares puede crear un potencial de soluto que extrae el agua suficiente de las células como para provocar una pérdida de turgencia. ¿Cómo pueden excluir las plantas los iones perjudiciales?

La exclusión pasiva Es posible que los iones que penetran en las raíces a través de la vía apoplástica nunca lleguen al xilema. Para entender por qué, recuerda del Capítulo 37 que la banda de Caspary fuerza a todos los solutos que viajan por la vía apoplástica a cruzar la membrana plasmática de las células endodermales para penetrar en la raíz. Los iones que no pueden entrar en las células endodermales no podrán acceder al resto de la planta. Esto ocurre porque la membrana de una célula endodermal contiene solo determinados tipos de transportadores y canales, lo que la hace actuar como un filtro selectivo. De esta manera, la presencia de la banda de Caspary permite que células endodermales impidan que algunos iones entren a la vía simplástica y lleguen al xilema. Los iones excluidos no se eliminan de la corteza de la raíz, por lo que a la banda de Caspary se la considera un mecanismo pasivo de exclusión de metales, sodio y otros tipos de iones (**Figura 38.12**).

La exclusión pasiva también se produce en los pelos radiculares. Si en los pelos radiculares faltan las proteínas transmembranales necesarias para que determinados iones penetren en las células, los iones no entrarán. Como ejemplo, considera algunos experimentos que estudian la variación en la tolerancia a la sal. Algunas especies de cultivo son mucho más tolerantes a suelos salinos que otras. Por ejemplo, el arroz es muy sensible a la acumulación de sal, mientras que la cebada es relativamente tolerante. Incluso dentro de la misma especie, el grado de tolerancia a la sal puede variar. Los investigadores sembraron variedades de maíz *(Zea mays)* tolerantes y no tolerantes a la sal en cultivos hidropónicos con una alta concentración de NaCl. Encontraron que los organismos intolerantes a la sal absorbieron dos veces más Na^+ que los organismos tolerantes a la sal. Para poder interpretar este resultado, los investigadores lanza-

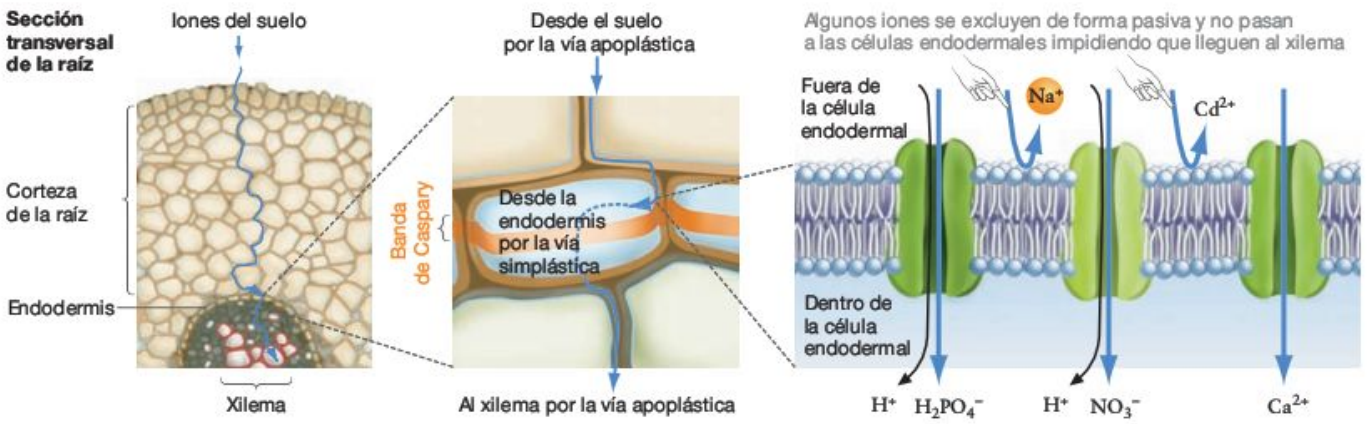


FIGURA 38.12 La exclusión pasiva tiene lugar en las células endodermales. Algunos iones son excluidos en las células endodermales porque es difícil para ellos atravesar la membrana plasmática

EJERCICIO Señala el cotransportador de iones fosfato, el cotransportador de nitratos y el canal de iones de calcio que aparece aquí.

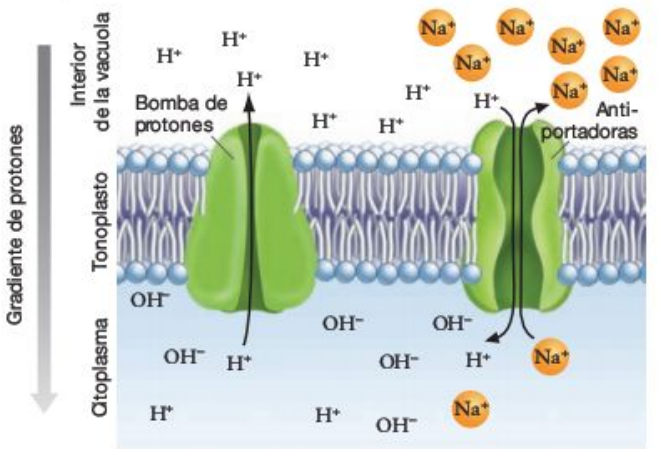
ron la hipótesis de que las poblaciones de organismos tolerantes a la sal tienen menos canales de sodio en sus raíces que los organismos intolerantes. Si esta hipótesis se confirmara, implicaría que la tolerancia a la sal, y quizá otros aspectos de la exclusión pasiva, está basada, al menos en parte, en la abundancia de proteínas transmembranales de los pelos radiculares.

La exclusión activa Las plantas están también dotadas de mecanismos para hacer frente a las toxinas una vez que están dentro de sus células. Esto es importante, ya que todos los nutrientes son tóxicos si están presentes en concentraciones lo suficientemente altas. Piensa en el cobre, por ejemplo. Los canales de cobre admiten pequeñas cantidades necesarias para el funcionamiento normal de las células. Pero las plantas que crecen en suelos cercanos a yacimientos de cobre desarrollan gradientes de concentración que favorecen el flujo de este nutriente por lo que, eventualmente, podría almacenarse un excedente de este elemento en la planta. ¿Cómo neutralizan este exceso de nutrientes antes de que envenenen las enzimas claves?

Uno de los mecanismos para hacer frente a las concentraciones tóxicas de metales se desarrolla mediante pequeñas proteínas llamadas metalotioneínas. Las **metalotioneínas** se adhieren a los iones metálicos y evitan que actúen como veneno. Se han encontrado genes de estas proteínas en una variedad muy amplia de organismos: bacterias, hongos y animales o plantas. Investigaciones recientes sobre las especies de *Arabidopsis thaliana* de la familia de la mostaza han demostrado que los organismos de poblaciones con tolerancia alta al cobre producen muchas más proteínas metalotioneínas que los organismos de las poblaciones con tolerancia baja al cobre. Producir proteínas metalotioneínas requiere un gasto de energía y representa una forma activa de exclusión.

Hay un segundo mecanismo para neutralizar activamente las toxinas específicas que consiste en el transporte de las proteínas situadas en el **tonoplasto,** que es la membrana que rodea la vacuola. Las proteínas de es membrana permiten a las plantas eliminar las sustancias tóxicas del citoplasma y almacenarlas en la vacuola. El mejor ejemplo tal vez es el de las proteínas que mueven iones de sodio desde el citosol hasta el interior de las vacuolas, donde no pueden envenenar a las enzimas. La **Figura 38.13a** muestra cómo trabajan estas proteínas. Las bombas del tonoplasto mueven protones hacia el interior de la vacuola, creando un gradiente electroquímico que favorece la circulación de H^+ hacia el exterior de la vacuola. La proteína de transporte que funciona como **antiportadora** usa este gradiente para sacar los protones de la vacuola, a través de su gradiente electroquímico, introduciendo iones de sodio en la vacuola, en contra del gradiente de concentración de sodio. (Recuerda del Cuadro 37.3 que una antiportadora es una proteína que transporta un soluto en contra de su gradiente electroquímico). Esta antiportadora de H^+/Na^+ ha entusiasmado a los biólogos, ya que ofrece una alternativa genética para cultivar plantas que puedan crecer bien en suelos salinos creados por prácticas deficientes de riego. Como ejemplo, considera la posibilidad de realizar un experimento en el que se expone a niveles diferentes de NaCl a individuos de *Arabidopsis* normal y a individuos manipulados genéticamente que incluyen el gen de la antiportadora H^+/Na^+. Como se muestra en la **Figura 38.13b,** los individuos transformados genéticamente son capaces de crecer de manera eficiente, incluso cuando son expuestos a concentraciones altas de sal. En el mismo sentido, el **Cuadro 38.1** de la página 852 explica cómo las plantas con capacidad para retener las toxinas en sus vacuolas podrían utilizarse para la limpieza de suelos contaminados.

(a) En el tonoplasto, los antiportadores desplazan los H^+ hacia fuera y los Na^+ hacia dentro.



(b) Las plantas con antiportadoras de H^+/Na^+ toleran la sal.

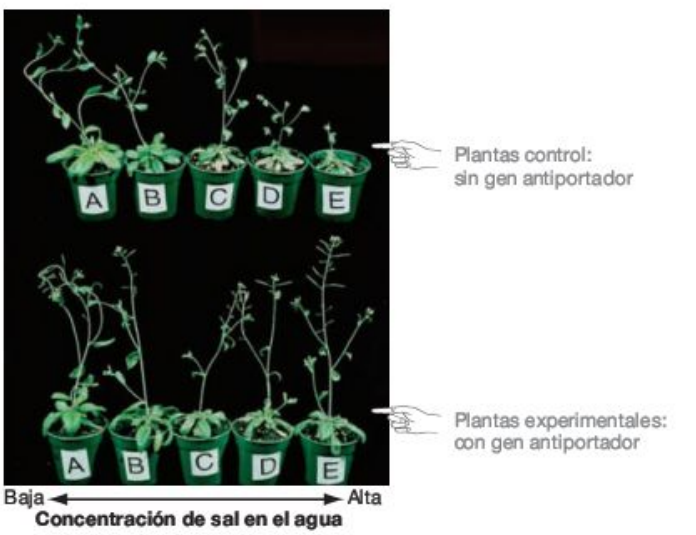


FIGURA 38.13 En las plantas no tolerantes a la sal, una antiportadora concentra el sodio en las vacuolas. (a) En el tonoplasto de las especies tolerantes a la sal, se establece un gradiente de protones mediante bombas de protones. Este gradiente permite a las antiportadoras concentrar iones de sodio dentro de las vacuolas, donde no envenenan a las enzimas del citoplasma. **(b)** Las plantas de *Arabidopsis* que se transformaron genéticamente con la proteína antiportadora crecen mejor incluso cuando se riegan con agua salada.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las plantas absorben la mayoría de los nutrientes que necesitan por las proteínas transmembranales de los pelos radiculares.
- Las proteínas de las membranas plasmáticas de las células de los pelos radiculares expulsan electrones fuera de las células, creando un gradiente electroquímico que favorece la entrada de iones por los transportadores o cotransportadores.
- En muchas especies, las micorrizas son importantes para introducir en la raíz iones que contienen átomos de nitrógeno o fósforo.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar cómo las plantas generan y usan potencia eléctrica para atraer iones claves.
2) Hacer un dibujo en el que se aprecie cómo se desplaza un ión de cadmio a la planta, explicando cómo es excluido de diferentes localizaciones mediante mecanismos de exclusión activos y pasivos.

38.4 Fijación del nitrógeno

El gas nitrógeno (N_2) constituye el 80 por ciento de la atmósfera. Lamentablemente, las plantas y otros eucariotas no pueden utilizar el nitrógeno en este estado. El nitrógeno gaseoso no es reactivo porque las uniones triples entre los dos átomos de nitrógeno son muy fuertes y difíciles de romper. Para sintetizar los aminoácidos, los ácidos nucleicos y otros compuestos que contienen nitrógeno, las plantas necesitan absorber el nitrógeno en formas más débiles, como es el caso del amonio o de los iones de nitrato. Pero en muchos suelos estos iones son escasos, lo que lleva a que el crecimiento de la planta está a menudo limitado por la disponibilidad de nitrógeno utilizable. La mayoría de las plantas crecen mucho más rápido cuando reciben un fertilizante rico en nitrógeno.

Sin embargo, el uso de fertilizantes a base de nitrógeno tiene inconvenientes. Producir este tipo de fertilizantes requiere mucha energía y en muchas partes del mundo los fertilizantes ricos en amoniaco u otras bases de nitrógeno resultan muy caros para los agricultores. En las regiones más prósperas, estos fertilizantes se utilizan tanto que están causando graves problemas de contaminación (véase Capítulo 28). Por estas y otras razones, existe un interés especial en comprender las bases moleculares de un fenómeno biológico llamado la fijación del nitrógeno.

Entre todos los organismos del árbol de la vida, solo unas pocas especies de bacterias y arqueas, son capaces de absorber el N_2 de la atmósfera y convertirlo en amonio, nitritos o nitratos. Este proceso se denomina **fijación del nitrógeno.** La fijación del nitrógeno requiere una serie de enzimas y cofactores especializados, incluida una multienzima compleja llamada nitrogenasa. El proceso requiere mucha energía. La nitrogenasa necesita gastar 24 moléculas de ATP para reducir molécula de N_2 en dos moléculas de NH_3.

En muchos casos, las células bacterianas que son capaces de llevar a cabo la fijación del nitrógeno están presentes en las células de la raíz de las plantas. Aunque esto puede ocurrir en varios tipos de bacterias y plantas, el caso mejor estudiado es el de las bacterias del género *Rhizobium* que se asocia con la familia de las plantas del guisante. A las bacterias que pertenecen al género *Rhizobium* o a especies estrechamente relacionadas se las llama **rizobias;** a las plantas de la familia del guisante se las llama **legumbres.**

Como muestra la **Figura 38.14,** las células de las raíces de las legumbres forman estructuras llamadas **nódulos,** donde se encuentran las rizobias fijadoras de nitrógeno. Al igual que los hongos micorrícicos y sus plantas huésped, las legumbres y la rizobia tienen una relación mutualista. La bacteria fijadora de nitrógeno aporta a la planta amoniaco, mientras que la planta aporta a la bacteria hidratos de carbono y protección. Sin embargo, la asociación tiene un coste para la planta. Para que la bacteria sintetice la enorme cantidad de ATP necesaria para la fabricación de amoniaco, las plantas tienen que proporcionarles grandes cantidades de azúcar.

Grupos de investigación de todo el mundo han tratado de averiguar qué genes y proteínas participan en la interacción entre legumbres y rizobias. La investigación está motivada en gran medida por la esperanza de que los genes puedan introducirse en especies como el trigo o el arroz, mediante las técnicas que se describen en el Capítulo 19. Las raíces de trigo y el arroz podrían ser así ocupadas por bacterias fijadoras de nitrógeno y se podría reducir el uso de fertilizantes ricos en nitrógeno.

¿Cómo colonizan las bacterias fijadoras de nitrógeno las raíces?

Cuando una semilla de guisante germina, sus raíces no contienen una población de rizobia. La raíz debe ponerse en con-

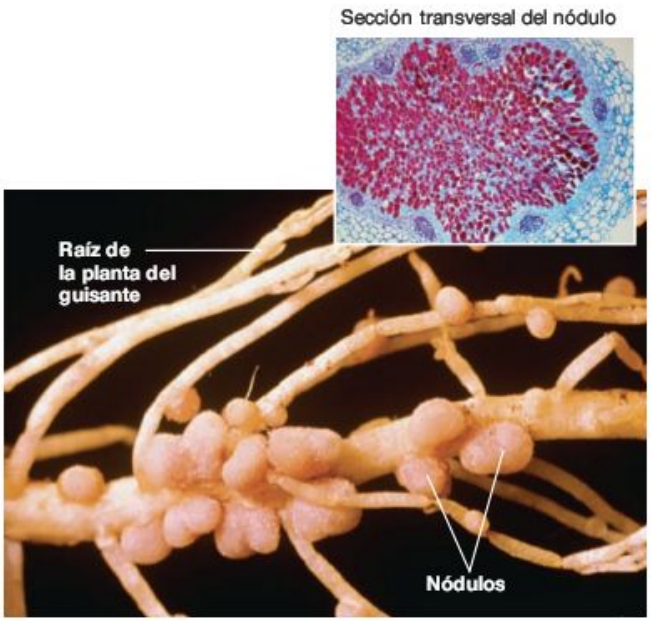


FIGURA 38.14 En algunas plantas las raíces tienen nódulos donde vive la bacteria fijadora del nitrógeno.

tacto con las células de bacterias existentes en el suelo, la rizobia debe colonizar las células de la raíz, y las células de la raíz deben convertirse en nódulos. La colonización es un proceso complejo que abarca una serie de interacciones entre la rizobia y la legumbre.

Lo primero que tiene que ocurrir en la colonización es que la planta del guisante y su bacteria simbiótica se reconozcan. El reconocimiento se inicia con unos compuestos llamados flavonoides que son liberados por las raíces jóvenes. Cuando los flavonoides entran en contacto con la rizobia, las bacterias responden produciendo moléculas de azúcar que contienen **factores de nodo** (para la formación de nódulos). Los factores de nodo, a su vez, se unen a proteínas de la superficie de las membranas de los pelos radiculares.

Esta etapa de reconocimiento es específica para cada especie. Cada legumbre produce un flavonoide diferente que actúa como señal de reconocimiento, y cada especie de rizobia responde con uno o más factores de nodo singulares. Cuando se han realizado experimentos que han cambiado las señales de reconocimiento o los factores de nodo entre las especies, la etapa de reconocimiento ha fallado.

¿Cómo responden las plantas al contacto de una bacteria simbiótica?

Cuando los factores de nodo se unen a la superficie de los pelos de la raíz, se produce una cadena de acontecimientos que conduce a cambios morfológicos en la legumbre de acogida. Como se ve en la **Figura 38.15,** la rizobia se multiplica y entra en la célula epidérmica a través de una invaginación de la membrana del pelo radicular llamada **hilo de infección.** Después de invadir la corteza de la raíz, la infección explota y libera a la rizobia en el interior de células de la corteza. Las células de la corteza infectadas empiezan a dividirse rápidamente, formando los nódulos de la raíz.

En relación a estos cambios morfológicos, se producen también cambios genéticos. Por ejemplo, la rizobia necesita obtener oxígeno para llevar a cabo la respiración aeróbica y producir los electrones portadores y el ATP necesarios para la fijación de nitrógeno. Sin embargo, la enzima compleja clave, la nitrogenasa, se envenena en presencia de oxígeno. El problema se resuelve mediante una molécula que contiene hierro llamada leghemoglobina (abreviatura de «legumbre de la hemoglobina»). La **leghemoglobina** es producida por las células de la planta huésped en respuesta a la infección por rizobia, y consta de una proteína globina compleja unida al oxígeno a través de un grupo hemo (véase Capítulo 3). La molécula es similar a la hemoglobina de los glóbulos rojos y es la que aporta ese color rosado a los nódulos de la raíz (véase Figura 38.14). El átomo de hierro del grupo hemo se une a moléculas de oxígeno, de la misma manera que el grupo hemo de la hemoglobina se une al oxígeno en los pulmones. Las moléculas de oxígeno de la rizobia se adhieren a la leghemoglobina en lugar de a la nitrogenasa. Después de unirse a la leghemoglobina, el oxígeno se entrega directamente a las enzimas en la cadena de transporte de electrones de la rizobia, donde actúa como aceptor de electrones durante la respiración celular (**Figura 38.16**).

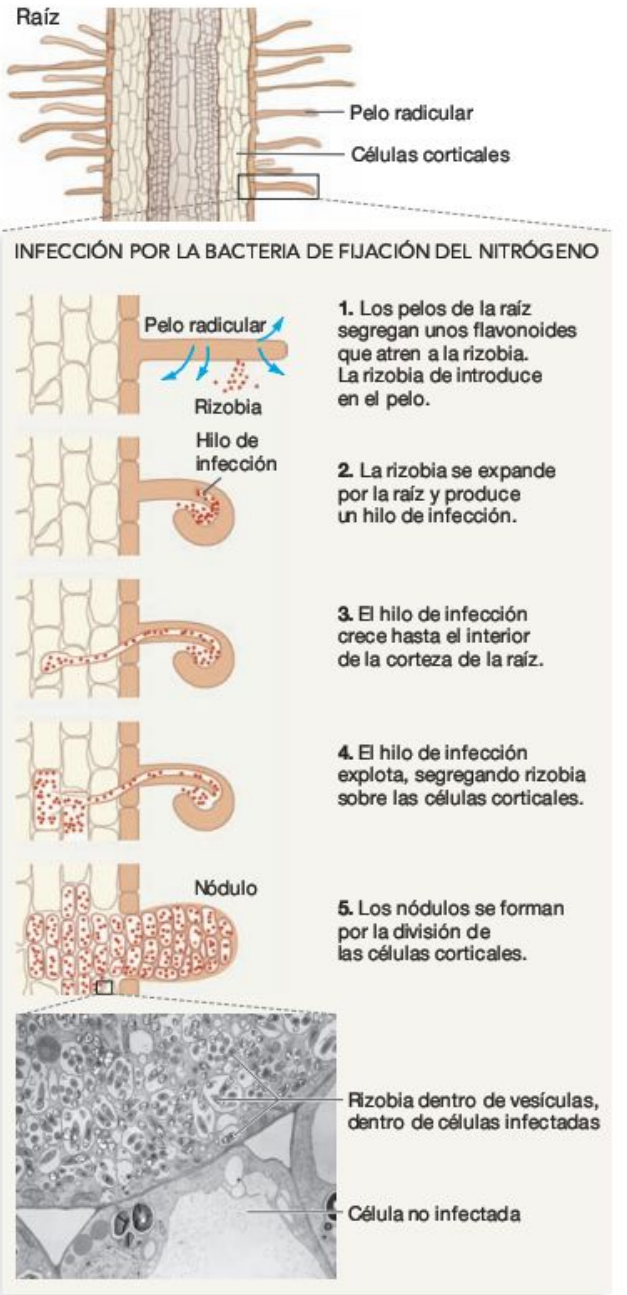


FIGURA 38.15 La infección por la bacteria de fijación del nitrógeno es un proceso de varias etapas. Una vez que la rizobia se adhiere a los pelos de la raíz, se introduce en el citoplasma e infecta la corteza de la raíz. Si la bacteria alcanza las células de la corteza, estas responden dividiéndose y formando nódulos.

En resumen, una secuencia compleja de pasos permite a la rizobia colonizar los pelos radiculares de las legumbres, formando nódulos y fijando nitrógeno. En cada fase del proceso se implican genes de la planta de acogida y de la bacteria simbiótica. Identificar las estructuras genéticas claves y las secuencias reguladoras de DNA e introducirlas en el arroz, el trigo o el maíz no será tarea fácil. Aunque desarrollar una cepa de arroz o trigo que fijara el nitrógeno sería considerado

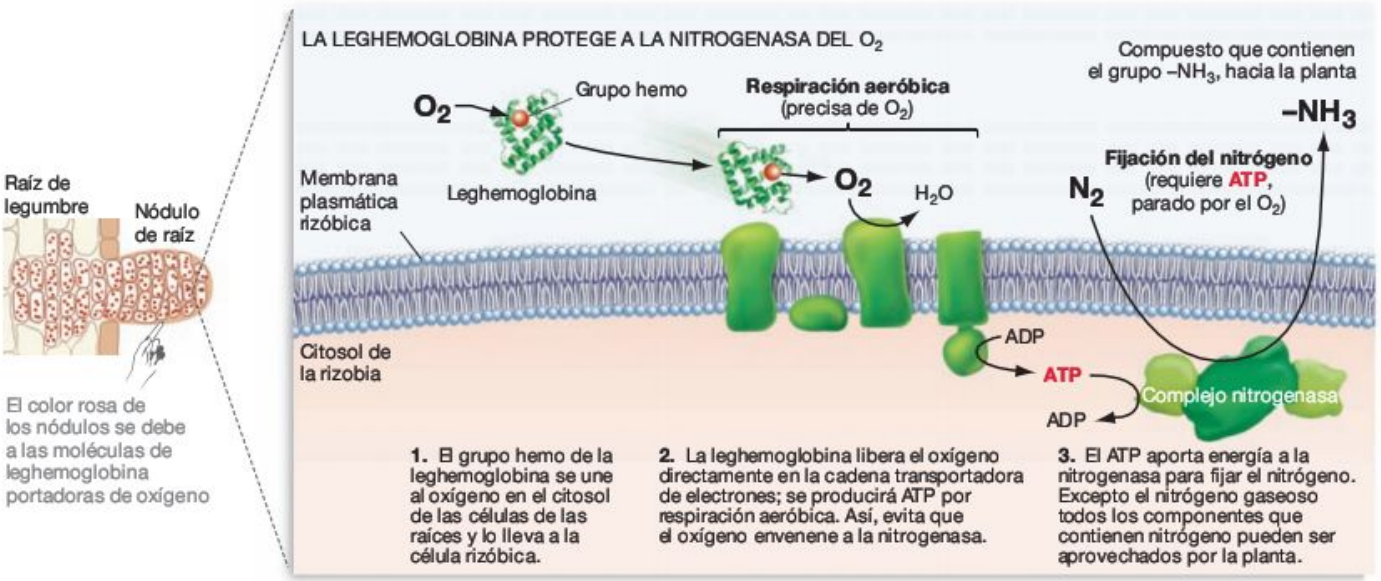


FIGURA 38.16 La leghemoglobina protege a la nitrogenasa del O_2.

como un gran logro biológico, los investigadores saben que será muy difícil desarrollar las etapas de reconocimiento y respuesta en especies que no pertenezcan al grupo de las legumbres.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Algunas especies de bacterias infectan las células de las raíces de las plantas y fijan nitrógeno, dejándolo a disposición de la planta.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama de flujo que recoja los pasos de reconocimiento entre la planta de acogida y la bacteria simbiótica, y la formación de los nódulos.
2) Generar hipótesis que respondan a estas dos preguntas sobre la fijación del nitrógeno: ¿por qué no tienen todas las plantas bacterias que fijen nitrógeno? y ¿por qué es tan compleja la interacción que establece la infección por la bacteria fijadora de nitrógeno?

38.5 Adaptaciones nutricionales de las plantas

Basándonos en los datos disponibles, puede afirmarse que más del 95 por ciento de plantas vasculares utilizan las bombas de protones como mecanismo de importación de los nutrientes del suelo. Más del 80 por ciento complementan su «dieta» con nutrientes adquiridos de las micorrizas, y una pequeña pero significativa fracción se asocia con bacterias fijadoras de nitrógeno. Quizá el 99 por ciento de todas las especies de plantas vivientes producen su propio azúcar mediante la fotosíntesis.

¿Qué pasa con el pequeño porcentaje de plantas que no se rigen por ninguno de estos tipos de obtención de nutrientes? Algunas parecen vivir en el aire, otras parasitan al resto de plantas y otras cazan insectos y se alimentan de ellos.

Las plantas epifitas

Existen especies de diversos linajes de plantas que no absorben los nutrientes del suelo. De hecho, estas especies ni siquiera se ponen en contacto con la tierra. Como muestra la **Figura 38.17a,** a menudo crecen en las mismas hojas o en ramas de árboles. Por esta razón se las llama **epifitas** («encima de plantas»). El musgo español que cuelga de los árboles de roble del sur de EE.UU. es un ejemplo conocido, aunque esta especie no es en realidad un musgo, sino una bromelia, un derivado de la piña. En el norte de los bosques, es común que los musgos y los helechos epifitos crezcan en los troncos de los árboles. En los trópicos y subtrópicos, un tercio de todos los helechos crecen como epifitas, y hay miles de especies de orquídeas epifitas, bromelias y licofitas.

Las plantas epifitas absorben la mayor parte del agua y los nutrientes que necesitan del agua de la lluvia, del polvo y de las partículas que se acumulan en sus tejidos o en las grietas de la corteza. Como muestra la **Figura 38.17b,** algunas epifitas tienen hojas que crecen en rosetas y forman «depósitos» que acumulan y retienen agua y desechos orgánicos. En tales casos, los nutrientes se absorben en realidad a través de las hojas.

Plantas parásitas

A los organismos que viven en estrecho contacto físico con individuos de otra especie y que disminuyen las aptitudes físicas de estos individuos, generalmente mediante la obtención de agua o los nutrientes de estos, se los denomina **parásitos.** Basándose en los datos disponibles actualmente, los biólogos estiman que hay cerca de 3.000 especies de angiospermas pa-

CUADRO 38.1 ¿Puede la fitorremediación ayudar a limpiar los suelos contaminados?

Algunas especies de plantas son capaces de crecer en sitios contaminados con agentes tóxicos, el compuesto explosivo TNT, o metales como el cadmio, el cinc, el níquel o el plomo. *Thlaspi caerulescens*, por ejemplo, puede acumular hasta 300 veces más cinc y 1.500 veces más cadmio en sus hojas que la mayoría de especies de plantas, sin ningún efecto tóxico. El amaranto puede tomar y almacenar grandes cantidades de cesio radiactivo en sus tejidos, y la mostaza *Brassica juncea* acumula plomo en concentraciones muy altas. Si se pudiera fomentar el crecimiento de estas especies en sitios contaminados, sería posible reducir la contaminación del suelo poco a poco, cosechando plantas superficiales y eliminándolas. Algunos investigadores sugieren incluso que, si las plantas acumularan iones metálicos y pudieran cosecharse como el heno, las hojas y los tallos podrían quemarse y utilizar sus cenizas como fuentes de minerales metálicos.

La **fitorremediación** es el uso de plantas para limpiar los suelos contaminados, así como la biorremediación utiliza bacterias y arqueas para reducir las concentraciones de compuestos tóxicos (véase Capítulo 28). Los investigadores están estudiando plantas que acumulan toxinas en sus tejidos, en un intento de averiguar cuáles son los genes y las proteínas involucrados. Hasta la fecha, los resultados indican que estas especies tienen proteínas de transporte especializadas que aportan ciertas moléculas o iones al xilema y posteriormente concentran las toxinas en las vacuolas de las células que se encuentran en las hojas y tallos.

Además de las especies que acumulan toxinas en los tejidos superficiales, algunas plantas tienen las enzimas que actúan sobre compuestos tóxicos y los hacen inofensivos. El álamo, por ejemplo, es capaz de descomponer una molécula causante de cáncer, llamada tricloroetileno (TCE) en dióxido de carbono y cloro. Se está estudiando si los álamos pueden ayudar a limpiar los sitios contaminados con TCE.

Basándose en investigaciones recientes, parece que la biorremediación y la fitorremediación pueden llegar a ser instrumentos útiles en la lucha para reducir la contaminación de algunos tipos de suelos.

rásitas. Este número representa a menos del 1 por ciento de las especies de plantas estudiadas y clasificadas hasta la fecha.

Algunas plantas parásitas son no fotosintéticas y obtienen todos sus nutrientes mediante la explotación de los tejidos vasculares del organismo que las acoge. Pero la mayoría de las plantas parásitas fabrican sus propios azúcares a través de la fotosíntesis y atacan el xilema de la otra especie ocupada para proveerse de agua y nutrientes esenciales. El muérdago que se muestra en la **Figura 38.19** es un ejemplo. Esta planta parásita es verde y fotosintética pero tiene unas estructuras llamadas haustorias que penetran en el xilema y extraen agua e iones que el muérdago utiliza como nutrientes. En los bosques del oeste de Norteamérica, la infección por muérdago produce grandes pérdidas económicas.

Plantas carnívoras

Las plantas **carnívoras** atrapan insectos y otros animales, matándolos y absorbiendo sus nutrientes. Las especies carnívoras fabrican sus propios hidratos de carbono a través de la fotosíntesis, pero utilizan el canibalismo como una manera de suplementar la cantidad de nitrógeno disponible en el ambiente. La mayoría se encuentran en hábitats donde el nitrógeno es escaso o inexistente, tales como los pantanos, como se explica en el **Cuadro 38.2.**

(a) Las epifitas crecen en los árboles.

(b) Depósitos de agua formados por hojas de una bromelia epifita.

FIGURA 38.17 Las epifitas se adaptan y crecen en ausencia de suelo. Los entornos en los que crecen las epifitas (troncos y ramas de árboles) son pobres en nutrientes y secos.

CUADRO 38.2 ¿Por qué son los pantanos tan pobres en nutrientes?

Los **pantanos** son zonas húmedas que tienen un drenaje deficiente y un pH entre 3 y 4. Son comunes de las latitudes nortes, donde los inviernos son largos y los veranos frescos. Como el agua de los pantanos permanece estancada, la tasa de difusión de oxígeno en el agua es superada a menudo por el índice de consumo de oxígeno de los organismos aeróbicos que viven en el agua. Por eso, el agua de los pantanos tiende a ser pobre en oxígeno. La corta temporada de crecimiento y el agua fría y pobre en oxígeno reducen el desarrollo de hongos y bacterias aerobias que descomponen la materia orgánica muerta. Como consecuencia de esto, las tasas de descomposición son lentas. Los pantanos se van llenando de forma gradual de materia orgánica descompuesta llamada **turba.**

Los pantanos son pobres en nutrientes por dos razones. En primer lugar, se liberan pocos nutrientes por descomposición. En segundo lugar, la escasez de oxígeno en el agua hace que sea difícil para las células de la raíces fabricar la gran cantidad de ATP necesaria para impulsar las bombas de protones y atraer nutrientes al interior de la planta en contra del gradiente de concentración. Pocas especies de plantas prosperan en los pantanos. Además de las plantas carnívoras, los pantanos son el hogar del musgo *Sphagnum,* algunos arbustos como los arándanos, y árboles como el alerce americano y el abeto negro. Aunque los restos de todas estas especies contribuyen a la turba, el componente principal de esta es el musgo *Sphagnum*.

FIGURA 38.18 La acidez y las condiciones de poco oxígeno de los pantanos conservan bien la materia. Se han encontrado cientos de cuerpos en los pantanos. Este, llamado Tollund, se encontró en la turba de un pantano cerca de Tollund, Dinamarca.

La turba secada puede ser quemada, y se ha utilizado para cocinar y como calefacción en el noroeste de Europa durante siglos. Algunas veces, los cortadores de turba descubren objetos que están bien conservados gracias al ácido y a las condiciones de poco oxígeno. Entre estos hallazgos hay cadáveres de centenares de seres humanos, que datan de entre el año 8000 a.C. y el comienzo de la época medieval. El cuerpo del hombre al que los investigadores llamaron Tollund es un buen ejemplo de estas «personas del pantano» (**Figura 38.18**). Tollund estaba tan bien conservado que cuando los cortadores de turba lo descubrieron en 1950, pensaron que había sido asesinado recientemente. Se cree que tiene unos 2.000 años de antigüedad, lo que significa que vivió a principios de la edad del hierro. Estaba desnudo, excepto por un gorro y un cinturón de piel. La materia vegetal recuperada de sus intestinos reveló que su última comida fue una sopa de cebada y otras plantas. Una cuerda de cuero alrededor de su cuello sugiere que murió por estrangulación y fue arrojado en el pantano después de ser asesinado o ejecutado. La mayoría de las personas de los pantanos, de hecho, muestra evidencias claras de haber tenido una muerte violenta.

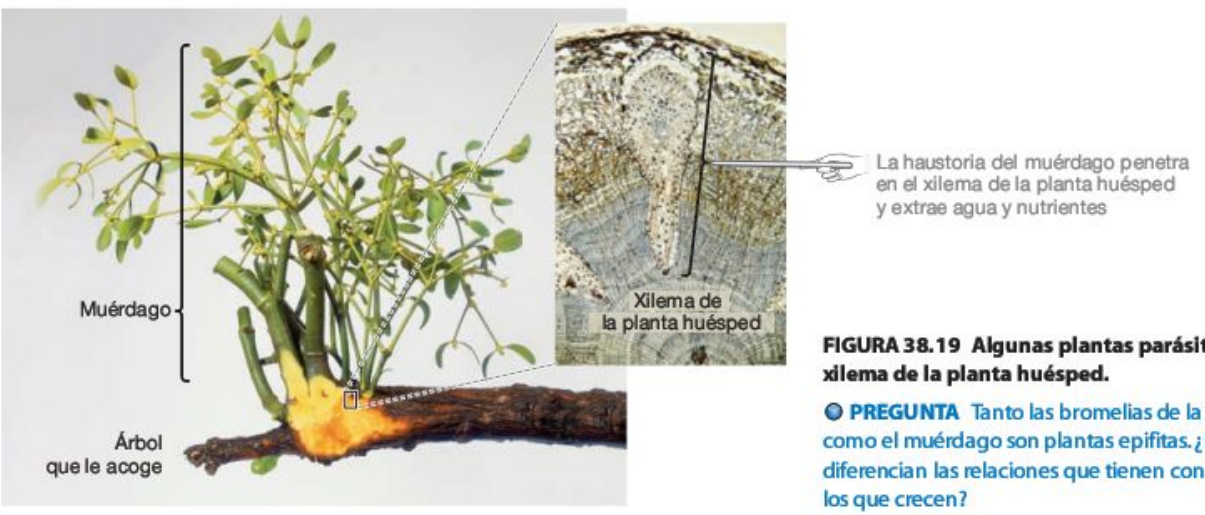


FIGURA 38.19 Algunas plantas parásitas surgen en el xilema de la planta huésped.

PREGUNTA Tanto las bromelias de la Figura 38.17 como el muérdago son plantas epifitas. ¿En qué se diferencian las relaciones que tienen con los árboles en los que crecen?

Las plantas carnívoras usan hojas o raíces modificadas para atrapar insectos. En el Capítulo 36 se destacaron las hojas de los sarracenales, que forman tubos (véase Figura 36.14e). Las presas son atraídas a los tubos por su olor atractivo y, a continuación, intentan salir fuera. Finalmente caen en la piscina de agua inferior, donde se ahogan. Las bacterias y los hongos residentes digieren la presa, y la planta absorbe los nutrientes obtenidos de sus cadáveres.

En *Drosera,* las hojas modificadas desarrollan unos pelos que exudan una sustancia pegajosa que funciona como pegamento (**Figura 38.20**). Después de que los insectos que quedan atrapados en la superficie mueren, las glándulas cercanas a la trampa de *Drosera* liberan enzimas que digieren lentamente a la presa. A continuación, la hoja absorbe los nutrientes que se liberan.

En la dionea atrapamoscas, las hojas modificadas atrapan insectos de forma mecánica. Cada hoja tiene varios pelos sensoriales que sobresalen de la epidermis. Cuando un insecto se posa en la trampa y golpea dos o tres de estos pelos, las células de los pelos producen una señal eléctrica y la hoja responde cerrándose repentinamente. Si la presa sigue estimulando los pelos, la hoja comienza a secretar enzimas digestivas que digieren lentamente a la presa.

Inicialmente, la investigación sobre las plantas carnívoras se basó en que el proceso por el cual se alimentan de carne es adaptativo. Los primeros experimentos en entornos naturales apoyaban esta hipótesis, y mostraban que, en comparación con individuos de la misma especie que no se alimentaban con moscas, las plantas carnívoras que sí lo hacían crecían más rápido y tenían más flores. El trabajo continuó centrándose en las ventajas e inconvenientes de las plantas carnívoras. Por ejemplo, varios equipos de investigadores demostraron que, cuando se fertiliza a las plantas carnívoras con nitrógeno, desarrollan menos hojas especializadas en la captura de insectos y más hojas que tienen como función principal la fotosíntesis. Estos resultados sugieren que el canibalismo es un rasgo que muestra plasticidad fenotípica (véase Capítulo 36): las plantas aumentan la inversión en dispositivos de captura de presas cuando el nitrógeno es escaso, pero disminuyen esta inversión cuando se dispone de nitrógeno fácilmente. Actualmente, algunos grupos están haciendo investigaciones «evo-devo» (véase Capítulo 23) sobre plantas carnívoras. Están trabajando para identificar los nuevos alelos que hicieron posible la evolución de las plantas carnívoras en ciertos grupos. Puede ser raro que las plantas coman carne, pero este hecho ha inspirado investigaciones muy fructíferas.

FIGURA 38.20 Las *Drosera* tienen hojas modificadas con una superficie pegajosa que atrapa insectos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Además de necesitar dióxido de carbono y agua, las plantas requieren una serie de nutrientes esenciales para apoyar el crecimiento. Estos nutrientes están disponibles como iones disueltos en el agua del suelo y se toman por las raíces.

Normalmente el 96 por ciento del peso seco de una planta es carbono, hidrógeno y oxígeno. Las plantas obtienen estos elementos mediante la absorción de dióxido de carbono de la atmósfera y el agua del suelo. El otro 4 por ciento de la planta es la suma de un conjunto de elementos. Los más importantes son los nutrientes esenciales, que son necesarios para el crecimiento normal y la reproducción. Los elementos esenciales deben ser absorbidos del suelo, generalmente en forma de iones como el nitrato y el fosfato.

El suelo es una mezcla compleja y dinámica de partículas inorgánicas tales como la arcilla y arena, partículas orgánicas y organismos vivos. El suelo proporciona a las plantas oxígeno, agua y nutrientes, así como un sustrato físico para el anclaje y el apoyo del cuerpo.

Deberías ser capaz de de diseñar un experimento que determinara cuáles de los átomos que figuran en la Tabla 38.1 son los tres nutrientes principales más abundantes en un hábitat cercano a tu facultad.

La absorción de nutrientes se produce a través de proteínas especializadas en las membranas de la raíz. La mayoría de las plantas obtienen el nitrógeno o el fósforo de los hongos asociados a sus raíces. Las toxinas que entran en las raíces son excluidas de xilema por células endodérmicas o son transportadas activamente a las vacuolas de las células y almacenadas.

Los nutrientes están presentes en concentraciones bajas en el suelo circundante de las raíces. Las plantas importan nutrientes en contra de un gradiente de concentración bombeando protones al espacio extracelular. Un exceso de protones fuera del pelo radicular crea un potencial negativo muy fuerte en la membrana y, a su vez, un gradiente electroquímico que favorece la entrada de iones cargados positivamente. El gradiente de protones permite también que los iones con carga negativa crucen la membrana plasmática por los cotransportadores de protones.

Además de adquirir nutrientes, estableciendo un potencial en la membrana y un gradiente de protones, muchas plantas obtienen nitrógeno y fósforo gracias a los hongos micorrícicos. La relación entre las plantas y los hongos es mutuamente beneficiosa. La planta proporciona a los hongos hidratos de carbono, y el hongo recolecta N o P del suelo circundante y lo lleva hasta el sistema de raíces.

Existen sistemas de exclusión de iones activos y pasivos. Esto es importante porque todos los nutrientes son tóxicos si se dan en altas concentraciones. La exclusión pasiva se produce cuando los iones no pueden pasar a través de la banda Casparian. La exclusión activa tiene como resultado la producción de proteínas especializadas que se unen a un cierto grupo de iones, o el transporte activo de iones tóxicos hacia las vacuolas.

Deberías ser capaz de predecir las consecuencias de las mutaciones que (1) permitieran a las células de la raíz establecer una membrana de tensión que fuera mucho más negativa de lo normal, o (2) evitaran que las células de la raíz crearan una membrana de tensión altamente negativa.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Soil Formation and Nutrient Uptake

Algunas especies de plantas se han especializado en ciertos métodos de obtención de nutrientes, incluidas las asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno, parasitismo y las plantas carnívoras.

Algunas plantas, incluidas las de la familia del guisante, son capaces de convivir en simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno. Esta asociación comienza cuando los flavonoides producidos por la planta son detectados por las bacterias en el suelo. Como respuesta, las células bacterianas producen moléculas que contienen azúcar y que se llaman factores de nodo, que se unen a una proteína receptora presente en los pelos radiculares. Como respuesta a esto se transcribe un conjunto de genes de la planta de acogida, y debido a la acción de las proteínas se forman nódulos en la raíz. Finalmente, la bacteria establece su residencia en las células de la raíz que forman el nódulo, donde reciben protección y azúcar a cambio de producir amoniaco a partir del gas nitrógeno.

No todas las plantas toman los nutrientes a través de proteínas, bacterias o asociaciones de micorrizas. En lugar de ello, algunas especies son parásitas, y algunas carnívoras. La mayoría de las plantas parasitarias producen sus propios hidratos de carbono a través de la fotosíntesis, pero roban agua y nutrientes del xilema de plantas huésped a las que infectan. Las plantas carnívoras han evolucionado sus mecanismos de captura y digestión de insectos. La principal ventaja de las plantas carnívoras es que obtienen nitrógeno en ambientes de baja concentración de este.

Deberías ser capaz de diseñar un experimento, usando carbono radiactivo y el isótopo pesado del nitrógeno (^{15}N), que pusiera a prueba la interacción mutualista de la rizobia y de la planta del guisante. Tu experimento debe documentar la naturaleza de la asociación cuando los iones de nitrato de amonio son: (1) escasos o (2) abundantes en el suelo.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de las siguientes características define a un elemento como esencial para algunas especies?
   a. Tiene que ser añadido como fertilizante para alcanzar la máxima producción de semillas.
   b. Si no está presente, la planta no crece ni se reproduce normalmente.
   c. Si su concentración es alta, la planta crece rápidamente.
   d. Si no está presente, puede ser sustituido por otros elementos.

2. ¿Por qué es importante la presencia de partículas de arcilla en el suelo?
   a. Porque aportan macronutrientes, en particular nitrógeno, fósforo y potasio.
   b. Porque se adhieren a los iones metálicos, que son tóxicos si son absorbidos por las plantas.
   c. Porque permiten que el agua se cuele por el suelo, formándose bolsas de oxígeno muy beneficiosas para la planta.
   d. Porque las cargas positivas de la arcilla se unen a los iones cargados positivamente, evitando su lixiviación.

3. ¿En qué zona de las raíces tiene lugar la toma de nutrientes casi siempre?
   a. En la punta de la raíz, donde los tejidos de esta entran en contacto con los nutrientes del suelo.
   b. En la banda de Caspary, donde los iones acceden por la vía simplástica al xilema de las células.
   c. En las vías simplásticas y apoplásticas.
   d. En los pelos radiculares, en la zona de maduración.

4. ¿Por qué es importante la actividad de las bombas de protones en las membranas de los pelos radiculares?
   a. Porque crean en la membrana un potencial positivo fuerte (voltaje).
   b. Porque permiten que las toxinas se concentren en las vacuolas, evitando así que envenenen a las enzimas del citoplasma.
   c. Porque establecen un gradiente electroquímico que hace posible la absorción de cationes y aniones.
   d. Porque establecen el voltaje de membrana necesario para que tengan lugar las acciones potenciales.

5. ¿En cuál de las siguientes propiedades está basada la fitorremediación?
   a. En que las hifas de los hongos tienen una superficie muy extensa y segregan encimas que digieren las plantas muertas de manera eficiente.
   b. En que algunas plantas pueden coger toxinas del suelo y almacenarlas en sus tejidos.
   c. En que la bacteria fijadora del nitrógeno vive *dentro* de las células de la corteza de la raíz, que se dividen para formar nódulos.
   d. En que en condiciones de poco oxígeno y frío de los pantanos hace que la tasa de descomposición sea baja, permitiéndose la formación de turbas.

6. ¿Cómo obtienen los nutrientes las plantas epifitas?
   a. Atrapando y digiriendo insectos.
   b. De su planta de acogida.
   c. De forma simbiótica, de una bacteria llamada rizobia.
   d. Del polvo u otras partículas del aire.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. d; 4. c; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. A un granjero le preocupa que su cosecha de maíz sufra deficiencia de hierro. Diseña un experimento que utilice cultivos hidropónicos para (1) identificar los síntomas de la deficiencia de hierro en el maíz y (2) identificar la tasa mínima de hierro requerida para un crecimiento normal.
2. Explica por qué las plantas parásitas y las carnívoras son más comunes en hábitats pobres en nutrientes.
3. Los suelos arenosos tienen muy poca arcilla. Normalmente son muy secos debido a la lixiviación. ¿Por qué? ¿Crees que las plantas son más productivas en suelos arenosos o en suelos que contengan arcilla y arena? ¿Por qué?
4. Dibuja la membrana plasmática de los pelos de la raíz. Incluye las bombas de protones, los canales de iones y los cotransportadores. Añade también el sistema de ATP, los protones con su correspondiente concentración relativa, y los iones que se mueven por la membrana a través de los canales o los cotransportadores. Explica por qué las células de las plantas tienen un potencial de membrana negativo.
5. ¿Por qué es importante para las plantas rechazar ciertos iones? Resume la diferencia entre los mecanismos de exclusión activa y pasiva.
6. Rellena la tabla:

Nutrientes	¿Cómo se usan en la célula?	¿En qué forma están disponibles para la planta?	¿Cómo lo obtienen las plantas?
Nitrógeno			
Fósforo			
Carbono			
Oxígeno			
Hidrógeno			
Hierro			
Magnesio			

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Existe un conflicto entre los datos de Van Helmont en el crecimiento del sauce y los datos sobre los nutrientes esenciales que aparecen en la Tabla 38.1. Según la tabla, los nutrientes distintos a C, O o H deberían representar aproximadamente el 4 por ciento de peso del sauce. La mayoría de estos nutrientes deberían venir del suelo, pero Van Helmont alegó que el suelo solo había perdido 0,05 kg, mientras que el árbol había obtenido 74,5 kg.
   Si es así, entonces el suelo solo contribuyó con el 0,08 por ciento del peso añadido, en lugar del 4 por ciento. Lanza una hipótesis que explique esto. ¿Cómo la probarías?
2. La lluvia ácida se produce cuando los óxidos de azufre y los óxidos de nitrógeno liberados por fábricas y automóviles reaccionan con el vapor del agua, formando ácido sulfúrico y nítrico, respectivamente. En las zonas afectadas por la lluvia ácida, los cationes se desprenden rápidamente del suelo. Explica por qué.
3. Diseña un experimento que utilice el medicamente vanadato, que envenena las bombas de protones, para probar la hipótesis de que los iones fosfato entran en las células por los contrasportadores de H^+-HPO_4^{2-}.
4. Los abetos normalmente se asocian con hongos micorrizógenos. Predice lo que pasaría con las micorrizas si fertilizáramos con nitrógeno y fósforo una colonia de abetos. Explica por qué.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los recuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Sistemas sensitivos, señales y respuestas de las plantas

39

Las plantas tienen un sofisticado sistema de procesamiento de la información. Estos brotes de rábanos sienten la presencia de luz y se doblan hacia ella.

CONCEPTOS CLAVE

- Las plantas seleccionan la información que procesan. Reciben una gran variedad de estímulos procedentes del medio que afectan a su capacidad de crecimiento y reproducción.
- Cuando las células sensoriales reciben un estímulo, transducen la señal y responden produciendo hormonas que llevan información a las células objetivo en cualquier parte del cuerpo.
- Las células objetivo responden a la estimulación hormonal de forma que incrementan la capacidad de supervivencia y reproducción de la planta.
- Las hormonas también son las responsables de la regulación del crecimiento de las plantas a lo largo de sus vidas, especialmente en respuesta a los cambios en las condiciones del medio. Cada tipo de regulador del crecimiento de las plantas tiene una función general en la vida de una planta y las respuestas de crecimiento suelen verse afectadas por las interacciones entre las diversas hormonas.

Para un ser humano es difícil comprender el mundo sensorial de una planta. Pero imagina permanecer inmóvil durante cientos de años al igual que un roble. Cada primavera producirías flores. Todos los veranos absorberías luz del sol, dióxido de carbono de la atmósfera y agua y nutrientes del suelo. El agua, los iones y los azúcares fluirían por todos tus tejidos vasculares. Durantes seis meses o más tu cuerpo crecería hacia arriba y abajo y se expandiría. En otoño, cientos de tus descendientes caerían al suelo en forma de bellotas. Luego a medida que se acercase le invierno, tu metabolismo se ralentizaría y pararías de crecer. Al igual que un animal que hiberna, pasarías los largos y duros meses de invierno en un estado de animación suspendida antes de despertar la siguiente primavera.

Para permanecer con vida, un roble necesita recopilar información sobre su entorno. También tiene que ser capaz de sentir las estaciones del año, la hora del día, la fuerza de la gravedad y del viento, y los ataques de virus, bacterias o insectos. Necesita sentir no solo cuándo reciben sombra sus hojas, sino también qué hojas están recibiendo las longitudes de ondas de luz necesarias para realizar la fotosíntesis. Puede que las plantas no tengan ojos ni oídos, pero pueden sentir la luz, la gravedad, la presión y las heridas. Poseen el equivalente a un sentido del olfato, ya que pueden percibir ciertas moléculas del aire. Incluso puede afirmarse que tienen un sentido del gusto, ya que sus raíces sienten la presencia de nutrientes en el suelo.

Además de recopilar información sobre las condiciones que las rodean, las plantas tienen que responder de forma adecuada. Las plantas no pueden saltar, nadar o correr pero sus brotes crecen hacia la luz o se vuelven más cortos o fuertes en respuesta al viento. Después de calibrar la duración de las no-

ches, las plantas utilizan la información para determinar si florecerán. En respuesta a la gravedad, crecen los brotes y las raíces. En respuesta al tacto, las hojas modificadas de una Venus Atrapamoscas se cierran lo bastante rápido como para atrapar insectos voladores. Si una planta sufre un ataque o siente que un individuo colindante está en peligro, puede que añada compuestos tóxicos a sus tejidos o movilice otras defensas.

El mensaje fundamental de es capítulo es sencillo: las plantas tienen un sofisticado sistema para recopilar información sobre su entorno y responder de forma que maximicen sus probabilidades de sobrevivir, prosperar y producir prole.

39.1 Un vistazo al procesamiento de información

Cada entorno está lleno de información. Pero, al igual que otros organismos, las plantas controlan solo los aspectos del medio que les interesan, es decir, que afectan a su capacidad de seguir vivas y reproducirse.

La **Figura 39.1** proporciona una visión general acerca de cómo las plantas recolectan, procesan y responden a las señales que controlan. La secuencia de los eventos puede analizarse en tres fases: (1) una célula receptora recibe una señal externa y la transduce en una señal intracelular; (2) la célula receptora envía una señal a las células de otra parte del cuerpo que pueden responder a la información; (3) las células que responden reciben esta señal de larga distancia y la transducen a una señal intracelular para modificar su actividad de forma

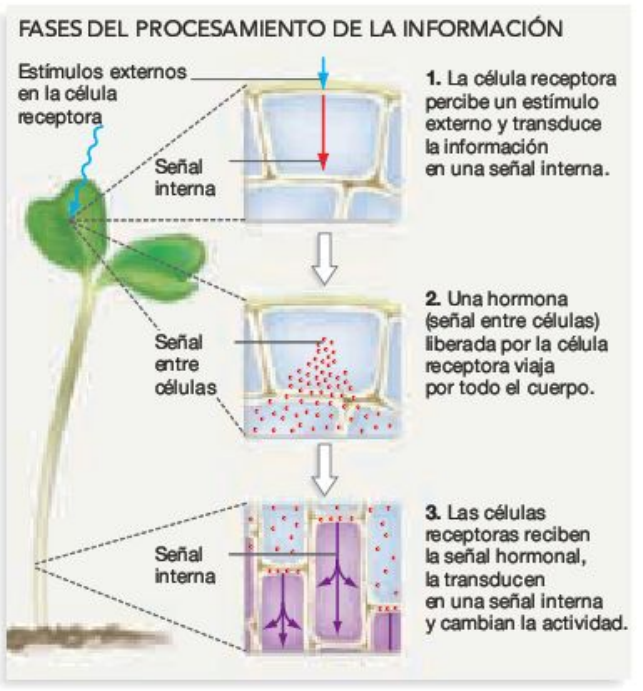


FIGURA 39.1 Fases del procesamiento de información.
Las células receptoras perciben estímulos del entorno y, a través de señales intercelulares llamadas hormonas, comunican la información a las células que pueden responder de forma adecuada.

que emitan una respuesta apropiada. Consideremos brevemente cómo funciona cada una de estas fases, luego indaguemos cómo sienten y responden las plantas a la luz, la gravedad y otros tipos de información.

¿Cómo reciben y transducen las células las señales externas?

Cuando envías un mensaje de texto a un amigo, la señal viaja hasta el destinatario por ondas aéreas. Cuando llega el mensaje, el teléfono receptor cambia la información de las ondas en señales eléctricas y luego en palabras que tu amigo pueda entender. Las plantas trabajan en gran parte del mismo modo. Por ejemplo, cuando la luz llega hasta una célula receptora la información que lleva tiene que modificarse de forma que tenga algún significado para la célula. Las señales procedentes del medio suelen ser recibidas por una proteína especializada en esa función. Las proteínas receptoras cambian de forma en respuesta a una longitud de onda determinada, un presión aplicada, o una unión a una molécula del aire en particular.

Cuando un receptor cambia de forma en respuesta a un estímulo, la información también lo hace: se transforma de una señal externa a una señal intracelular. Este proceso se llama **transducción de señales** (**Figura 39.2**). El nombre estuvo inspirado en el verbo transducir, que significa «convertir energía de una forma a otra». Una vez que la información se ha transducido a una forma intracelular, comienza a viajar hacia lo que los biólogos llaman vía de transducción.

Probablemente recuerdes del Capítulo 8 que existen dos tipo básicos de vías de transducción: las cascadas de fosforilación y los segundos mensajeros. Ambas comienzan con una proteína receptora en la membrana plasmática.

- Las **cascadas de fosforilación** se desencadenan cuando el cambio en la forma de una proteína receptora lleva a la adición de un grupo fosfato (PO_4^{3-}) desde el ATP hasta el receptor o a las cercanías de la proteína. Para entender por qué esto es importante, recuerda del Capítulo 8 y 9 que muchas proteínas cambian de estados inactivos a activos, o viceversa, cuando un grupo fosfato se le añade o quita (cuando ocurre la fosforilación o desfosforilación). Como muestra la parte izquierda de la Figura 39.2, los eventos de la fosforilación activan las proteínas implicadas en las cascadas de transducción de señales y les hace fosforilar y activar un conjunto diferente de proteínas, que a cambio cataliza la fosforilación y la activación de otras proteínas, y así sucesivamente.
- Los **segundos mensajeros** se producen cuando se da una unión de hormonas al liberar una señal intracelular de las zonas de almacenaje. Como indica la Figura 39.2, los iones de calcio (Ca_2^+) almacenados en las vacuolas suelen funcionar como segundos mensajeros en las plantas.

La transducción de señales prepara las células receptoras para la acción. Sin embargo, en la mayoría de los casos las células que reciben información del entorno se encuentran en una parte del cuerpo que está lejos de las células que necesitan responder a la información. ¿Cómo llega hasta las células de respuesta la información desde un receptor activado?

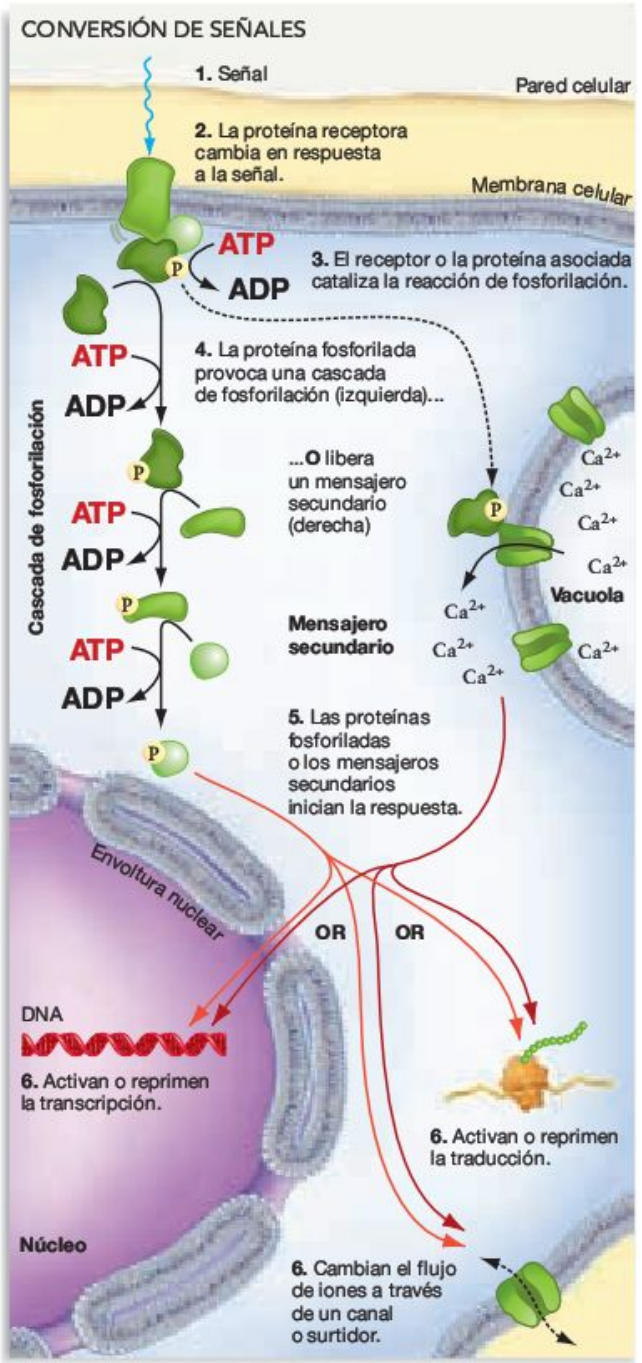


FIGURA 39.2 La transducción de señales cambia una señal externa a interna. Cuando se transduce una señal, cambia de forma, de una señal prodecente del medio o intercelular a una señal intracelular. La señal intracelular provoca un cambio en la actividad de la célula.

En la mayoría de los casos, la respuesta es una **hormona,** un compuesto orgánico que se produce en pequeñas cantidades en una parte de la planta y se transporta hasta las células objetivo en otra región del individuo, donde provoca una respuesta fisiológica. La transducción de señales en una célula receptora suele llevar a la liberación de una hormona que lleva la información hasta las células de respuesta.

¿Cómo se transmiten las señales entre células?

Ya que las plantas perciben tal variedad de estímulos, tienen una gran variedad de hormonas buscando por todo el cuerpo. En la mayoría de los casos estas señales actúan en una variedad de tejidos objetivo por todo el cuerpo. Las células objetivo reciben constantemente información de diferentes hormonas a la vez, así que es normal que interaccionen distintas hormonas entre sí y modulen las respuestas de las células.

Las moléculas que funcionan como hormonas son muy diversas en cuanto a estructura. Varían desde el etileno (C_2H_4), una molécula extraordinariamente simple que es un gas a temperatura ambiente, hasta los lípidos llamados esteroides (véase Capítulo 6) o péptidos pequeños. Sin embargo, las hormonas de las plantas tienen varias propiedades importantes en común: (1) pueden provocar una respuesta solo si una célula tiene un receptor adecuado, y (2) son activas en concentraciones extremadamente bajas. Para entender por qué, echemos un vistazo a lo que ocurre cuando una hormona llega a una célula.

¿Cómo responden las células a las señales entre células?

Las células están expuestas a una corriente continua de hormonas, muchas de las cuales apenas tienen algún efecto, o ninguno, en lo que ocurre en su interior. Pero si un receptor en o de la célula, normalmente una proteína ubicada en la membrana plasmática, se une a una hormona y cambia de forma como respuesta, el efecto es como una llamada a la puerta en mitad de la noche. La señal en la periferia de la célula se transduce rápidamente para incrementar la actividad en el interior de la célula a través de una vía de transducción de señales. Sin embargo, en ese caso las proteinas fosforilizadas o los segundos mensajeros que resultan de la cascada de transducción de señales no derivan en la producción de una hormona que entonces libere la célula. En su lugar, la propia célula cambia de actividad.

Para comprender por qué algunos de estos eventos de enlaces pueden tener efectos dramáticos en la actividad de la célula, vuelve a mirar la Figura 39.2. La activación de una cascada de transducción de señales deriva de la producción de muchas proteínas fosforilizadas o de la liberación de muchos mensajeros secundarios. De esa forma, la señal original se amplifica muchas veces. El resultado es que concentraciones diminutas de las hormonas de las plantas pueden tener un gran impacto en las células objetivo. Las hormonas son moléculas diminutas en concentraciones diminutas, pero dan grandes resultados.

Como muestra la Figura 39.2, la respuesta a la unión de las hormonas puede incluir la activación de las proteínas del transporte de membranas (Capítulo 3), el mecanismo de traducción (Capítulo 16), o activadores y represores de trascripción (Capítulo 18). El resultado final puede ser un cambio del flujo de iones dentro o fuera de la célula, y por consiguiente, un cambio en su potencial eléctrico o el pH, o la producción de proteínas nuevas o RNAs. Las hormonas pueden activar las proteínas existentes o estimular la producción de proteínas nuevas. De esa forma, una señal recibida en una célula objetivo lejana provoca una respuesta. Cuando las células responden a una hormona, el cambio de su actividad ayuda a la

planta a hacer frente a un cambio del entorno percibido por la célula receptora.

Las respuestas son el punto final del procesamiento de la información de las plantas, pero son el punto de partida para la investigación: para mostrar que los organismos pueden percibir aspectos particulares de su entorno, los investigadores tienen que documentar la respuesta a éste. Una vez que está claro que las plantas pueden responder a la gravedad o al exceso de agua u otras condiciones ambientales, los investigadores pueden empezar a intentar averiguar cómo se recibe y procesa la información. Indaguemos en el asunto, empezando por la respuesta de las plantas a la luz azul.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las plantas pueden responder a los cambios de su entorno porque las células sensoriales reciben la información del entorno y producen hormonas u otras señales intercelulares, y las células objetivo responden a las hormonas.
- El procesamiento de la información en las células sensoriales y las células que responden a las señales intercelulares implican tres fases:
  (1) Una molécula receptora cambia en respuesta a los estímulos.
  (2) Una vía de transducción de señales transforma los estímulos en una señal intracelular.
  (3) La señal intracelular provoca una respuesta, la transcripción de los genes objetivo, la activación de enzimas específicas u otros cambios en la actividad celular.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar la recepción, la señal intercelular y los componentes de respuesta de la célula objetivo de un sistema que permita a las plantas sentir y responder a una longitud de onda de luz específica. Etiquetar dos ubicaciones donde ocurra la transducción.
2) Añadir un dibujo de «gran aumento» que describa un vía de transducción genérica que comience con una proteína receptora de luz en la membrana plasmática.
3) Explicar por qué solo ciertas células del cuerpo, no todas, responden a las señales procedentes del medio y por qué solo ciertas células responden a una hormona.

39.2 Luz azul: respuesta fototrófica

La mayoría de los principios generales de la comunicación de las plantas surgieron de los estudios sobre cómo respondían las plantas a la luz. Por ejemplo, considera que las plantas son muy selectivas con la información que procesan. La luz está compuesta por muchas longitudes de onda (**Figura 39.3**), pero las plantas solo sienten y responden a unas pocas.

Esta conclusión lleva a los experimentos que Charles Darwin y su hijo Francis hicieron en 1881 con coleóptilos de la planta *Phalaris canariensis*. Un **coleóptilo** es una hoja modificada que forma una vaina que protege los brotes nuevos. Los

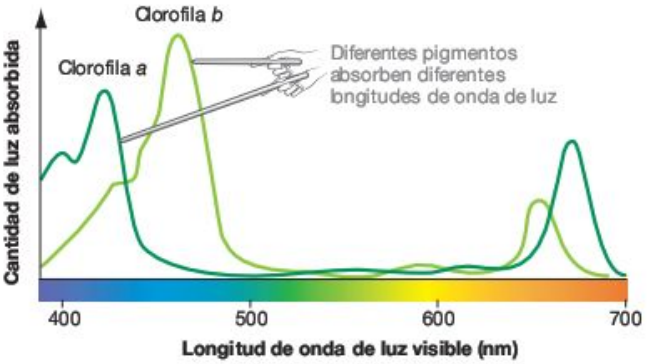


FIGURA 39.3 La clorofila *a* y *b* absorben mucho más en las partes azules y rojas del espectro visible. La clorofila *a* y *b* son los pigmentos fotosintéticos más importantes de las plantas terrestres.

Darwin germinaron semillas en la oscuridad, colocaron los brotes jóvenes cerca de una fuente de luz y notaron que los brotes se doblaron hacia la luz (**Figura 39.4a**). Probablemente habrás observado la misma respuesta en las plantas de tu jardín. Este tipo de movimiento dirigido como respuesta a la luz se llama **fototrofismo.**

Sin embargo, si exponían los brotes a la luz filtrada a través de una solución de dicromato de potasio, estos no se doblaban hacia la luz. Las soluciones de dicromato de potasio filtran las longitudes de onda de la parte azul del espectro visible, es decir, que los coleóptilos solo se doblaban hacia la luz que contenía longitudes de onda azules. Para entender la importancia de este asunto, recuerda del Capítulo 10 que las clorofilas *a* y *b* son los pigmentos fotosintéticos primarios y si te fijas en la Figura 39.3 te darás cuenta de que absorben mucho en las partes azules y rojas del espectro. Las plantas exhiben una respuesta fototrófica si están disponibles las longitudes de onda azules, pero no muestran respuesta alguna en su ausencia (**Figura 39.4b**). Las plantas se mueven hacia la luz azul porque es importante para la fotosíntesis.

Los siguientes estudios sobre el fototrofismo han esclarecido cada una de las tres fases del procesamiento de la información destacados en la Figura 39.1. Comencemos con lo que ocurre cuando la luz azul llega a la célula receptora y sigue a través de las células que realmente se doblan en respuesta.

Fototropinas como receptores de la luz azul

Aunque los biólogos sabían que los receptores de luz azul tenían que ser un **pigmento** (una molécula que absorbe ciertas longitudes de onda de luz) llevó décadas descubrirlo.

Un adelanto clave llegó finalmente a principios de los años 1990, cuando los investigadores descubrieron una proteína de la membrana que abunda en las yemas de los brotes nuevos y que gana un grupo de fosfato en respuesta a la luz azul. Los investigadores formularon la hipótesis de que la proteína de la membrana se activaba cuando se fosforilizaba en respuesta a la luz azul y que la proteína activada provocaba entonces la respuesta fototrópica.

Los siguientes trabajos tuvieron éxito aislando el gen que codifica la proteína de la membrana. El gen se nombró

(a) Los brotes se doblan hacia la luz de espectro completo.

(b) Los brotes se doblan específicamente hacia la luz azul.

FIGURA 39.4 Evidencia experimental de que las plantas sienten las longitudes de onda de luz específicas. Aunque aquí se muestra una vela, los Darwin utilizaron lámparas de parafina u otra fuente de luz artificial en sus experimentos originales.

PHOT1; y se descubrió analizando individuos de *Arabidopsis thaliana* mutantes que *no* presentaron una respuesta fototrópica a la luz azul. La **Figura 39.5** resume el experimento que convenció a la mayoría de los biólogos de que *PHOT1* codifica el receptor de la luz azul. Cuando los investigadores insertaron copias del gen *PHOT1* en células de insectos que se habían criado en un cultivo, descubrieron que el producto de la proteína PHOT1 se fosforilaba en respuesta a la luz azul. Ya que no estaba presente ninguna otra proteína vegetal en las células de insecto experimentales, los resultados sugieren que PHOT1 se fosforila por sí misma en respuesta a la luz azul. Este resultado se ha corroborado con experimentos posteriores. En consenso vigente es que *PHOT1* codifica un detector de la luz azul en las plantas y que se inicia una respuesta fototrópica cuando esta proteína receptora se fosforila (**Figura 39.6**). Actualmente, los investigadores estudian la disposición de los receptores en la membrana plasmática.

Incluso investigaciones más recientes indican que hay muchos receptores de la luz azul relacionados con PHOT1. En conjunto, los fotorreceptores que detectan la luz azul e inician respuestas fototrópicas se conocen como **fototropinas.** Sin embargo, cabe destacar que no todos los receptores de la luz azul funcionan en el fototropismo. Como indica el **Cuadro 39.1,** las fototropinas y otros receptores de la luz azul provocan una amplia variedad de respuestas en las plantas.

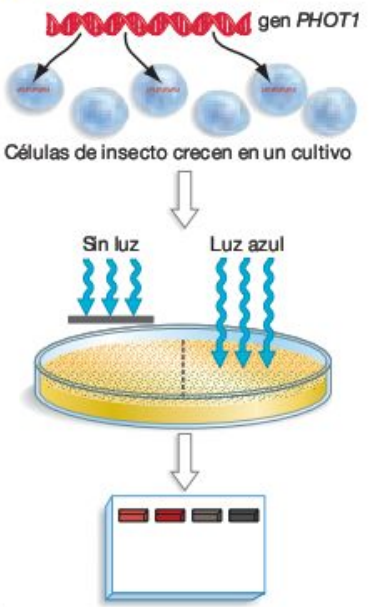
Experimento

Pregunta: ¿*PHOT1* codifica un receptor de la luz azul?

Hipótesis: El gen *PHOT1* codifica un receptor de la luz azul.

Hipótesis nula: El gen *PHOT1* no codifica un receptor de la luz azul.

Diseño del experimento:



1. Se insertan genes *PHOT1* en la mitad de las células de insecto del cultivo. Estas células producen la proteína PHOT1. La otra mitad sirve de control.

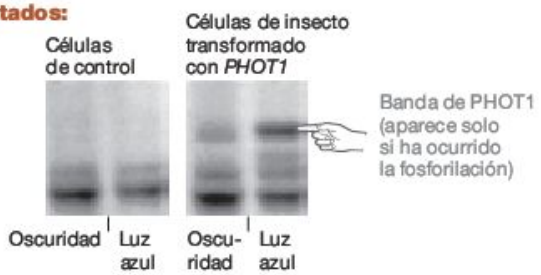
2. Las células se crían en un medio que contiene fósforos radioactivos y se exponen a la luz azul o a la oscuridad.

3. Se aíslan las proteínas y se separan a través de la electroforésis. Véase BioHablidades 7 para una introducción a esta técnica.

Predicción: Las células de insecto que contienen el gen *PHOT1* tendrán una banda radiomarcada cuando se traten con luz azul.

Predicción de la hipótesis nula: Las células de insecto que contienen el gen *PHOT1* así como las células de control, no tendrán una banda radiomarcada.

Resultados:



Conclusión: PHOT1 se fosforila en respuesta a la luz azul. Ya que ninguna otra proteína vegetal estaba presente en las células del experimento, PHOT1 debe fosforilar por sí misma.

FIGURA 39.5 Prueba experimental de que PHOT1 es un receptor de la luz azul que fosforila por sí mismo. Los resultados muestran que las células de insecto transformadas produjeron la proteína PHOT1 y que las proteínas se fosforilaban si se exponían las células a la luz azul.

PREGUNTA ¿Por qué se molestan los investigadores en analizar células que no se transformaron con el gen *PHOT1* y que no se expusieron a la luz azul?

CUADRO 39.1 Las plantas poseen varios receptores y respondedores de luz azul

Dada su importancia en la fotosíntesis, no es de sorprender que la luz azul provoque una variedad de respuestas en las plantas además de que se doblen. Por ejemplo, cuando se activan las fototropinas por la luz azul, desencadenan una cascada de transducción de señales que provoca el movimiento de los cloroplastos en el interior de las células de las hojas. Estos movimientos colocan a los cloroplastos para una absorción óptima de la luz.

Lo que es más, las fototropinas no son los únicos tipos de receptores de la luz azul. Por ejemplo la zeaxantina, un pigmento carotenoide, inicia la apertura de los estomas en respuesta a la luz azul (las fototropinas también están implicadas en esta respuesta). Como resultado, el dióxido de carbono puede difundirse en las células a medida que la luz azul desencaden a la fotosíntesis. Un grupo de fotorreceptores llamados criptocromas son los fotorreceptores de la luz azul involucrados en el crecimiento del tallo bajo condiciones de sombra, en la inducción de las flores y en el control de la duración del día.

Los mensajes centrales aquí son que las plantas tienen una variedad de recectores de la luz azul y que cada receptor desencadena una respuesta que incrementa la capacidad de la planta de recolectar luz, producir comida y prole.

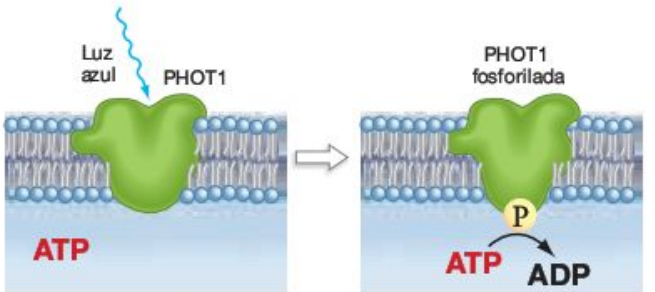


FIGURA 39.6 Las fototropinas se autofosforilan cuando absorben luz azul. Cuando las fototropinas absorben luz azul cambian de forma de modo que catalice la adición de un grupo de fosfato. El proceso se llama autofosforilación porque ocurre sin implicar ninguna proteína asociada.

PREGUNTA ¿En qué parte de la cascada de transducción de señales indicada en la Figura 39.2 encaja este evento?

Las auxinas como hormonas fototrópicas

Mucho antes de que se identificasen PHOT1 y las otras fototropinas, los biólogos sabían que las células receptoras respondían a la luz azul liberando una hormona. Los Darwin establecieron este resultado cuando siguieron con sus experimentos iniciales. Cuando retiraron las yemas de los coleóptilos descubrieron que las plantas decapitadas dejaban de doblarse hacia la luz (**Figura 39.7**). Para ampliar esta observación, cubrieron las yemas de los coleóptilos con fundas opacas o pusieron collarines opacos bajo las yemas, en la zona en la que se dobla la planta. Los coleóptilos con gorro no se doblaron, pero los que tenían collarín sí. Estos datos proporcionaron pruebas convincentes de que los sensores de la luz azul se encontraban en las yemas.

¿Cómo se comunican las células sensoriales de las yemas con las células que realmente se alargan? Los Darwin propusieron que el fototrofismo dependen de «alguna materia en la parte superior que obedece a la luz y que transmite sus efectos a la parte inferior». Su hipótesis era que se producía una sustancia en la yema de los coleóptilos que actúa como una señal y se transporta al área donde se dobla la planta.
Esta fue la primera hipótesis explícita que declaraba que tenía que haber hormonas.

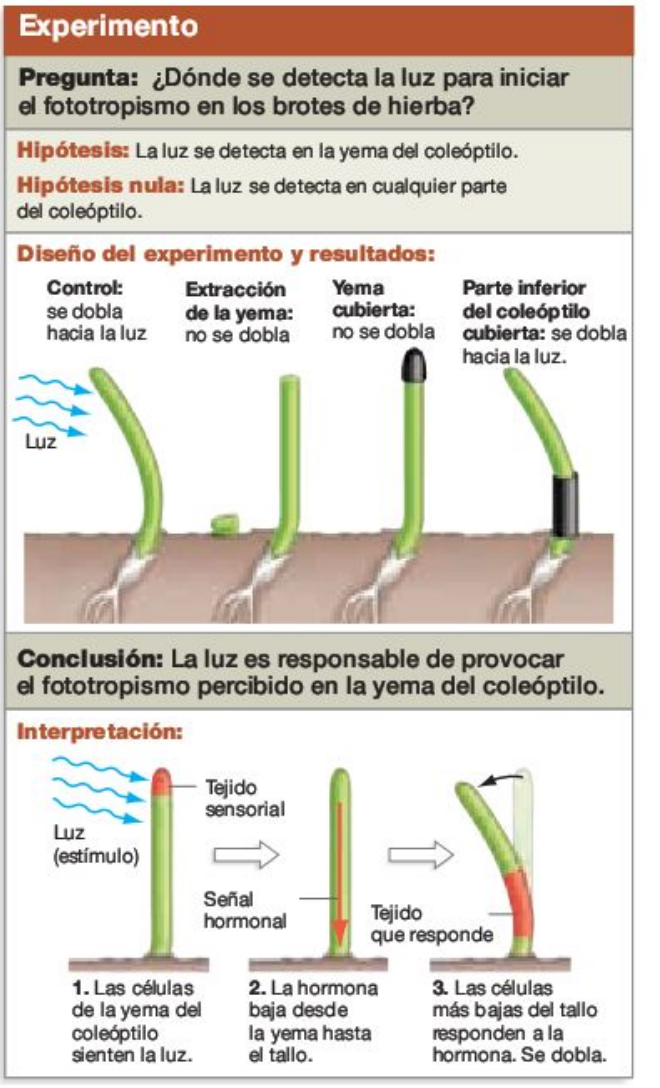


FIGURA 39.7 Las células sensoriales y de respuesta implicadas en el fototrofismo no son las mismas.

PREGUNTA Un crítico podría argumentar que este experimento carece de un control apropiado para el tratamiento etiquetado como «extracción e la yema» y «yema cubierta». Sugiere mejores controles para estos tratamientos que el individuo sin manipular de la izquierda.

La hipótesis de la hormona no se probó de forma rigurosa hasta 1913, cuando Peter Boysen-Jensen publicó los experimentos resumidos en la **Figura 39.8a.** Boysen-Jensen cortó las yemas de brotes de avena y colocó bien un bloque poroso de un compuesto gelatinoso llamado agar o una sustancia no gelatinosa entre la yema y el brote. Ya que tan solo los tallos tratados con el bloque de agar poroso presentaron un fototropismo normal, Boysen-Jensen concluyó que la señal fototrópica era en efecto una sustancia química que se podía difundir. Aún más, ya que el agar que utilizó era una gelatina a base de agua, determinó que la moléluca era hidrosoluble.

Doce años después, Frits Went amplió estos resultados. Colocó las yemas extraídas de los coleóptilos de avena en bloques de agar, con el objetivo de recolectar la hipotética hormona del fototropismo (**Figura 39.8b**). Después colocó bloques de agar que habían estado expuestos, o no, a yemas de avena descentradas de los coleóptilos decapitados de otros individuos. Si los bloques de agar habían estado expuestos a las yemas de avena, los talos responderían doblándose, incluso aunque los tallos permanecieran en la oscuridad durante la totalidad del experimento. De esta forma, Went consiguió producir la respuesta fototrópica con el estímulo de la luz. Ya que favorece la elongación de las células del brote, Went nombró a la hormona **auxina** (del griego *auxein,* «incrementar»). La auxina fue la primera hormona vegetal que se descubrió.

Aislamiento y caracterización de la auxina El trabajo de Went dio a los investigadores un sitio donde buscar la hormona fototrópica, ya que estaba en alguna parte en los bloques de agar usados en el experimento, junto con una forma de identificarla. Si podía encontrarse una molécula que producía la respuesta en brotes decapitados de doblarse, era probable que estuviese la hormona de la auxina.

Tras años de esfuerzo, los investigadores de dos laboratorios consiguieron, de forma independiente, aislar y caracterizar la auxina. La hormona resultó ser ácido indolacético, o IAA. En una planta típica, están presentes unos 50ng de IAA por cada 50 g de tejido fresco. Esta es una concentración de unos 280nM (nanomolares).

¿Por qué estas observaciones sobre la estructura de la auxina y su concentración son interesantes? Al igual que las otras hormonas vegetales presentadas en este capítulo, la auxina es una pequeña molécula con una estructura relativamente simple. Está presente en cantidades tan pequeñas que es difícil medir su concentración. Sin embargo, su impacto es enorme. La auxina puede doblar tallos, en algunos casos haciendo que los troncos de los árboles estén encorvados de forma permanente.

La hipótesis de Cholodny-Went Los experimentos de Went fueron un adelanto muy importante en la investigación del procesamiento de la información, ya que confirmaron la hipótesis de la hormona y llevaron al descubrimiento de y caracterización de la IAA. Pero los experimentos de Went también inspiraron una hipótesis importante sobre *cómo* produce la hormona la respuesta de que la planta se doble. Trabajando de forma independiente, tanto N. O. Cholodny como Went propusieron que el fototropismo derivaba de una distribución asimétrica de la auxina. La hipótesis de Cholodny-Went argumenta que la auxina producida en las yemas de los coleóptilos se desplaza de una parte de la yema a otra en respuesta a la luz. Entonces la auxina se transporta directamente a una parte del brote. Ya que la concentración de auxina es mayor en una parte que en otra, las células de una parte del coleóptilo se alargan más que las células de la otra parte y la planta se dobla como se muestra en la **Figura 39.8c.**

Sin embargo, otros investigadores propusieron una hipótesis más simple. Sugirieron que la luz azul descompone o desactiva la auxina de alguna otra forma. Si es así, la distribución asimétrica resultaría no del procesamiento de la información sino de la destrucción de la auxina en una parte de la yema.

Para probar estas alternativas, Wislow Briggs cultivó semilleros de maíz en oscuridad, cortó sus yemas y las colocó en bloques de agar. Como muestra la **Figura 39.9,** bien mantuvo las yemas y los bloques de agar en la oscuridad o los expuso en parte a la luz. Luego puso los bloques de agar de cada tratamiento en un lado de los coleóptilos decapitados.

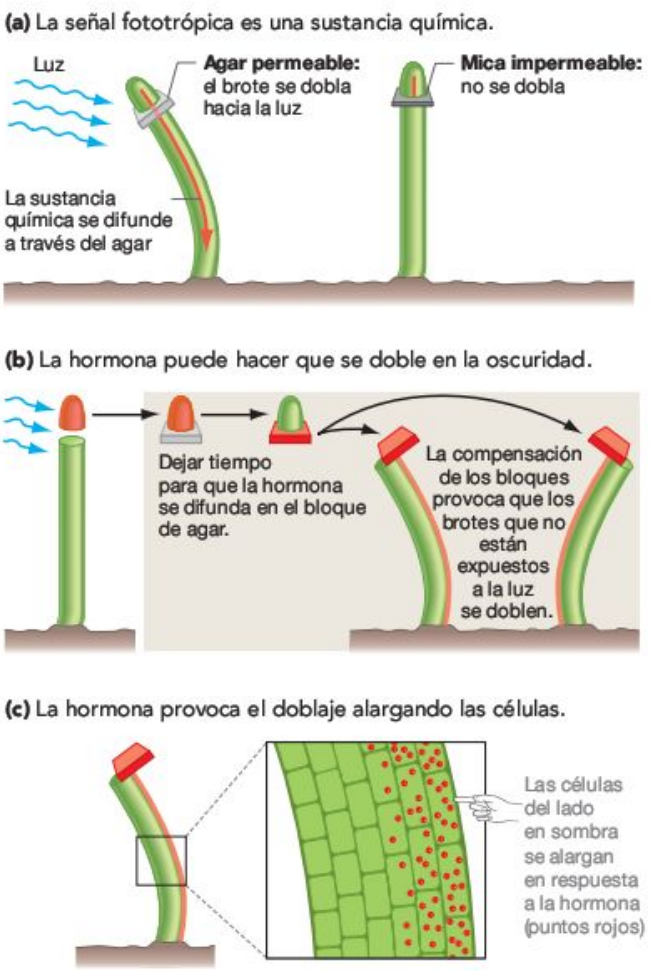
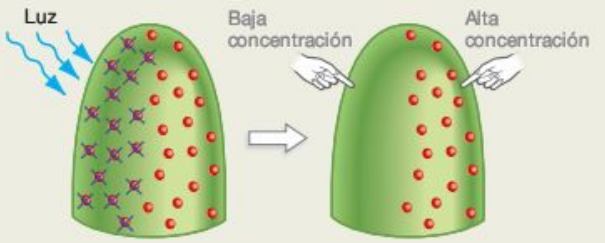


FIGURA 39.8 Prueba experimental que corrobora la hipótesis de la hormona del fotropismo. (a) Los coleóptilos se doblan en respuesta a la luz si se deja que las sustancias de la yema se desplacen hacia abajo. **(b)** Si puede doblarse en la oscuridad, la luz no es directamente necesaria para la respuesta. Solo es necesaria la hormona. **(c)** Durante la respuesta fototrópica el doblaje ocurre porque las células de la parte en sombra del brote se alargan.

Experimento

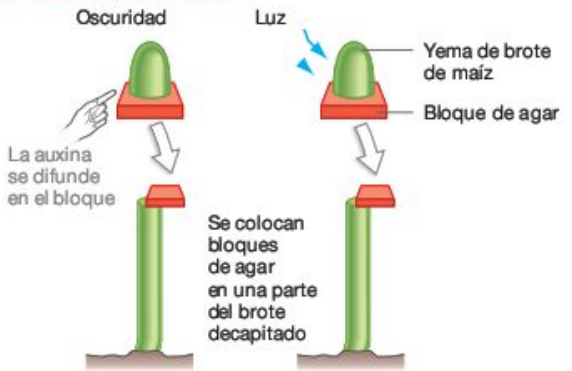
Pregunta: ¿Cómo se desarrolla la distribución asimétrica de la auxina, que provoca el doblaje en las yemas de los brotes?

Hipótesis: La auxina se destruye en la parte soleada de la yema del brote lo que deriva una distribución asimétrica.



Hipótesis nula: La auxina no se destruye por la luz en la zona en la parte soleada de la yema del brote.

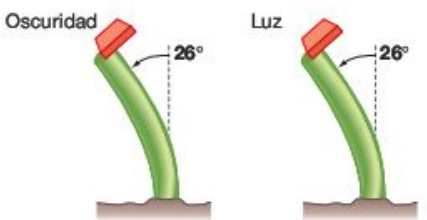
Diseño del experimento:



Predicción: Los bloques de agar bajo las yemas de los brotes tratados con luz provocarán una menor respuesta de doblaje.

Predicción de la hipótesis nula: Los bloques de agar de ambos tratamientos llevarán a respuestas de doblaje similares.

Resultados:



La respuesta de doblaje es similar en ambos tratamientos.

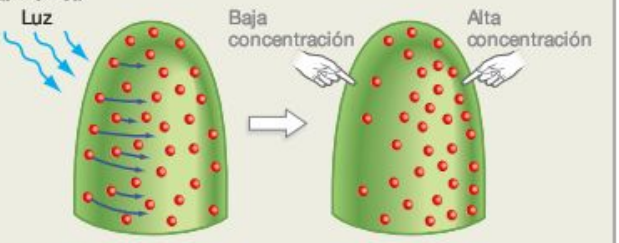
Conclusión: La luz no destruye la auxina de la parte soleada de la yema de un brote. La hipótesis nula se corrobora.

FIGURA 39.9 Comprobación experimental de la hipótesis de la destrucción de la auxina.

Experimento

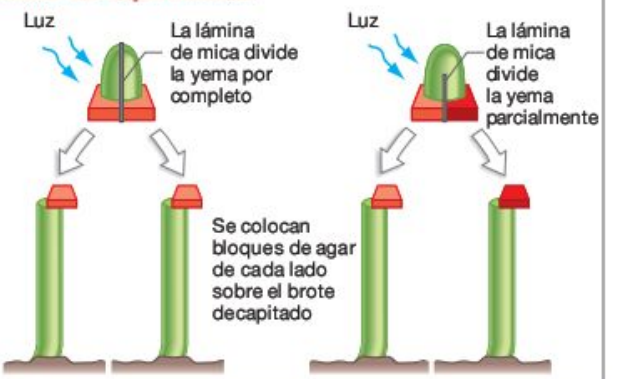
Pregunta: ¿Cómo se desarrolla la distribución asimétrica de la auxina, que provoca el doblaje, en las yemas de los brotes?

Hipótesis: La auxina se desplaza del lado soleado de la yema del brote al lado que está en sombra, resultando en una distribución asimétrica.



Hipótesis nula: La auxina no se desplaza del lado soleado de la yema del brote al lado que está en sombra.

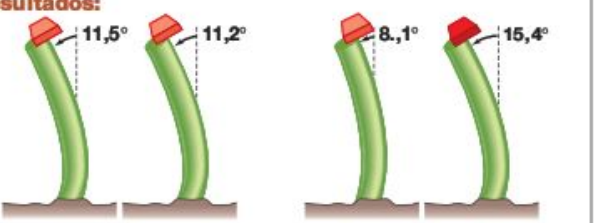
Diseño del experimento:



Predicción: En la yema completamente dividida, ambos bloques de agar provocarán el mismo grado de doblaje. En la yema parcialmente dividida, el bloque que recibe la mayoría de la luz provocará un doblaje menor.

Predicción de la hipótesis nula: En ambos tratamientos ocurrirá el doblaje en igual grado.

Resultados:



Interpretación: la mica evitó que la auxina fluya al lado en sombra y los brotes se doblan en igual grado.

Interpretación: la mica se distribuyó al lado en sombra, que se dobló más que el lado soleado.

Conclusión: La distribución asimétrica de la auxina resulta de la redistribución lateral en la yema.

FIGURA 39.10 Comprobación de la hipótesis de la redistribución de la auxina.

PREGUNTA Considera la hipótesis de que cortar las yemas de los coleóptilos y la inserción de las láminas de mica altera la actividad celular normal. ¿Qué predicción hace esta hipótesis?

En respuesta, los coleóptilos de cada tratamiento se doblaron en igual grado, unos 26° desde la vertical. Este resultado es coherente con la hipótesis de la destrucción de la auxina. Si la luz destruye la auxina, el bloque expuesto a la luz debería ser mucho menos efectivo a la hora de inducir el doblamiento.

Para probar el modelo de Cholodny-Went, Briggs dividió completa o parcialmente las yemas en mitades con una pieza

fina de mica, que es impermeable a las moléculas disueltas (**Figura 39.10**). La idea aquí era que el movimiento de la auxina se pararía en las yemas completamente divididas y en los bloques de agar, pero no se pararía en las yemas parcialmente divididas y los bloques de agar. Para probar esta predicción, Briggs colocó los bloques resultantes en un lado de los brotes decapitados y registró la respuesta de doblaje. El resultado de la yema dividida por completo era coherente con los primeros resultados. No hubo diferencia entre el doblaje inducido en el lado bañado por la luz del sol y el lado en sombra. Pero como predijo la hipótesis de Cholodny-Went, las respuestas de doblaje difirieron en la yema parcialmente dividida. El lado apartado de la luz indujo un doblaje mucho mayor, lo que indica que la auxina se movió de un lado de la yema a otro. La Figuras 39.9 y 39.10 resumen dos hipótesis plausibles que compiten y dejan claro, pero contrastan, las predicciones sobre el comportamiento de la auxina. Los diseños experimentales de Brigg probaron de forma elegante las predicciones. El modelo de distribución asimétrica consiguió explicar cómo lleva la auxina a una elongación celular asimétrica y por tanto al fototropismo.

El receptor de auxina Décadas de experimentos convencieron a los biólogos de que las células en las partes más bajas de los coleóptilos tenían que contener un receptor para la auxina. Los investigadores adoptaron una estrategia sencilla para encontrar la molécula receptora: adjuntaron un marcador radioactivo a la hormona, trataron las células con la molécula marcada y purificaron la proteína a la que se unió.

Aunque la purificación de la molécula de unión resultó ser muy compleja, en 1985 los biólogos consiguieron aislar la proteína de unión a la auxina 1, o ABP1, a partir de plantas de maíz. Desde entonces, los experimentos han confirmado que la ABP1 es un receptor de la auxina que se encuentra en la membrana plasmática de las células del tallo y las hojas. El gen que codifica la ABP1 se ha secuenciado y los investigadores buscan otras proteínas que puedan actuar como receptores de auxina.

Cuando la ABP1 se une a la auxina provoca la elongación de las células y el fotropismo, pero ¿cómo?

Respuesta de elongación celular Para explicar cómo provoca la auxina la elongación celular, se propuso que una vez que la ABP1 se unía a la auxina, la cascada de transducción de señales que sigue lleva a un incremento de H^+-ATPasas o bombas de protones en la membrana. Recuerda del Capítulo 38 que las **bombas de protones** utilizan energía del ATP para sacar los protones de la célula en contra de un gradiente electroquímico. Ya que el pH de la pared celular baja cuando las H^+-ATPasas están activas, la idea de que estas bombas sean las responsables de la elongación celular llegó a conocerse como **hipótesis del crecimiento ácido.**

Para entender esta hipótesis, hay que darse cuenta de que tienen que pasar dos cosas para que una célula alargue:

1. El agua tiene que entrar en la célula para aumentar su volumen y turgencia de la pared celular (**Figura 39.11a**). Las bombas de protones podrían causar la entrada de agua, porque el potasio (K^+) u otros iones positivos suelen entrar en una célula tras el bombeo de protones, y porque el azúcar entra a través de los cotransportadores de protones. A medida que las concentraciones de estos iones se incrementan dentro de la célula, el agua continúa a través de la osmosis.
2. La pared celular debe expandirse para crear un volumen mayor (**Figura 39.11b**). Ahora está bien establecida una conexión entre la acidificación y la expansión de la pared celular, ya que los investigadores han descubierto dos clases de proteínas de la pared celular que incrementan la longitud de las células cuando el pH de la pared cae bajo 4,5. Estas proteínas, llamadas **expansinas,** se han encontrado en muchas variedad especies y tejidos, y los genes que las codifican se han identificado. Sin embargo, lo que realmente hacen las expansinas todavía está por determinar. Una posibilidad es que hagan que las paredes celulares sean extensibles interfiriendo con los enlaces iónicos entre las microfibrilas de celulosa y otros componentes de las paredes. La elongación de las células ocurre cuando la pared celular existente se huelga, se producen nuevas microfibrilas de celulosa para extender la longitud de la célula.

Para probar la hipótesis del crecimiento ácido, los investigadores han utilizado anticuerpos que se unen a la H^+-ATPasa. Cuando los anticuerpos se etiquetan con una molécula fluorescente, pueden usarse para cuantificar el número de bombas de protones en una membrana plasmática. Los biólogos han descubierto que, cuando los brotes de maíz se tratan con auxina adicional junto con anticuerpos etiquetados con fluorescente a la H^+-ATPasa, el número de bombas de protones incrementa en un 80 por ciento en relación a los controles sin tratar. También se ha demostrado que las células tratadas con auxina pueden disminuir el pH de la pared celular hasta la unidad (cuando el valor normal es de entre 5,5–4,5)

Basándose en estos resultados la mayoría de los biólogos están de acuerdo en que la hipótesis del crecimiento ácido ex-

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

La cadena de eventos implicada en el fotrofismo puede resumirse de la siguiente manera:

- Cuando las fototropinas de las células de las yemas de brotes absorben la luz azul la auxina se redistribuye al lado en sombra de la yema.
- La auxina baja por el brote y se une a la proteína receptora ABP1 en la membrana plasmática de las célula objetivo.
- Estas células se alargan cuando la ABP1 activada lleva a la instalación de bombas de protones adicionales y la activación de las proteínas expansinas.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama, análogo al que hiciste al final de la Sección 39.1 que describa cada una de estas fases.
2) Anotar en el diagrama comentarios que resuman las evidencias experimentales de cada una de estas fases de la vía de procesamiento de la información.
3) En base a la información de esta sección, hacer una pregunta sobre la vía que aún está por responderse.

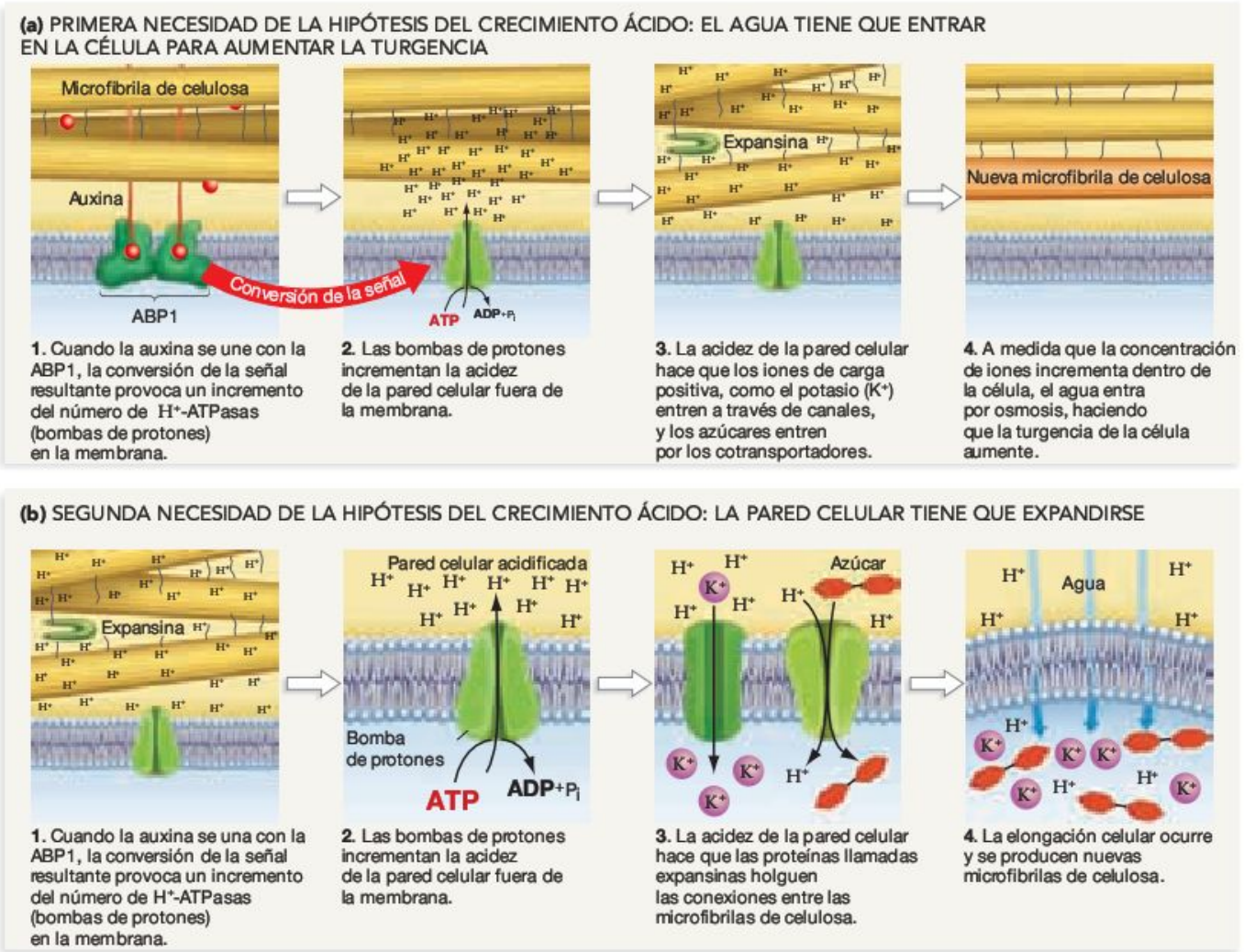


FIGURA 39.11 Hipótesis del crecimiento ácido para la elongación celular. Cuando las bombas de protones activadas disminuyen el pH fuera de la membrana celular en respuesta a la auxina, una serie de eventos llevan a **(a)** una ingesta de agua y **(b)** la expansión de la pared celular. El resultado es la elongación de la célula.

PREGUNTA ¿Qué pasaría si la turgencia incrementase pero la pared celular no se expandiese? ¿Qué pasaría si la pared celular se expandiese pero no incrementase la turgencia?

plica cómo se alargan las células vegetales. El papel de la auxina en la respuesta fototrópica puede cualificarse como el ejemplo mejor comprendido del procesamiento de la información en las plantas.

39.3 Luz roja y extremo rojo: germinación, floración y elongación del tallo

Estudiar el fototrofismo es satisfactorio porque los tres componentes del procesamiento de la información se comprenden relativamente bien. Sin embargo, en mucho casos solo está bien caracterizada parte de la vía del procesamiento de la información, y los investigadores están intentando ampliar nuestro entendimiento de la transducción de señales, o interacciones hormonales, o mecanismos de respuesta. Incluso así, los principios generales del procesamiento de la información suenan a verdad: las plantas son selectivas sobre la información que reciben y la procesan de manera escalonada.

Para una representación de este punto, considera el estudio que demuestra que además de las longitudes de onda azules, las plantas son sensibles a las longitudes de onda rojas y del extremo rojo del espectro visible. Esta sensibilidad es interesante, ya que las longitudes de onda rojas y del extremo rojo comunican señales muy diferentes a una planta. La luz roja (longitudes de onda entre 660-700 nm) conduce a la fotosíntesis, justo como la luz azul (véase Figura 39.3). Pero los pigmentos fotosintéticos no absorben muy bien las longitudes de onda del extremo rojo (más de 710 nm). En su lugar, actúan como una señal importante sobre el medio local. Ya que las longitudes de onda del extremo rojo suelen pasar a través de las hojas en vez de ser absorbidas, son prominentes en la luz que se filtra a través de las hojas de los árboles antes de que

TABLA 39.1 ¿Cómo afectan a la germinación de las semillas de lechuga la luz roja y la luz del extremo rojo?

Los biólogos expusieron semillas de lechuga a destellos de luz que contenían una de dos longitudes de onda: roja o extremo rojo (FR). Tras la exposición a la luz, las semillas se humedecieron y se mantuvieron en la oscuridad varios días.

Exposición a la luz	Germinación (%)
Ninguna	9
Rojo	98
Rojo + FR	54
Rojo + FR + Rojo	100
Rojo + FR + Rojo + FR	43
Rojo + FR + Rojo + FR + Rojo	99
Rojo + FR + Rojo + FR + Rojo + FR	54
Rojo + FR + Rojo + FR + Rojo + FR + Rojo	98

PREGUNTA De acuerdo a los datos de arriba, ¿cuál es la tasa media de germinación de las semillas de lechuga que se expusieron a la luz azul? ¿Y a la luz del extremo rojo? ¿Cómo se comparan estos valores con la tasa de germinación que se entierran bajo tierra y no reciben nada de luz en absoluto?

lleguen al suelo del bosque. La luz del extremo rojo indica sombra.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Sensing Light

La primera pista de que las plantas controlan la luz roja y del extremo rojo surgió de estudios sobre la germinación de la lechuga. Las semillas de lechuga que brotan se ven afectadas por la luz. Gracias a la exposición de las semillas a varias longitudes de onda diferentes y anotando la frecuencia de la germinación, los investigadores descubrieron que las tasas de germinación repuntaban cuando las semillas reciben luz roja (unos 660 nm). Para interpretar esta observación, los biólogos se dieron cuenta de que la lechuga prosperaba mejor cuando crecía bajo la luz solar brillante. Pero el efecto estimulador de la luz roja desaparecía cuando las semillas se exponían más tarde a la luz roja lejana, lo que indicaba que las semillas estaban en sombra. La germinación se inhibía de forma más efectiva con longitudes de onda cerca de los 735 nm.

Como muestran los datos de la **Tabla 39.1,** la luz roja y de la roja lejana actúan como un interruptor de la germinación de la lechuga. En esta especie, la luz roja facilita la germinación, mientras que la luz roja lejana la inhibe. La última longitud de onda sentida por la semilla determina si ocurre la germinación a un rango alto. Esta fue una observación crítica importante. Implicó que las plantas sentían la luz roja y del extremo rojo de forma conjunta. ¿Cómo ocurre esto?

Fitocromas como receptores de luz roja/del extremo rojo

Para interpretar el cambio de luz roja/del extremo rojo en la germinación de las semillas, los biólogos propusieron la hipótesis de que el mismo pigmento absorbía ambos tipos de longitud de onda. De hecho, sugirieron que el pigmento existe bajo dos formas, o conformaciones: una forma absorbe la luz roja y la otra absorbe la luz del extremo rojo. La idea era que el cambio de comportamiento, o lo que los investigadores llaman **fotorreversibilidad,** ocurre porque la absorción de la luz hace que el pigmento fotorreceptor cambie de forma, al igual que una luz cambia de moverse arriba o abajo en respuesta a un toque. Cada conformación sería responsable de una respuesta diferente.

Los biólogos que sugirieron esta hipótesis llamaron al pigmento propuesto fitocroma («planta-color»). Se pensaba que los fitocromas eran receptores especializados de la luz, diferente de cualquiera de los pigmentos involucrados en la absorción de luz durante la fotosíntesis. Esta hipótesis era lógica porque los pigmentos fotosintéticos no son fotorreversibles. No experimentan un cambio de forma drástico cuando absorben luz, en su lugar uno de sus electrones asciende hasta un alto estado de energía (véase Capítulo 10). Las respuestas dependientes de la luz se observan en semillas que no tienen clorofila, así como en plantas que crecen en la oscuridad, que tienen tan poca clorofila que son extremadamente pálidas.

La **Figura 39.12** ilustra la hipótesis de la fotorreversibilidad. La idea era que la conformación de los fitocromas llamado P_r (fitocroma rojo) absorbe la luz roja. Otra conformación de la misma molécula, llamada P_{fr} (fitocroma de la luz del extremo rojo), absorbe la luz roja lejana. De acuerdo a la

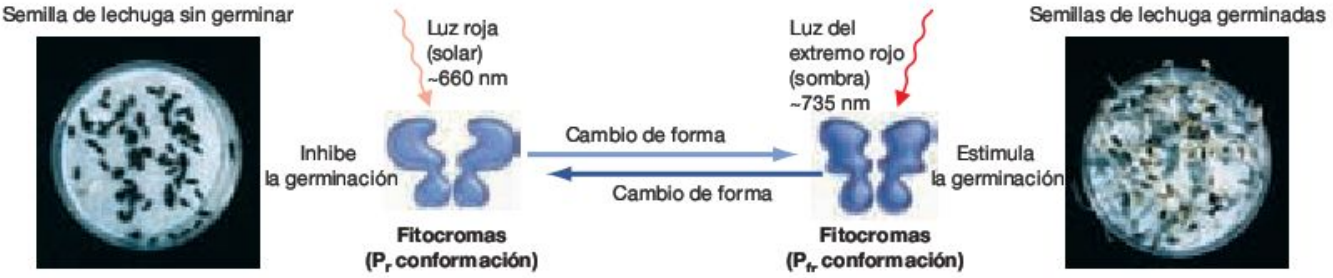


FIGURA 39.12 La hipótesis de la fotorreversibilidad para el comportamiento de los fitocromas. De acuerdo a la hipótesis de la fotorreversibilidad, (1) la proteína de los fitocromos tiene dos conformaciones distintas; (2) la conformación P_r absorbe luz azul, mientras que la conformación P_{fr} absorbe la luz del extremo rojo; (3) cuando cualquiera de las formas absorbe luz, la convierte a la otra forma; y (4) la forma P_{fr} estimula la germinación, mientras que la P_r la inhibe.

hipótesis de la fitorreversibilidad, cada conformación cambia a otra cuando absorbe su longitud de onda preferente.

Como muestra el **Cuadro 39.2,** también hay otra respuesta a la luz roja y del extremo rojo, la floración en respuesta a la duración del día, que también muestra fotorreversibilidad. Y los investigadores se preguntan si los fitocromas podrían desencadenar incluso otra respuesta a la luz del extremo rojo, la elongación del tallo. Si has cultivado semillas de judías en un espacio interior y has visto los brotes alargarse y crecer altos, has visto esta respuesta del extremo rojo a la luz de primera mano. Las judías suelen crecer bajo la luz solar al natural. Si crecen en un espacio interior, las plantas reaccionan como si estuvieran a la sombra e intentan crecer lo suficientemente altas para alcanzar la luz del sol.

Basándose en estas observaciones, los biólogos propusieron que los fitocromas podrían ser el principio de la vía de procesamiento de la información que pueden llevar a la germinación, la elongación del tallo o la floración. ¿Era correcta alguna de estas ideas?

¿Cómo se aislaron los fitocromas?

Las plantas jóvenes de maíz, al igual que las semillas de judías, alargan sus tallos en respuesta a la carencia o exposición a un

CUADRO 39.2 Fotoperiodismo, floración y fotorreversibilidad

El **fotoperiodismo** es cualquier respuesta por parte de cualquier organismo que se basa en un fotoperiodo, es decir, la duración relativa del día y la noche. En las plantas, la capacidad de calibrar un fotoperiodo es importante porque permite que los individuos respondan a los cambios climáticos estacionales, como por ejemplo, florecer cuando hay polinizadores disponibles y cuando los recursos para la producción de semillas son abundantes. Los experimentos sobre el fotoperiodismo en plantas han demostrado que, respecto a las flores, las plantas pueden clasificarse en tres categorías (**Figura 39.13a**):

1. **Las plantas de día largo** florecen a mediados de verano cuando los días son más largos y las noches más cortas. Ciertas plantas (como rábanos, lechugas, espinacas, maíz, lirios) solo florecen cuando los días superan una cierta duración, normalmente entre 10 y 16 horas, dependiendo de la especie.
2. **Las plantas de día corto** florecen en primavera, a finales del verano o en otoño. Algunas plantas (como áster, flores de pascua, crisantemos) florecen solo si los días son más cortos que una duración determinada.
3. **Las plantas de día neutro** florecen sin atender ningún fotoperiodo. La duración del día no tienen ningún efecto en la floración de las rosas, los dientes de león, los tomates, los pepinos y otras plantas herbosas (plantas que se adaptan al crecimiento en tierras que han sido alteradas lo suficiente como para retirar o dañar la vegetación existente).

Incluso aunque los investigadores todavía se refieren a especies de «día corto» o «día largo» las plantas realmente no sienten la duración del día. En su lugar, controlan la duración de la noche. Esta hipótesis se probó en experimentos clásicos sobre la floración de una planta de día corto llamada *Xanthium,* la cual necesita menos de 16 horas de luz para florecer. Para explorar lo que perciben las plantas cuando sienten un fotoperiodo, los investigadores criaron *Xanthium* en cámaras de cultivo donde se podían controlar todos los aspectos del entorno y donde se podía manipular el fotoperiodo. Los investigadores descubrieron que la interrupción del periodo del día con oscuridad no suponía ninguna diferencia para la floración. Por el contraio, la interrupción del periodo de la noche con la luz sí que importaba. Para interpretar estos resultados, los investigadores formularon la hipótesis de que cuando las noches se interrumpían con periodo de luz corto, las plantas respondían al medio como noche corta. Los siguientes experimentos mostraron que las plantas de día largo también respondían a las interrupciones de la duración de la noche, pero las especies de día neutro no lo hacían (**Figura 39.13b**). Basándose en estas observaciones, podría argumentarse que las plantas deberían clasificarse como de noche corta en lugar de día largo, o noche larga en lugar de día corto, y de noche neutra en lugar de día neutro.

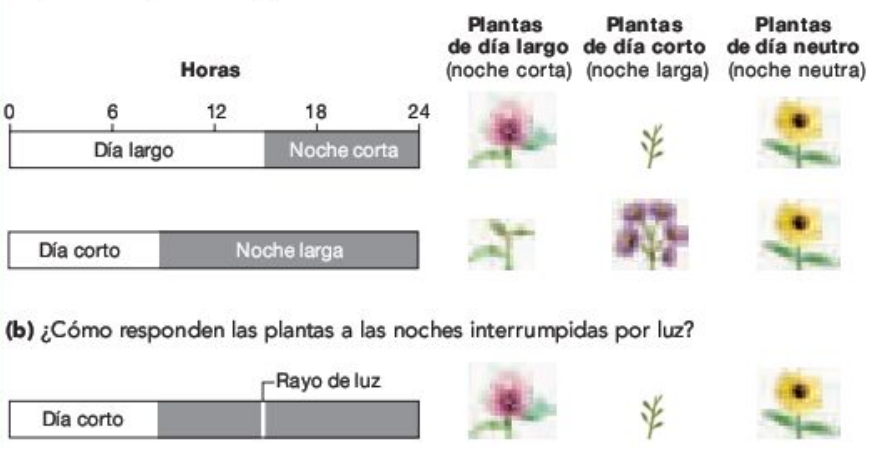


FIGURA 39.13 Las diferentes especies responden a los fotoperiodos de diversas formas. (a) Las respuestas de floración al fotoperiodo se clasifican en tres categorías: **(b)** en este individuo, un segmento del cromosoma 9 (blanco) y un segmento del cromosoma 22 (morado) ha sido intercambiado por translocación. **(c)** Los rayos de luz durante la noche alteran la respuesta al fotoperiodo de las especies de día corto (noche larga).

EJERCICIO Añade una parte (c) a esta figura que muestre un experimento en el que se interrumpe un día largo por un periodo de oscuridad. Pista: un periodo de oscuridad durante el día no cambia la percepción de las plantas de la duración de la noche.

Cuando los investigadores exploraron el fenómeno de la interrupción de la noche con más detalle, descubrieron algo interesante. En las plantas de día corto (noche larga), la floración se inhibía de forma más eficiente interrumpiendo el periodo de oscuridad con luz roja (longitudes de onda de unos 660 nm). Pero un rayo posterior de luz del extremo rojo (longitudes de onda de unos 735 nm) borraba el efecto (**Figura 39.14**). Inversiones análogas se dieron en las plantas de día largo (noche corta). Esta fue la primera pista de que la floración podría desencadenarse gracias a un pigmento fotorreversible como el fitocroma.

Los trabajos posteriores confirmaron la hipótesis del fitocroma y explicaron cómo este pigmento permite que las plantas calibren la duración de las noches: en la oscuridad, P_{fr} se revierte a P_r. La cantidad de P_r que se acumula debido a la reversión depende de la duración de la noche.

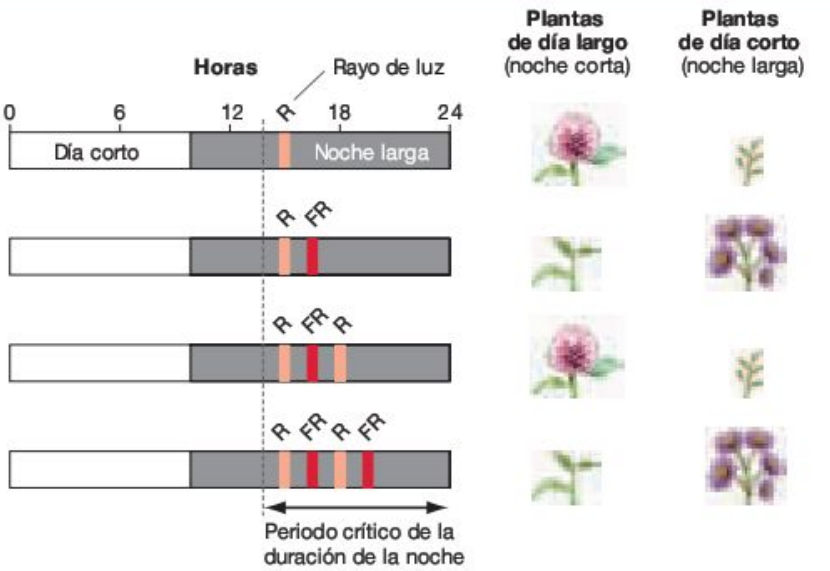


FIGURA 39.14 Los destellos de luz roja y luz del extremo rojo cambian la respuesta al fotoperiodo. Si los rayos de luz roja y luz del extremo rojo se alteran durante la noche, la respuesta de floración de las plantas se correlaciona con la última noche experimentada.

exceso de luz del extremo rojo. Este comportamiento sugiere que las plantas jóvenes de maíz tienen una proteína receptora para la luz del extremo rojo. Para continuar con esta observación, los investigadores purificaron proteínas de coleóptilos de maíz y consiguieron aislar una que era fotorreversible. En concreto, cuando la proteína se colocaba en una solución y se exponía a una luz roja alterada y a una luz roja lejana, el color de la solución cambió de azul a verde azulado y viceversa.

Los cambios de color corroboran la hipótesis de que la proteína absorbe tanto la luz roja como la del extremo rojo. Basándose en estos datos, los biólogos declararon que habían conseguido aislar los fitocromas. Fue en el año 1959.

Más recientemente, el gen que codifica los fitocromas se ha aislado y secuenciado. De hecho, el genoma de *Arabidopsis thaliana* tiene cinco genes distintivos que codifican las proteínas de los fitocromas. El nombre de los genes es fitocromas A, B... así hasta la E, y se simbolizan como *PHYA*, *PHYB*, y así sucesivamente. Las proteínas que codifican estos genes contienen una pequeña molécula de pigmento que absorbe la luz de la parte roja y del extremo rojo del espectro. Además, parece ser que las cinco proteínas son fotorreversibles. Como muestra la **Figura 39.15,** una parte de la molécula de los fitocromas cambia de forma en respuesta a la luz roja y del extremo rojo. La forma cambia porque los fitocromas para ganar o perder un grupo fosfato, según los cambios de forma provocados por la luz azul, resultan en la fosforilación de las fototropinas.

Por último, datos recientes sugieren que diferentes fitocromas del mismo individuo pueden ser los responsables de varios tipos de respuestas a la luz roja/del extremo rojo. Por ejemplo, el producto del gen *PHYB* está involucrado con las formas mutantes de la *Arabidopsis*. Pero los individuos de *Arabidopsis* con *PHYB* también tienen respuestas anormales de elongación del tallo, lo que indica que estos fitocromas particulares desempeñan una función en la elongación del tallo así como en la germinación. La elongación del tallo también se ve afectada por los productos génicos de *PHYA*, *PHYD* y *PHYE*. *PHYD* y

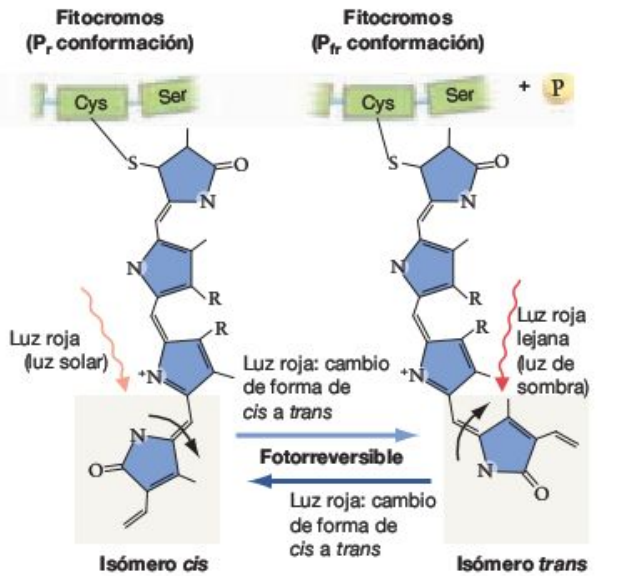


FIGURA 39.15 Los fitocromos cambia de forma tras absorber luz roja y del extremo rojo. Este diagrama muestra cómo una subunidad de los fitocromas cambia de forma en respuesta a la absorción de luz roja o del extremo rojo. Los cambios de forma se corresponden con las conformaciones P_r y P_{fr} de los fitocromas.

PREGUNTA ¿En qué se relaciona este cambio de forma con la trasducción de señales?

PHYE son responsable del control de la duración de la noche y de provocar una respuesta de floración apropiada.

¿Cómo se traduce en una acción que afecta a la germinación, la elongación del tallo y la floración, así como otras respuestas a la luz roja y de la roja lejana? la información presente en cada uno de los cambios P_r-P_{fr}? Esta pregunta nos trae al punto clave de la investigación sobre los fitocromas. La respuesta parece ser complicada, un estudio sugiere que casi un tercio de todos los genes de *Arabidopsis* están involucrados en las características de crecimiento alongado para evitar la sombra. Continúan los trabajos que unen el cambio de los fitocromas a las respuestas de germinación y elongación.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las plantas responden a la luz roja y del extremo rojo a través de los fitocromas, que cambian de forma y actividad cuando absorben luz roja o del extremo rojo.
- La luz roja actúa como indicador de la luz solar o del día, mientras que la luz del extremo rojo actúa como indicador de sombra o de la noche.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué es adaptativo que la luz roja desencadene la germinación de la semillas de lechuga mientras que la luz del extremo rojo la inhibe.
2) Explicar por qué es adaptativo que las plantas que suelen crecer en hábitats soleados alarguen los tallos en respuesta a la luz del extremo rojo.
3) Explicar por qué es adaptativo que las elongaciones de los cambios nocturnos afecten a la tendencia de florecer en algunas especies.

39.4 Gravedad: respuesta gravitrópica

Las longitudes de onda, la cantidad y la dirección de la luz que recibe una planta cambian con la estación, el tiempo, la hora del día y la sombra de otras plantas. La gravedad no podría ser diferente. La luz es variable y puede venir casi en cualquier dirección, pero la gravedad es constante y unidireccional. La luz significa comida, la gravedad facilita información sobre cómo deberían orientarse las plantas en el espacio. Los brotes suelen responder a la gravedad creciendo hacia arriba, y las raíces suelen responder creciendo hacia abajo (**Figura 39.16**). ¿Cómo sienten las plantas la gravedad de forma que pueden usar una señal para orientar el cuerpo?

En 1881 Charles y Francis Darwin publicaron uno de los primeros resultados experimentales sobre el **gravitropismo,** la capacidad de moverse en respuesta a la gravedad. Para entender el resultado, recuerda del Capítulo 36 que las terminaciones de las yemas de las raíces están cubiertas por un conjunto de células protectoras duras llamadas cofias (**Figura 39.16**). Los Darwin descubrieron que las raíces dejaban de responder a la gravedad si se retiraban las cofias. Esta observación sugirió que la gravedad se percibía en alguna parte dentro de la cofia.

FIGURA 39.16 El gravitropismo tiene lugar tanto en las raíces como en los brotes. Las fotos muestran la germinación de semillas de maíz. Las flechas azules indican la dirección de la gravedad. Las raíces siempre crecen en dirección a la gravedad. En las especies con hábito de crecimiento erguido, los brotes responden a la gravedad creciendo en dirección opuesta a ella. En las especies que forman matas o se extienden lateralmente, los brotes responden a la gravedad creciendo en horizontal.

Hace poco, los biólogos demostraron de forma precisa las células que están implicadas en la percepción de la gravedad en las raíces de *Arabidopsis*. Matando diminutos bloques de células con rayos láser, los investigadores demostraron que las células ilustradas en la **Figura 39.17b,** directamente al centro de la cofia, es lo más importante para la regulación de la respuesta gravitrópica. Basándose en estos resultados, los biólogos están seguros de que saben el lugar en el que se percibe la gravedad en las raíces. Las células en las yemas de los tallos responden a la gravedad e inician el gravitropismo.

La hipótesis de los estatolitos

Para explicar cómo perciben las plantas la gravedad, los biólogos propusieron que una molécula ubicada en las células de la cofia actúa como un receptor de la presión o de la elastici-

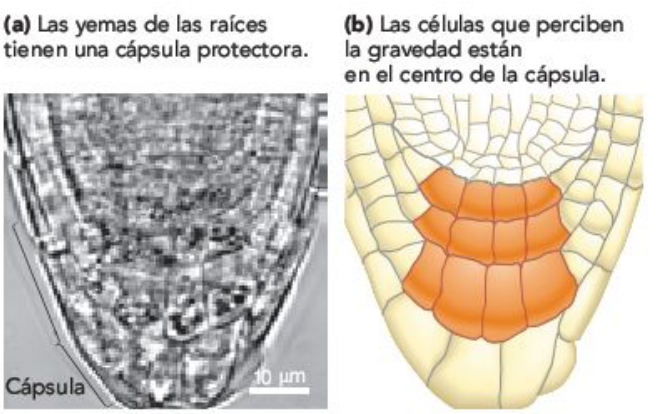


FIGURA 39.17 Prueba experimental de que las células que perciben la gravedad se ubican en la cofia. (a) La cofia es una estructura protectora. **(b)** cuando las células marcadas en naranja se matan de forma experimental, la respuesta a la gravedad de las raíces se reduce drásticamente.

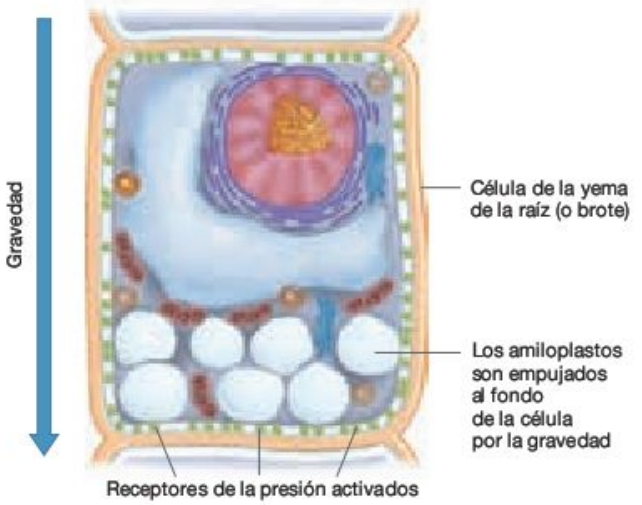


FIGURA 39.18 La hipótesis del estatolito declara que los amiloplastos estimulan las células sensoriales. Los amiloplastos están rellenos de almidón. Son densos, de forma que pueden hundirse en respuesta a la gravedad. La hipótesis del estatolito predice que los receptores de la presión de la membrana plasmática se activan como resultado.

EJERCICIO Asumiendo que el receptor es una proteína, sugiere una hipótesis para explicar cómo ocurre la transducción de señales en respuesta a la presión de un estatolito.

dad. En concreto, la **hipótesis de los estatolitos** argumenta que los densos organelos de almacenaje de almidón llamados amiloplastos funcionan como receptores de la gravedad (**Figura 39.18**). La idea es que la gravedad tira de los amiloplastos pesados hasta el fondo de las células, donde de alguna forma el peso del amiloplasto activa una proteína sensorial que inicia la respuesta gravitrópica.

La hipótesis del estatolito se inspiró por la forma en que muchos animales perciben la gravedad. Por ejemplo, las langostas levantan granos de arena que se posicionan en los órganos especializados para la percepción de la gravedad en sus antenas. Los granos de arena se llaman **estatolitos** (piedras de lugar). Cuando el animal se inclina o se da la vuelta, el estatolito se mueve en respuesta a la gravedad. Dentro de este órgano, el grano de arena termina empujando contra la célula sensitiva. Cuando esta célula se activa, indica que el animal ya no está erguido. Lo mismo pasaría en las células de la cofia si la planta cayese por la acción del viento. Los amiloplastos se quedarían en la nueva pared celular «inferior» y señalaría que la raíz ya no está en la posición correcta.

Aunque los experimentos recientes apoyan con solidez la hipótesis del estatolito, la búsqueda del receptor de gravedad en sí continúa. Algunos investigadores argumentan que el peso de los estatolitos en los receptores de la membrana plasmática de la célula provoca la respuesta gravitrópica. Otros investigadores proponen que el evento clave ocurre cuando un amiloplasto tira de los elementos citoesqueléticos, que a cambio activan los receptores de la membrana plasmática. La naturaleza de la percepción de la gravedad sigue siendo uno de los grandes problemas sin resolver de la investigación de los sistemas sensoriales de las plantas.

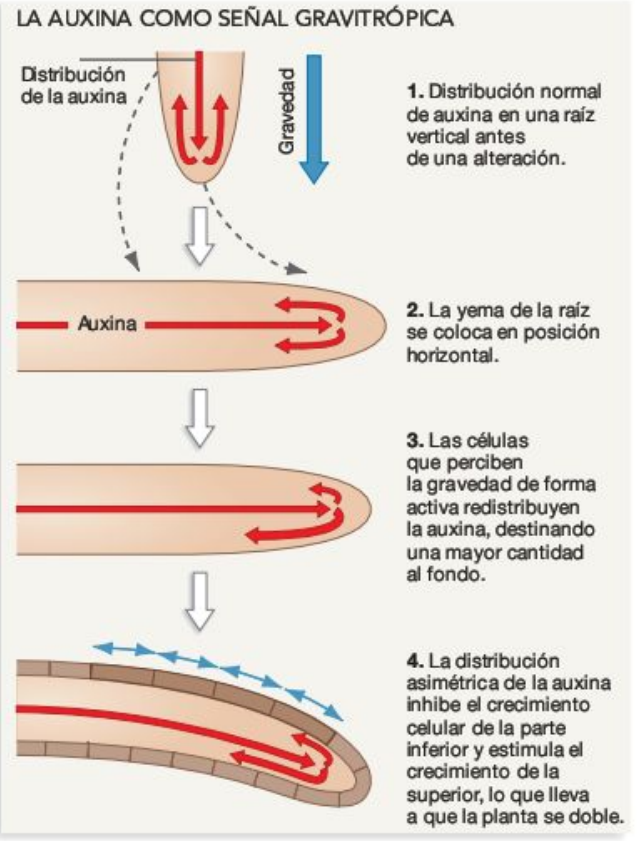


FIGURA 39.19 La hipótesis de la redistribución de la auxina para el gravitropismo. Esta secuencia de eventos podría comenzar cuando una yema de la raíz en crecimiento toca una roca y se desplaza horizontalmente o cuando una planta cae por una ventisca y se desbroza parcialmente.

La auxina como señal gravitrópica

La investigación sobre la primera fase del procesamiento de la información en respuesta a la gravedad continúa. Sin embargo, la segunda y tercera fase se conocen mucho mejor. Al parecer, son muy paralelas a la respuesta fototrópica de los tallos.

Las células de la cofia que perciben los cambios en la dirección del empuje de la gravedad responden cambiando la distribución de la auxina en la yema de la raíz. En condiciones normales, la auxina fluye hacia abajo en medio de la planta y después hacia el perímetro y los extremos de la cofia (**Figura 39.19,** paso 1). Pero si la raíz se vuelca, (paso 2), la auxina se redistribuye de forma muy parecida a cuando lo hace en respuesta a la luz azul. La parte inferior de la raíz recibe las concentraciones incrementadas de auxina, mientras que la parte superior recibe concentraciones de auxina inferiores (paso 3). En respuesta a las diferencias en la concentración de auxina, las células de la parte inferior de la raíz crecen más despacio y las células de la parte superior crecen más deprisa. El resultado es que se doblan (paso 4).

La luz y la gravedad no son las únicas fuerzas físicas a las que las plantas responden. Como muestra el **Cuadro 39.3,** las plantas responden a las fuerzas mecánicas como el viento

CUADRO 39.3 ¿Cómo responden las plantas al viento y al roce?

Cuando el viento zarandea las plantas, las células receptoras transducen la fuerza mecánica en una señal interna en forma de proteínas fosforiladas o segundos mensajeros. Aunque no se conocen ni el receptor exacto ni la vía de transducción, estudios con *Aradabidopsis thaliana* muestran que se transcribe un gran juego de genes en respuesta al roce u otros estímulos mecánicos similares al efecto del viento. Los productos proteicos de algunos de estos genes actúan para endurecer las paredes celulares, haciendo que las plantas que sean más pequeñas y fornidas frente a las que no experimentan vibraciones o roces repetidos (**Figura 39.20**).

En algunos casos, las plantas responden al roce moviéndose. Esta respuesta llamada **tigmotropismo** puede ser rápida. Por ejemplo, las especies que crecen escalando otras plantas u objetos poseen unas estructuras llamadas zarcillos. Cuando un zarcillo hace contacto con un objeto, responde enrollándose alrededor del objeto tan rápido como una o más veces por hora (**Figura 39.21**). El movimiento es incluso más rápido en las plantas «sensibles al roce». Por ejemplo, la Venus atrapamoscas se cierra lo bastante rápido como para atrapar insectos. Los movimientos extremadamente rápidos como este son posibles cuando una célula receptora del roce transduce la señal mecánica en una señal eléctrica.

Para entender cómo usan las plantas las señales eléctricas, recuerda del Capítulo 38 que las bombas de protones de la membrana plasmática de la mayoría de las células de las plantas les dan una carga negativa en relación al medio externo. La separación de las cargas crea un voltaje en la membrana, o un potencial en la membrana. Si una proteína receptora responde al roce permitiendo que los iones fluyan por la membrana, que gana la cantidad de carga en cualquier lado, el potencial de la membrana cambia. De esta forma la señal mecánica (el roce) puede convertirse a una señal eléctrica.

FIGURA 39.20 Las plantas se acortan y se vuelven más robustas en respuesta al viento o al roce. Las plantas de tomate mostradas aquí, se rozaron levemente 0, 10, o 20 veces al día durante 10 días seguidos.

PREGUNTA ¿Cuál es la importancia adaptativa de esta respuesta? Da un ejemplo de cuándo ocurriría en la naturaleza.

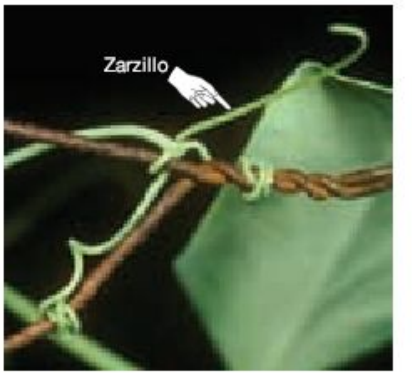


FIGURA 39.21 El tigmotropismo es un movimiento en respuesta al roce. Las porciones de la planta del guisante que se llaman zarcillos se enredan en torno a las estructuras de apoyo tras contraerlas. La adhesión facilitada por los zarcillos permite que los guisantes escalen.

Para ir de una célula sensorial a una célula de respuesta, las señales eléctricas se propagan de una forma característica llamada **potencial de acción**. En una Venus atrapamoscas, los potenciales de acción corren a través de la hoja a una velocidad media de 10cm/s. Cuando los potenciales de acción llegan a las células de la superficie exterior de la trampa, las células tragan y empujan la trampa para que se cierre (**Figura 39.22**).

Experimentos recientes han esclarecido el mecanismo responsable del cierre de la trampa. Cuando llega la señal eléctrica, el H^+ explosiona fuera de las células epidérmicas como respuesta. El posterior cambio del pH extracelular hace que la pared celular se expanda. También establece un fuerte gradiente electroquímico que lleva a un rápido influjo de iones de potasio. Cuando el K^+ entra en la célula, el agua le sigue por osmosis y hace que la célula trague. La respuesta es lo bastante rápida como para simular la respuesta de contracción de un músculo animal a un potencial de acción.

FIGURA 39.22 Las Venus atrapamoscas se cierran como respuesta a los potenciales de acción generados por los pelos sensoriales.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las células de las cofias perciben la gravedad a través de la presión que ejercen los amiloplastos en las proteínas de la membrana.
- Los cambios en la percepción de la gravedad surgen de la redistribución de la auxina y los cambios en la tasa de crecimiento de las raíces.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar el paralelismo que existe entre la redistribución de la auxina en los brotes y las raíces y las respuestas llamadas fototropismo y gravitropismo.
2) Explicar por qué la auxina podría considerarse una hormona gravitrópica.

y el tacto. Las plantas también sienten los estímulos del mundo biótico, en concreto, la presencia de peligro por parte de los herbívoros o bacterias patógenas y virus.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Plant Hormones

39.5 Juventud, madurez, y vejez: respuestas de crecimiento

Las plantas crecen durante toda su vida, desde el momento en el que germinan hasta el día que mueren. A medida que el cuerpo de la planta crece, madura hacia una máquina eficiente para absorber la luz del sol, el agua, los nutrientes y otros recursos. Pero el crecimiento no es constante. Se acelera cuando el agua, la luz y los nutrientes son abundantes y se ralentiza o para cuando las condiciones son pobres o cuando es hora de que las hojas se caigan o las frutas maduran. El control del crecimiento en respuesta a los cambios en la edad o las condiciones del medio es uno de los aspectos más básicos del procesamiento de la información de las plantas. Las hormonas desempeñan una función primordial en la regulación del crecimiento.

Para explorar cómo crecen las plantas en respuesta al cambio de las condiciones, consideremos cinco de las hormonas involucradas en las respuestas del crecimiento mejor estudiadas. Comenzaremos con la auxina, la molécula responsable del fototropismo y el gravitropismo.

La auxina y la dominancia apical

Uno de los aspectos más básicos del crecimiento de las plantas se llama dominancia apical. Cuando tiene lugar la **dominancia apical,** el crecimiento del tallo tiene lugar solo en el meristemo apical del brote y los brotes laterales de los ángulos entre las hojas y el tallo se mantienen aletargados. Pero si muere el brote principal, este letargo se interrumpe y las ramas laterales comienzan a crecer de forma vigorosa. Las fotografías de la **Figura 39.23** muestran este fenómeno en acción. Los cóleos

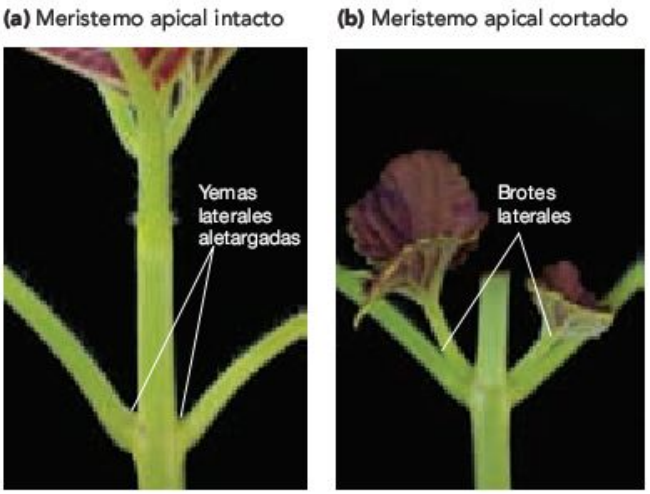


FIGURA 39.23 Cuando hay dominancia apical, se suprime el crecimiento de las yemas laterales. (a) Se muestra la yema de un cóleo cuando aún está intacta. (b) La misma planta, varias semanas después de que se haya cortado la yema. Los brotes laterales se orientarán verticalmente.

intactos tienen un brote principal y un meristemo apical que se extiende verticalmente. Pero si se corta el brote principal (**Figura 39.23a**), empiezan a crecer verticalmente vigorosas ramificaciones laterales a partir de los brotes laterales, que se forman en los ángulos existentes entre las hojas y el tallo.

¿Qué provoca el cambio? Ya que la auxina se produce en las yemas de los brotes, los investigadores sospecharon que podría tener una función en la dominancia apical así como en el fototropismo. Esta hipótesis se confirmó cuando se demostró que la dominancia apical podría sostenerse por la adición de auxina a la superficie de corte del brote después de cortar su punta. Este resultado sugiere que las células de la yema envían una corriente constante de información hacia el resto de organismo y tejidos bajo la forma de auxina. Si la señal para, significa que el crecimiento apical se ha interrumpido. En respuesta, las ramas laterales brotan y comienzan a cubrir el brote principal. Ahora la pregunta es, ¿cómo se desplaza esta señal?

Transporte polar de la auxina El transporte de la auxina es **polar,** o unidireccional. Si la auxina marcada mediante radioactividad se añade a la parte superior de una yema cortada, la hormona se transporta hacia la base. Pero si aquélla se añade a la base de una yema cortada, no será transportada hacia el ápice. La auxina es la única hormona vegetal conocida que sólo es transportada en una dirección.

Los estudios realizados con auxina marcada también han mostrado que la hormona se transporta por todo el camino desde la yema hacia la raíz mediante las células parenquémicas en el tejido fundamental y el tejido vascular. La auxina marcada se mueve a unos 10 cm/h, es decir, unas 10 veces más lentamente que las sustancias que viajan en el floema o el xilema. Gracias a estudios recientes, se ha sabido que la auxina entra en el extremo apical de las células mediante una proteína de cotransporte, que importa la hormona junto con dos protones que penetran en la célula y junto al gradiente electro-

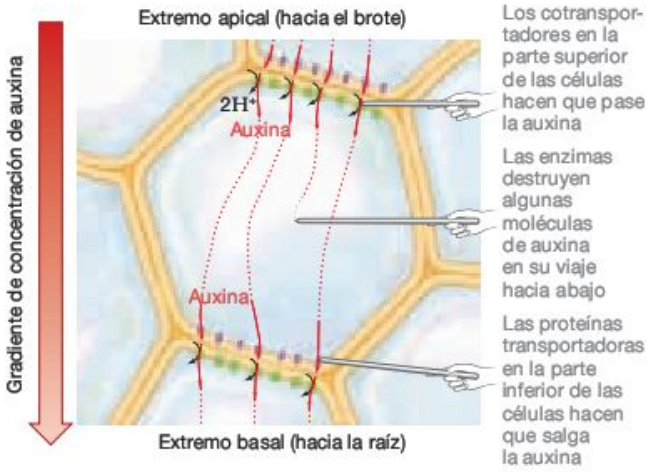


FIGURA 39.24 El transporte de auxina es polar: de brote a raíz. El transporte de auxina es unidireccional porque distintos tipos de transportadores de auxina están localizados en las partes superior e inferior de las células.

EJERCICIO Añade cotransportadores y transportadores a las membranas de las células parciales que se muestran a la derecha y la izquierda de esta figura.

químico, establecido por la H^+-ATPasa, que favorece la entrada de protones. Una vez dentro del citoplasma, la auxina se difunde a la parte basal de la célula, donde es transportada hacia fuera por proteínas transportadoras situadas en la porción basal de la membrana plasmática. De este modo, la auxina fluye hacia las yemas en una sola dirección: hacia el interior de las células gracias a un cotransportador en el extremo apical y hacia el exterior gracias a una proteína transportadora en el extremo basal (**Figura 39.24**). Debido a que algunas moléculas de auxina se destruyen por la acción de las enzimas cuando bajan por el largo eje de la planta, el transporte polar establece un fuerte gradiente en la concentración de auxina. Las concentraciones de auxina son mucho mayores en los brotes de lo que lo son en las raíces.

¿Cuál es el papel principal de la auxina? La auxina desempeña claramente una función clave en el control del crecimiento mediante la dominancia apical, el fototropismo y el gravitropismo. Pero es primordial reconocer que este mensajero químico también tiene otros efectos importantes:

- La auxina producida en las semillas del interior del fruto influye en el desarrollo de los mismos.
- Las concentraciones decrecientes de auxina están implicadas en la **abscisión,** o la caída de hojas y frutos, asociada al proceso de envejecimiento genéticamente programado llamado senescencia.
- La presencia de auxina en las raíces y los brotes en crecimiento es fundamental, no solo para la propia diferenciación de las células del xilema y el floema en el tejido vascular, sino también para el desarrollo del cámbium vascular.
- La auxina estimula el desarrollo de las raíces adventicias en los cultivos y los esquejes de tejidos.

La auxina tiene tantos efectos diferentes sobre las plantas que para los biólogos ha sido difícil comprender su función principal. Recientemente, algunos investigadores han sugerido que la función principal de la auxina es la de señalar la posición de las células en el espacio. En concreto, la concentración de auxina identifica dónde está situada una célula con respecto al eje largo del organismo de la planta. De este modo, la auxina toma parte en la determinación de la forma general de una planta. Si las condiciones relativas al eje largo cambian, por ejemplo por cambios en la disponibilidad de luz, o debido a que un fuerte temporal de viento inclina a la planta cambiando la posición de las raíces, o porque un ciervo se coma el ápice del brote; los cambios en la concentración de auxina señalan de manera efectiva cómo deberían responder los tejidos del individuo. El fototropismo, el gravitropismo, la dominancia apical y la producción de raíces adventicias son formas de hacer frente a los cambios en el eje largo de la planta.

Es importante darse cuenta de que la auxina no actúa sola. Sus efectos se ven modificados por la acción de otras hormonas vegetales. Los investigadores están particularmente interesados en cómo la auxina interacciona con el grupo de hormonas llamadas citoquininas, porque hay pruebas de que el crecimiento de las plantas está regulado por una relación antagonista entre la auxina y las citoquininas. La auxina viaja desde el brote en sentido descendente hasta la raíz, inhibiendo el crecimiento de los meristemos apicales en las yemas laterales en su camino. Por el contrario, las citoquininas se producen en las raíces y viajan hacia arriba, estimulando el crecimiento de las yemas axilares. Desde las yemas hasta las raíces, las dos hormonas están presentes en gradientes de concentraciones diferentes. Veamos lo que son las citoquininas y lo que hacen.

Citoquininas y división celular

Las **citoquininas** son un grupo de hormonas vegetales que fomentan la división celular. (*Cyto* es *célula* en griego y *cinina* hace referencia a *kinesis*, que en griego significa «movimiento» o «división.») La primera pista de que ciertas moléculas pueden fomentar la división celular en plantas fue el hallazgo de que la leche de coco, que almacena los nutrientes necesarios para alimentar a los embriones de coco, fomenta el crecimiento de células vegetales y de embriones en cultivos. Los experimentos posteriores demostraron que las moléculas derivadas de la base nitrogenada adenina también estimulan el crecimiento de células en cultivo. Finalmente, se descubrieron derivados naturales de adenina que estimulan el crecimiento del maíz y las manzanas. Estas hormonas, cuya estructura descubrieron los biólogos que era similar al ingrediente estimulador del crecimiento en la leche de coco, fueron bautizadas con el nombre de citoquininas. Las citoquininas son sintetizadas en las puntas de las raíces, los frutos jóvenes, las semillas, las yemas en crecimiento y otros órganos en desarrollo. El **Cuadro 39.4** presenta cómo se utilizan las citoquininas para estimular el crecimiento y la diferenciación de las células en cultivo.

La citoquinina encontrada en la mayoría de las especies es un derivado de la adenina y recibe el nombre de zeatina. Las otras citoquininas que se han conseguido aislar son muy parecidas a la zeatina en su estructura química. La mayoría de la

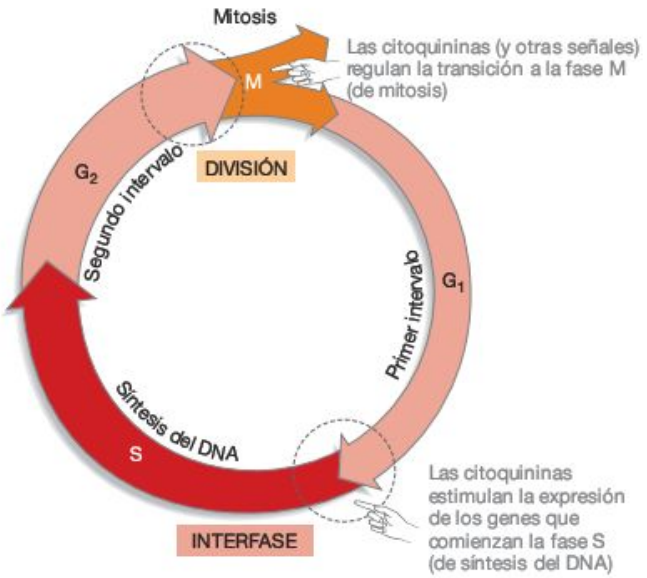


FIGURA 39.25 Las citoquininas tienen efectos en el ciclo celular.

zeatina y de las otras citoquininas activas en las plantas son sintetizadas en los meristemos apicales de las raíces y transportadas hacia los brotes de la parte superior gracias al xilema. Actualmente se ha conseguido aislar y caracterizar a un grupo de proteínas estrechamente relacionadas que actúa como receptores de citoquininas. Cuando la citoquinina se une a esos receptores en las membranas plasmáticas de las células objetivo, los receptores desencadenan la activación de los genes que regulan el crecimiento.

Las investigaciones recientes sobre las citoquininas se han centrado en comprender con exactitud su funcionamiento a nivel molecular. Concretamente, los biólogos han trabajado en si las citoquininas podrían afectar a las moléculas que regulan el ciclo celular. De algunos de estos reguladores del ciclo celular, incluyendo las ciclinas y las quinasas dependientes de las ciclinas (Cdk's) se trató en el Capítulo 11. Recuerda que estas proteínas deben activarse para que las células avancen por los puntos de control del ciclo celular. De este modo, las ciclinas activadas y las Cdk's permiten que continúe la división celular.

Para evaluar si las citoquininas tienen efectos en los genes del ciclo celular, los investigadores hicieron crecer células de *Arabidopsis* en cultivos, de modo que se pudiera controlar fácilmente los nutrientes y otras moléculas disponibles. Los biólogos dejaron sin alimentar un día las células de citoquininas y después añadieron las hormonas de nuevo a la mitad de las células. Cuando midieron el nivel de mRNA de un gen de ciclina llamado CycD3, comprobaron que había aumentos significativos en las células que habían sido expuestas a las citoquininas de nuevo comparadas con el nivel en las células que no habían sido expuestas de nuevo a las citoquininas. Esta es una fuerte evidencia de que las citoquininas regulan el crecimiento activando genes que mantienen en marcha el ciclo celular. En ausencia de citoquininas, las células paran en el punto de control G_1 del ciclo celular y cesa el crecimiento (**Figura 39.25**).

Las giberelinas y el ABA: crecimiento y letargo

En las latitudes norte y a grandes alturas, la mayoría de las semillas y las plantas maduras inician el crecimiento en primavera, cuando las condiciones son buenas porque las temperaturas son templadas y los niveles de humedad en el suelo suelen encontrarse en su máximo. Las plántulas y las plantas maduras continúan creciendo a lo largo del verano y del comienzo del otoño si aún hay humedad y suficientes nutrientes disponibles. Pero en condiciones de sequía, el crecimiento se detiene. Algo parecido le ocurre a los embriones que están ocultos dentro de las semillas. Los embriones empiezan a desarrollarse a medida que maduran las semillas, pero dejan de hacerlo y se quedan aletargados a lo largo de los fríos meses de invierno. El **letargo** es un estado temporal de actividad metabólica reducida o de ausencia de actividad metabólica.

¿Qué señales son responsables del inicio del crecimiento en las plantas en respuesta a los cambios ambientales y qué señales son responsables de pararlo? Dos hormonas nos dan la respuesta: la primera pertenece a la familia de los compuestos llamados **giberelinas** y la segunda es el **ácido abscísico,** que suele abreviarse con las siglas **ABA.** En general, las giberelinas estimulan el crecimiento y el ABA lo inhibe. Por lo menos en algunos casos, las dos hormonas interaccionan como señales de inicio y parada.

Las giberelinas estimulan la elongación de los brotes

Hace más de 100 años, los agricultores japoneses se dieron cuenta de que algunas de sus plántulas de arroz crecían excepcionalmente rápido pero se estropeaban antes de poder cosecharlas. Los biólogos que investigaron la situación descubrieron que las plantas enfermas estaban infectadas con el hongo *Gibberella fujikuroi.* Se confirmó una conexión causa-consecuencia entre la infección con *Giberella* y la rápida elongación del tallo cuando los investigadores trataron las plántulas de arroz con un extracto del hongo. Como se había predicho, las plántulas tratadas produjeron brotes anormalmente largos.

Se consiguió aislar finalmente el componente activo del extracto y se le puso el nombre de ácido giberélico (GA), que es una giberelina. Las investigaciones posteriores demostraron que las plantas de arroz producen su propia giberelina pero responden a aplicaciones adicionales de hormonas alargando sus tallos. En efecto, las plántulas de arroz infectadas estaban sufriendo de una sobredosis de giberelina.

Las giberelinas forman una gran familia de compuestos de estructuras parecidas y se encuentran en una gran variedad de hongos y plantas. La mayoría de especies vegetales producen giberelinas diferentes que son activas como hormonas. Aunque estas moléculas tengan efectos espectaculares en el crecimiento, están presentes en concentraciones muy pequeñas. En los tallos y hojas en crecimiento, puede haber formas activas de giberelina en concentraciones de unos 10 nanogramos por gramo de tejido.

Para encontrar los genes responsables de la producción de giberelinas y los que codifican a las proteínas implicadas en la respuesta a la GA, los biólogos se centraron en el análisis de plantas mutantes con un tallo anormalmente largo (**Figura 39.27**). Recuerda del Capítulo 13 que Gregor Mendel analizó la

CUADRO 39.4 ¿Cómo hacen crecer a las células vegetales las hormonas?

Recuerda del Capítulo 36 que las células parenquémicas encontradas en el tejido fundamental de las plantas son totipotentes, lo que significa que pueden dividirse y diferenciarse en una planta completa y madura, incluyendo nuevos tipos de tejido. Esta propiedad de las células parenquémicas es importante para la curación de heridas y la reproducción asexual. Pero también facilita que los investigadores puedan hacer crecer plantas adultas completas a partir de un número escaso de células parenquémicas.

Los biólogos que hacen crecer plantas en cultivos de tejido empiezan por colocar las células parenquémicas en un medio líquido o sólido que contiene todos los nutrientes necesarios para que viva y crezca la célula. En los primeros días del cultivo, los investigadores no solo descubrieron que eran necesarias hormonas específicas para que tuviera éxito el crecimiento y la diferenciación celular, sino que también la abundancia relativa de las hormonas presentes era crítica para este éxito. Esta fue una de las primeras pistas de que las hormonas vegetales interaccionan unas con otras para producir un resultado concreto.

Folke Scoog y su equipo realizaron los primeros experimentos sobre las interacciones entre hormonas en cultivos de tejidos con células de tabaco en los años cincuenta del siglo XX. Estos investigadores descubrieron que cuando se añade auxina sola al cultivo, las células se agrandaban pero no se dividían. Pero si el equipo añadía cantidades iguales de auxina y citoquinina a las células, estas empezaban a dividirse formando finalmente un **callo,** o masa de células parenquémicas indiferenciadas (**Figura 39.26**). Variando la proporción de auxina respecto a las citoquininas en diferentes partes del callo y a lo largo del tiempo, el equipo pudo estimular el crecimiento y la diferenciación del sistema radicular y de los brotes y producir plantas nuevas enteras. Una alta proporción de auxina respecto a citoquinina causaba la diferenciación de un sistema radicular, mientras que una alta proporción de citoquinina respecto a auxina motivaba el desarrollo de un sistema de brotes. Finalmente, los investigadores pudieron producir una planta completa a partir de una sola célula parenquémica.

La capacidad de hacer crecer plantas nuevas en tejidos de cultivo a partir de una sola célula ha sido decisiva en el desarrollo de la ingeniería genética (véase Capítulo 19). Los investigadores insertan genes recombinantes en células objetivo, comprueban las células para identificar las que expresan bien los genes recombinantes y después utilizan técnicas de cultivo de tejidos para hacer crecer esas células en individuos adultos con un nuevo genotipo y fenotipo.

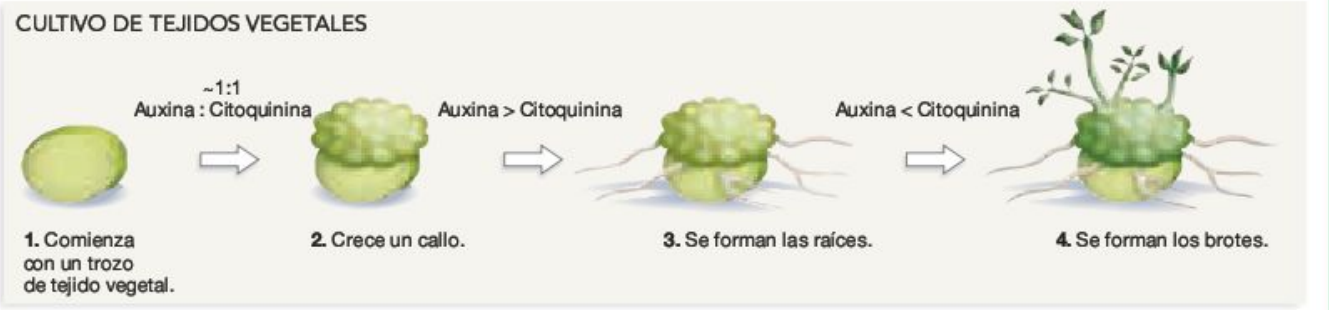


FIGURA 39.26 Auxina relativa: las concentraciones de citoquinina afectan al desarrollo de raíces y brotes en los cultivos de tejidos.

transmisión de dos alelos en un solo gen que afectaba a la altura del tallo en los guisantes de jardín. Un alelo estaba asociado a la producción de tallos altos; el otro al enanismo. El alelo alto era dominante respecto al alelo del enanismo.

El gen responsable de las diferencias en la longitud del tallo se denominó *Le* (de longitud, *length* en inglés). Los primeros trabajos sobre los mutantes enanos *Le* mostraron que alcanzan una altura normal si se los trata con la giberelina GA_1. Esta observación sugirió que los guisantes enanos normalmente pueden responder a las giberelinas, pero son incapaces de fabricar cantidades normales de su propio GA_1. Los experimentos se centraron en tratar guisantes enanos con una molécula marcada radiactivamente utilizada en la síntesis de GA_1. Estas plantas no tuvieron éxito a la hora de producir GA_1 marcado radiactivamente, pero las plantas con el alelo normal sí. Basándose en estos resultados, los investigadores acabaron convenciéndose de que el locus *Le* codifica una enzima implicada en la síntesis de GA.

Hace poco, los investigadores facilitaron un apoyo para esta hipótesis descubriendo un gen en guisantes que codifica una enzima llamada 3β-hidrolasa. Esta enzima añade un grupo hidroxilo (–OH) a una giberelina llamada GA_{20}, produciendo la molécula biológicamente activa GA_1. Los investigadores que compararon las secuencias de DNA de este gen de las plantas de guisante normal y enano descubrieron una diferencia importante: en una parte de la enzima cerca del lugar activo, la secuencia de DNA mutante codifica para el aminoácido treonina en vez de para el alanina. Las pruebas posteriores demostraron que las enzimas mutantes no pueden convertir GA_{20} en GA_1. Esta es una prueba fehaciente de que el gen *Le* codifica 3β-hidrolasa y de que el cambio de un solo aminoácido vuelve inefectiva a la enzima y causa enanismo.

Unos 130 años después de los experimentos de Mendel, los biólogos comprenden al fin el rasgo del enanismo a nivel molecular. Ahora a los investigadores les gustaría saber cómo las giberelinas implicadas en la elongación de los brotes interac-

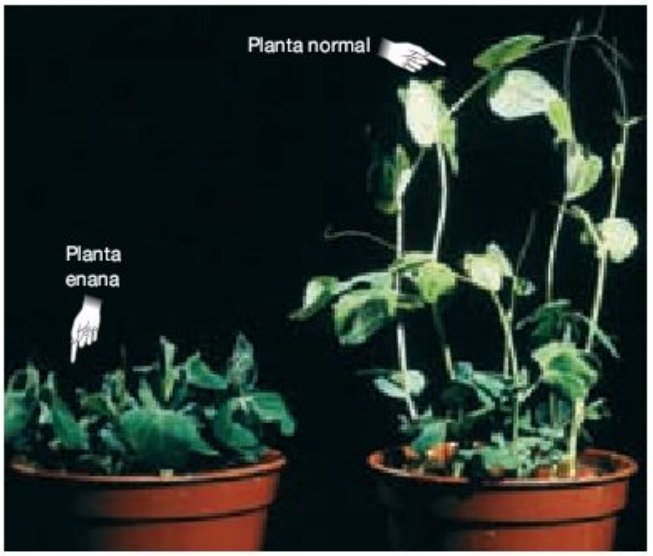


FIGURA 39.27 Los individuos enanos pueden tener mutaciones que afecten a las giberelinas. Las plantas enanas tienen tallos mucho más cortos que los individuos normales de la misma edad. Analizando los individuos enanos, los biólogos pudieron identificar los genes implicados en la síntesis de giberelina.

PREGUNTA En muchos casos, los individuos enanos producen más flores y semillas que los individuos «normales». ¿Por qué?

túan con otras hormonas. En los brotes, las giberelinas parecen estimular tanto la elongación celular como la tasa de división celular. Pero se sabe bien que la auxina también estimula la elongación celular y que las citoquininas estimulan la división celular. Se sigue investigando cómo los GAs, las citoquininas y la auxina interactúan a nivel molecular para controlar el crecimiento vegetal y el desarrollo.

Las giberelinas y el ABA interactúan durante el letargo de las semillas y la germinación Muchas plantas producen semillas que tienen que pasar por un periodo de sequía o un periodo frío y húmedo antes de poder germinar en respuesta a condiciones más templadas y húmedas. Es necesario un periodo seco para garantizar que las semillas maduras no brotarán en la planta materna; un periodo frío es obligatorio para proteger a las semillas y que no germinen justo antes de la llegada del invierno. Algunas semillas también tienen que recibir una dosis de luz roja, que indica que están en un sitio soleado. En esencia, por tanto, las semillas tienen una forma «apagada» que impide la germinación y una forma «encendida» que inicia el crecimiento. El estado apropiado de ambas formas está determinado por impulsos del entorno tales como la temperatura, la humedad y la luz.

Aplicando hormonas a las semillas, los investigadores han aprendido que en muchas plantas el ABA es la señal que inhibe la germinación de la semilla y las giberelinas son la señal que desencadena el desarrollo embrionario. Para comprender cómo funcionan estos mensajeros y cómo interactúan para controlar la actividad metabólica en las semillas, los investigadores se han centrado en el estudio de un acontecimiento concreto: la producción de una enzima llamada α-amilasa en las semillas de avena o cebada en germinación.

La **α-amilasa** actúa como una enzima digestiva que rompe los enlaces entre las subunidades de azúcar del almidón. (Tu saliva contiene una amilasa que actúa en el almidón de los alimentos. En los seres humanos y en otros mamíferos, esta enzima inicia la digestión de los hidratos de carbono en la boca). La **Figura 39.28** muestra que, durante la germinación de una plántula de cebada, se libera α-amilasa de un tejido llamado **capa de aleurona.** La enzima se difunde por el tejido de almacenamiento rico en hidratos de carbono que hay en la semilla y libera azúcares que el embrión puede utilizar durante el crecimiento. Añadiendo GA a la capa de aleurona se incrementa la producción y la liberación de α-amilasa, añadiendo ABA a esa capa se disminuyen los niveles de α-amilasa.

El **Cuadro 39.5** detalla cómo la GA estimula la producción de α-amilasa y cómo el ABA la impide. Los trabajos posteriores sobre el mecanismo molecular de esta interacción hormonal nos proporcionan varios mensajes importantes:

1. La respuesta de una célula a una hormona suele ocurrir porque se activan o desactivan genes concretos.

2. Las hormonas raramente actúan directamente sobre los genes. En su lugar, un receptor en la superficie de la célula o del citosol recibe el mensaje y responde iniciando una cas-

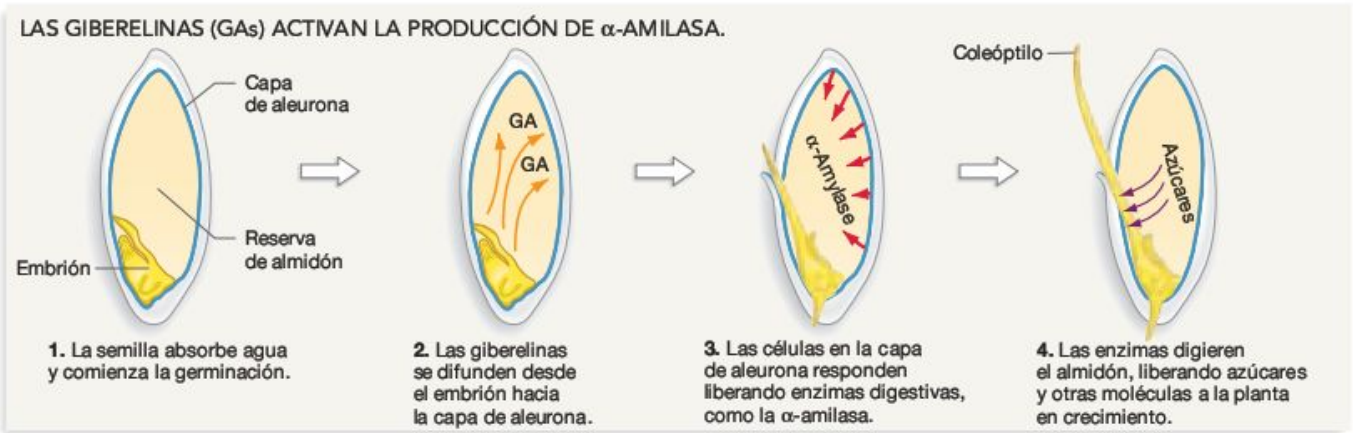


FIGURA 39.28 Mecanismo molecular de la acción de la giberelina.

CUADRO 39.5 Mecanismo molecular de la acción hormonal: estudio de un caso

Para comprender cómo la producción de la α-amilasa se regula a nivel molecular, los investigadores observan que el promotor del gen de α-amilasa recuerda a las secuencias de DNA que son el objetivo de los factores de transcripción llamados proteínas Myb. Las Mybs son proteínas de unión al DNA que activan o desactivan la transcripción de los genes. Las Mybs funcionan como activadores o represores de la transcripción.

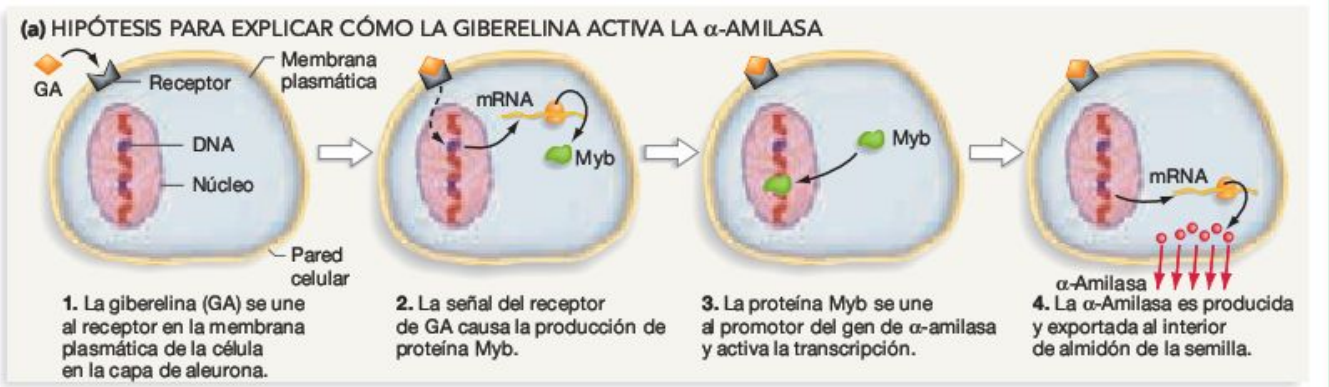
Basándose en estas observaciones, el equipo propuso que una Myb podría activar la α-amilasa en respuesta a una señal de la GA o desactivarla en respuesta a una señal del ABA. Ya se había establecido que, a medida que comienza la germinación, la GA producida por el embrión alcanza a las células de la capa de aleurona. Los investigadores formularon la hipótesis de que un receptor de GA en la membrana recibe esta señal y de que el receptor responde activando la producción de Myb. A su vez, la Myb viaja hacia el núcleo, se une al promotor de α-amilasa y desencadena la transcripción (**Figura 39.29a**).

Para probar esta idea, los investigadores empezaron a buscar una Myb que fuera activada por una GA. Su primer paso fue aislar todos los mRNAs producidos en la capa de aleurona de una semilla de cebada en germinación. Entonces utilizaron la enzima contraria transcriptasa para hacer una copia de DNA de cada uno de estos mRNAs. En ese punto, tenían una copia de todos los genes que se estaban transcribiendo en el tejido de aleurona activado. ¿Estaba alguna de estas secuencias relacionada con la familia Myb? El equipo probó cada secuencia de DNA para ver si se unía a la sección de Myb DNA que codifica la región de unión del DNA. Una de ellas lo hizo. Esta secuencia de DNA tenía que ser de un gen que codifica una Myb. El resultado confirmó que hay una proteína Myb en el tejido de aleurona activado.

¿Este factor de transcripción se produce específicamente en respuesta a la GA? Para contestar a esta pregunta, el equipo aisló los mRNAs de las capas de aleurona de cebada que o estaban expuestas o no lo estaban a la GA. Desenrollaron estos mRNAs en un gel e investigaron las secuencias con DNA de una sola hebra del gen *Myb* que habían descubierto en el tejido de aleurona. Como muestran los geles de la **Figura 39.29b,** el mRNA de la proteína Myb solo aparecía en las células que estuvieran expuestas a la GA. Los experimentos posteriores confirmaron que esta proteína, que el equipo bautizó como GAMyb, se une al promotor de α-amilasa. Como su hipótesis predecía, GAMyb actúa como un activador de la transcripción que estimula la producción de α-amilasa.

Sin embargo, estos datos solo cuentan parte de la historia porque el ABA también induce la producción de proteínas Myb. Los datos preliminares sugieren que los factores de transcripción dependientes de ABA se unen al promotor de α-amilasa y terminan la transcripción.

Si se confirmasen estos experimentos, el resultado sugeriría una base molecular para cómo interaccionan las hormonas con efectos opuestos. La hipótesis es que ABA impone el letargo mediante la activación de represores de la transcripción que terminan la producción de enzimas clave, mientras que la GA rompe el letargo y estimula la germinación mediante activadores de la transcripción que desencadenan la producción de las mismas enzimas. Si hay altas concentraciones de ABA, la represión domina y tiene lugar el letargo. Si es la GA quien está presente en altas concentraciones, predominarán los activadores y tendrá lugar la germinación.



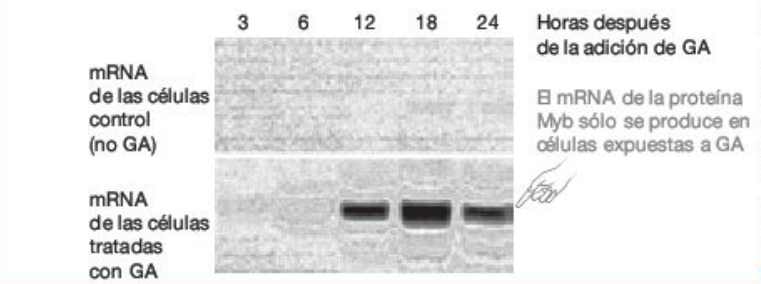


FIGURA 39.29 Las células de aleurona tratadas con giberelina producen mRNAs para el factor de transcripción llamado GAMyb. (a) La GA estimula la producción del factor de transcripción Myb, que estimula la expresión del gen de α-amilasa. **(b)** Autoradiografías de geles que contienen mRNAs aislados de las capas de aleurona de cebada. Las bandas muestran dónde las copias de una sola hebra del *GAMyb*, se unen a mRNA, indicando que *GAMyb* solo se transcribe tras estimular células con GA.

PREGUNTA ¿Cómo sería el gel si la GA no provocase la producción de la Myb?

cada de transducción de señales, que activa las proteínas concretas reguladoras de los genes, los activadores y los represores de la transcripción de los que se trató en el Capítulo 18.

3. Las diferentes hormonas interactúan a nivel molecular porque inducen distintas proteínas reguladoras de los genes, que aumentan o disminuyen la expresión de los genes clave. Las cantidades relativas de esos factores reguladores reflejan la cantidad relativa de señal hormonal recibida y determinan qué proteínas son producidas por la célula y en qué cantidades.

Además de inspirar las investigaciones sobre interacciones hormonales, la función de las GAs en la germinación de la semilla tiene importantes aplicaciones comerciales. Por ejemplo, los cerveceros utilizan giberelinas en el proceso de malteado, que es la conversión del almidón almacenado en las semillas en azúcares. Los azúcares liberados en respuesta a este tratamiento con GA ayudan a la fermentación de la levadura y dan sabor a la cerveza final.

El ABA cierra las células oclusivas de los estomas El Capítulo 37 presentó uno de los mayores problemas a los que se enfrentan las plantas terrestres: reponer el agua que se pierde en la atmósfera cuando los **estomas** están abiertos. Al abrirse los estomas como respuesta a la luz azul, permiten que tenga lugar el intercambio de gases mientras la planta recibe las longitudes de onda de luz que se utilizan en la fotosíntesis. Sin embargo, si las raíces de la planta no pueden obtener suficiente agua como para reponer el líquido que se está perdiendo en las hojas, se cerrarán los estomas. El cierre de los estomas es una respuesta adaptativa cuando las raíces no encuentran agua suficiente, ya que una transpiración continua causaría marchitamiento y un daño potencial en los tejidos.

Los primeros trabajos sobre el mecanismo del cierre de los estomas sugirieron que el ABA tenía algo que ver. Por ejemplo, si se aplica ABA en la parte exterior de los estomas, éstos se cierran. Para saber si la hipótesis de que una hormona regula el cierre de los estomas, los investigadores realizaron una serie de experimentos basados en el sistema cuyo diagrama se muestra en la **Figura 39.30.** La idea fundamental era hacer crecer plantas cuyas raíces se hubieran dividido. Solo se regaba uno de los lados de las plantas experimentales, mientras que se regaban ambos lados de las plantas de control. Durante este tratamiento, los investigadores documentaron que el potencial hídrico de las hojas era el mismo tanto en las plantas de control como en las experimentales. Sin embargo, los estomas de estas últimas empezaban a cerrarse. Este resultado sugirió que las raíces del lado seco del tiesto daban señales de estrés hídrico, aun cuando las hojas no estuvieran experimentando escasez de agua.

Los experimentos posteriores han apoyado dos predicciones importantes: que las concentraciones de ABA en las raíces del lado seco del tiesto son muy altas en comparación con el lado regado y que las concentraciones de ABA en las hojas de las plantas experimentales son mucho mayores que en las hojas de las plantas de control. Estos resultados sugirieron que el ABA de las raíces es transportado a las hojas y sirve como alerta temprana del estrés hídrico. Al hacerlo, anula la señal de los fotorreceptores de luz azul de la que hablábamos al comienzo de este capítulo.

Experimento

Pregunta: ¿Se pueden comunicar las raíces con los brotes?

Hipótesis: Las raíces secas pueden avisar a los brotes de que cierren los estomas.

Hipótesis nula: Las raíces no pueden comunicarse con los brotes.

Diseño del experimento:

1. Dividir las raíces de muchas plantas en dos.

2. En el grupo experimental, regar un lado.

3. En el grupo de control, regar ambos lados.

4. En ambos grupos, medir el potencial hídrico de las hojas y observar los estomas.

Predicción: Los estomas en las plantas experimentales se cerrarán; los estomas en las plantas de control se mantendrán abiertos.

Predicción de hipótesis nula: Los estomas tanto en las plantas experimentales como en las de control se mantendrán abiertos.

Resultados: No hay diferencias entre las plantas experimentales y las plantas de control en el potencial hídrico de las hojas.

Conclusión: Las raíces pueden comunicarse con los brotes. Las raíces secas mandan señales a los brotes para que se cierren los estomas, aun cuando las hojas estén recibiendo agua suficiente.

FIGURA 39.30 ¿Pueden las raíces comunicarse con los brotes?

Para comprender el mecanismo molecular implicado en la apertura y cierre de los estomas, recuerda del Capítulo 36 que los estomas consisten en dos **células oclusivas.** Cuando las vacuolas de las células oclusivas están llenas de agua, las células se vuelven turgentes. La forma de las células oclusivas turgen-

tes es la de un poro abierto que permite el intercambio de gases entre la atmósfera y el interior de la hoja. Pero cuando las vacuolas pierden agua y las células oclusivas se vuelven flácidas y sin turgencia, la forma de las células cambia de modo que se cierra el poro y cesa el intercambio de gases y la pérdida de agua que se produce por la transpiración.

En base a estas observaciones, la pregunta de cómo se abren y se cierran los estomas es la misma que si se pregunta cómo las células oclusivas se ponen turgentes o flácidas o cómo fluye el agua de las vacuolas. La activación de PHOT mediante la luz azul hace que entre agua y se abran los estomas; la activación de los receptores ABA ocasiona la salida de agua y el cierre de los estomas.

La apertura y cierre de las células oclusivas se basa en cambios en la actividad de las H^+-ATPasas en la membrana plasmática. La activación de los receptores PHOT por la luz azul ocasiona un creciente bombeo de protones hacia el exterior de cada célula oclusiva. La actividad de la bomba crea un fuerte gradiente electroquímico haciendo que los iones potasio y cloruro penetren al interior de las células oclusivas (**Figura 39.31a**). El agua entra a la vez que los iones mediante ósmosis, provocando que las células se hinchen. Pero, como muestra la **Figura 39.31b,** las células oclusivas responden al ABA de manera muy diferente. Cuando el ABA causa la liberación de iones calcio de su lugar de almacenamiento dentro de la vacuola, ocurren dos cosas: (1) se abren los canales que permiten que el ión cloruro y otros aniones salgan a lo largo de sus gradientes electroquímicos, y (2) se inhiben las H^+-ATPasas y los canales de potasio que se dirigen al interior. Cuando los aniones salen de las células oclusivas, el cambio en el potencial de membrana hace que los canales de potasio que se dirigen al exterior se abran. Grandes cantidades de iones K^+ salen de la

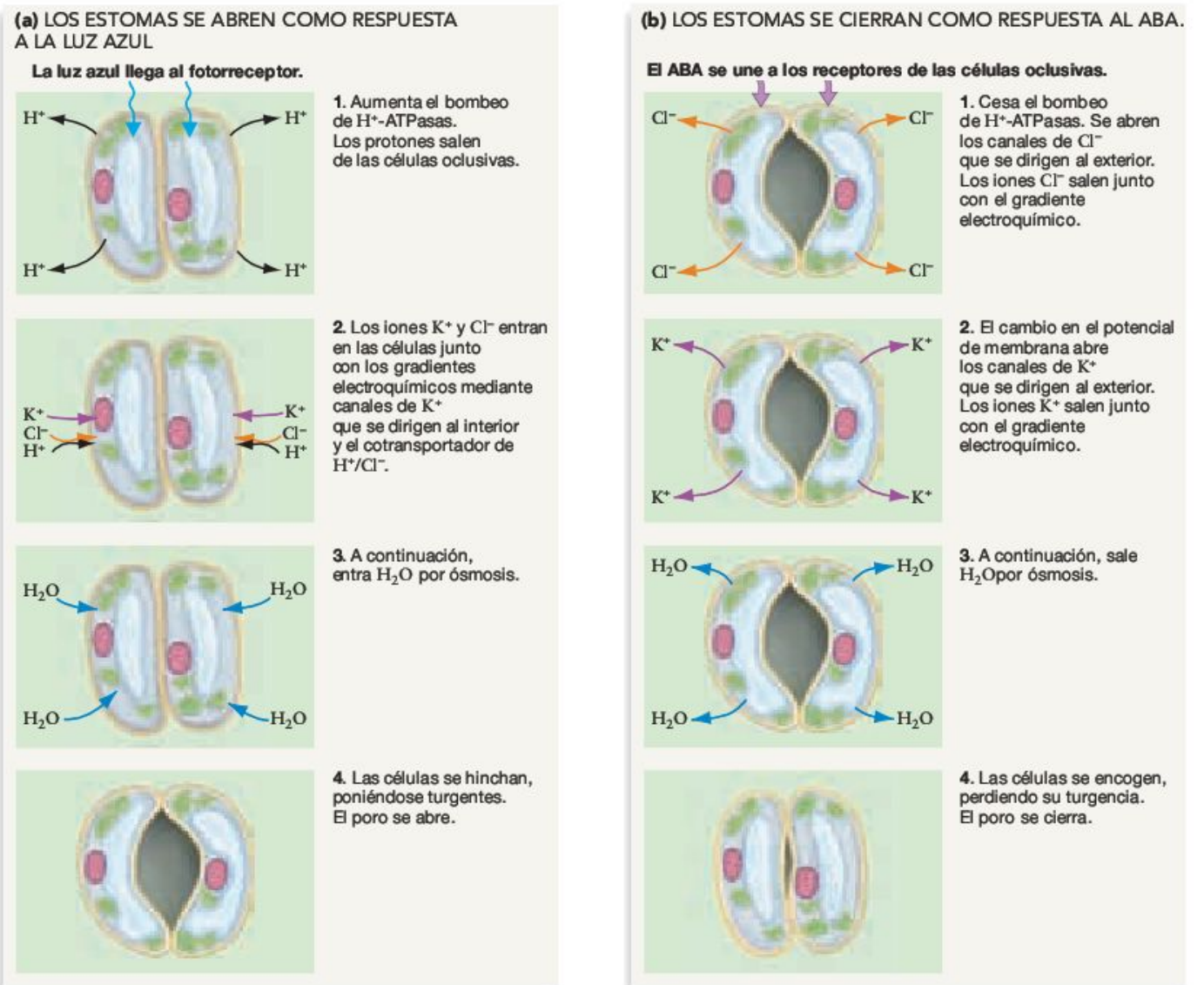


FIGURA 39.31 Los cambios en los flujos de iones son responsables de la apertura y cierre de los estomas. (a). Los receptores de luz azul activados desencadenan flujos de iones hacia las células oclusivas. Las células se hinchan cuando entra agua a continuación por ósmosis. **(b)** Los receptores de ABA activados desencadenan flujos de iones hacia fuera de las células oclusivas. Las células se encogen cuando el agua sale a continuación por ósmosis.

célula junto con el agua que los acompaña por osmosis. El resultado es una pérdida de turgencia y el cierre del poro.

Actúe sobre las células oclusivas o las semillas, el ABA cumple una función general en las plantas como señal de letargo o de «no crecimiento». En muchos casos, su acción depende de la de otras hormonas y fotorreceptores. Para sobrevivir y reproducirse con éxito, las plantas tienen que integrar información de diversas fuentes.

Etileno y senescencia

La **senescencia** es el proceso regulado de envejecimiento, declive y muerte final de un organismo entero o de órganos concretos, como los frutos o las hojas de las plantas. Como la mayoría del resto de aspectos sobre crecimiento y el desarrollo vegetal, la senescencia está desencadenada y regulada por interacciones complejas entre varias hormonas diferentes como respuesta a cambios en la temperatura, la luz y otros factores.

La hormona más fuertemente asociada a la senescencia es el **etileno.** Como otras hormonas vegetales, la estructura del etileno es sencilla y se encuentra activa a pequeñas concentraciones. Sin embargo, a diferencia de otras hormonas vegetales, el etileno es un gas a temperatura fisiológica normal. Se sintetiza a partir del aminoácido metionina y está muy implicado en tres aspectos de la senescencia en las plantas: (1) la maduración de los frutos, que finalmente ocasiona el envejecimiento y putrefacción de los mismos; (2) el marchitamiento de las flores; y (3) la abscisión o separación y caída de las hojas. Además, el etileno influye en el crecimiento vegetal y es una hormona del estrés inducido por sequías y otras condiciones del entorno. El ámbito de las respuestas fisiológicas que están reguladas por el etileno es sorprendentemente grande.

El etileno fue «descubierto» por primera vez en la antigua China, cuando los agricultores de la fruta se dieron cuenta de que si quemaban incienso en habitaciones cerradas aceleraban la maduración de las peras que se encontraban en ellas. A finales del siglo XIX, los occidentales hicieron observaciones similares cuando se extendió el uso de farolas de gas en las ciudades y, como consecuencia, las hojas de los árboles que crecían cerca de las conducciones de gas que tenían filtraciones se empezaron a caer prematuramente. Los investigadores hicieron un seguimiento a estas últimas observaciones demostrando que el etileno presente en el gas de las farolas era la molécula responsable de la pérdida de las hojas; también había etileno en el humo del incienso. Alrededor de 1930, se encontró etileno en los gases liberados por las manzanas en estado de maduración.

Como consecuencia, los biólogos documentaron picos importantes de producción de etileno durante la maduración de tomates, plátanos, manzanas y otras especies. Los estudios de seguimiento en estas especies demostraron que el etileno induce la producción de algunas de las enzimas necesarias para los procesos de maduración, así como un aumento de la respiración celular, que aporta ATP. Durante la maduración, el almidón almacenado se convierte en azúcar, aumentando el sabor dulce; las toxinas protectoras son eliminadas o destruidas; se degradan las paredes celulares, ablandando el fruto; se descompone la clorofila y se producen los pigmentos y aromas que señalan la maduración. Los biólogos interpretan la maduración de la fruta como una adaptación que aumenta su atractivo para las aves, los mamíferos y otros animales que dispersan sus semillas por lugares nuevos.

FIGURA 39.32 El etileno acelera la maduración y otros aspectos de la senescencia. Estos plátanos son idénticos, salvo por el hecho de que el racimo de la derecha ha sido expuesto al etileno, regulador del crecimiento vegetal.

Hoy en día, los agricultores manipulan los niveles de etileno para controlar la maduración de la fruta. Por ejemplo, tratan los plátanos verdes con etileno después de que éstos hayan sido embarcados para facilitar la maduración (**Figura 39.32**). A la inversa, se suele guardar las manzanas en almacenes con altas concentraciones de CO_2 y bajas concentraciones de O_2, que inhibe la producción de etileno en la fruta. Las manzanas almacenadas en esas condiciones pueden venderse mucho más tarde del momento en que se cosecharon cuando las frutas sin tratar se habrían podrido.

Los efectos del etileno en la senescencia y la abscisión de las hojas implican interacciones complejas con la auxina y las citoquininas. Las hojas sanas producen auxina, que es transportada desde la hoja hasta el tallo a través del peciolo. En respuesta a la edad o a cambios en la temperatura ambiente o la longitud del día, la cantidad de auxina producida por la hoja disminuye. Como resultado, las células de una región del pecíolo de la hoja llamada **zona de abscisión** se vuelven más sensibles a la cantidad de etileno en el tejido (**Figura 39.33**). Este aumento en la sensibilidad al etileno activa las enzimas que debilitan las paredes de las células cercanas a la base del peciolo. Al mismo tiempo, la clorofila de la hoja empieza a degradarse y los nutrientes se retiran y se almacenan en las células parenquémicas del tallo. Finalmente, las paredes celulares en la base del peciolo se degradan lo suficiente como para que la hoja caiga. Por el contrario, la aplicación de citoquinina invierte estos efectos y alarga la vida de las hojas de una manera sorprendente. Como resultado, se piensa que el etileno y las citoquininas tienen efectos opuestos por lo menos en algunos de los procesos implicados en la senescencia.

Repaso de los reguladores del crecimiento vegetal

El esfuerzo por comprender cómo el etileno, las citoquininas y otras hormonas interactúan en la senescencia nos lleva hasta la frontera de las investigaciones sobre el funcionamiento de los reguladores del crecimiento vegetal. Los estudios actuales giran entorno a varias preguntas. La primera de ellas es cómo

FIGURA 39.33 Las hojas se caen en respuesta a señales de la auxina y del etileno. Las hojas jóvenes producen cantidades mucho mayores de auxina que las hojas viejas. La combinación de baja cantidad de auxina y altas concentraciones de etileno desencadena la senescencia y abscisión de la hoja.

PREGUNTA Cuando los niveles de etileno en las hojas son altos en relación a la auxina, los nutrientes se transportan de las hojas al tallo y cesa la síntesis de clorofila (este es el motivo de que las hojas cambien de color en otoño). ¿Cuál es el significado adaptativo de estos dos acontecimientos?

las células perciben los cambios de temperatura, humedad, edad u otras condiciones y cómo las células objetivo reciben las señales hormonales resultantes y las transducen (convierten) en cambios en la expresión genética o en la activación de proteínas. Hasta la fecha, solo se han identificado unos cuantos genes regulados directamente por la auxina, las citoquininas, el ABA, las GAs, y el etileno. En resumir, queda mucho por aprender sobre el tercer paso en el procesamiento de la información durante las respuestas del crecimiento. Comprender las señales químicas de las plantas es un campo de investigación excepcionalmente dinámico.

Para ayudarte a repasar algunas de las hormonas vegetales más importantes, la **Tabla Resumen 39.2** proporciona información sobre la estructura y función de las hormonas de las que se habla en esta sección junto con una clase de hormonas vegetales recientemente descubierta llamada brasinosteroides. A medida que estudies esta tabla, te deberían surgir dos observaciones clave:

1. No es raro que una sola hormona tenga efectos en bastantes tejidos objetivo diversos. Esto significa que puede haber un abanico de respuestas ante la misma señal intercelular. Para interpretar este patrón, los biólogos señalan que puede que las hormonas transporten un mensaje común para varios tejidos y órganos. La auxina puede definir el eje largo del organismo; las giberelinas desencadenan el crecimiento del tallo; las citoquininas estimulan la división celular; el ABA ralentiza o impide el crecimiento; el etileno señala la senescencia.
2. En la mayoría de los casos, varias hormonas afectan a la misma respuesta. Dicho de otro modo, las hormonas no funcionan de manera independiente, sino que interactúan unas con otras. Por ejemplo, tanto la auxina como las giberelinas y los brasinosteroides están implicados en la elongación celular, que es una respuesta fisiológica necesaria para el crecimiento y el movimiento de tallos, raíces y hojas. Los biólogos señalan que se suelen producir hormonas individuales por un impulso ambiental en un sitio concreto, como la disponibilidad de agua en las puntas de las raíces. No obstante, puede que haya muchos impulsos ambientales que estén cambiando a la vez. Para que las plantas respondan adecuadamente, tienen que sintetizar la información procedente de varios impulsos ambientales y de varios puntos de su organismo.

Las complejas interacciones entre las hormonas implicadas en el crecimiento tienen un fin: hacer que los individuos sobrevivan y se desarrollen lo suficiente como para poder reproducirse. Se puede decir lo mismo respecto de las hormonas implicadas en proteger a las plantas de peligros.

Comprueba si lo has entendido

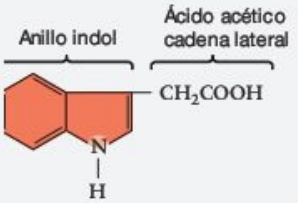
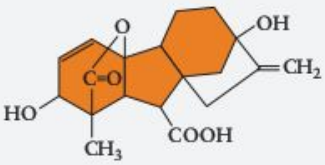
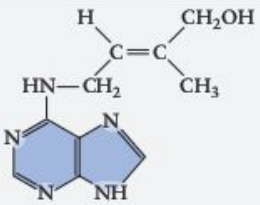
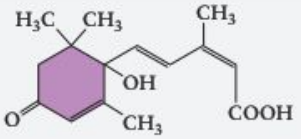
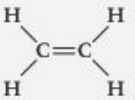
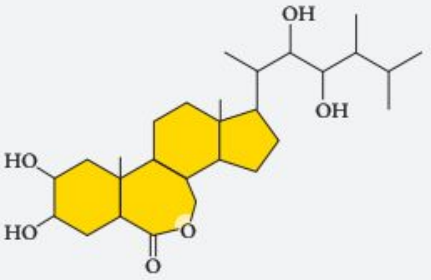
Si entiendes que...

- La función principal de la auxina es señalar la posición de las células a lo largo del eje largo del organismo de la planta. Esto es posible porque la auxina se produce en los meristemas apicales de los brotes y pasa por el transporte polar a las raíces, formando un gradiente de concentración.
- Las GAs son señales generales para iniciar o continuar el crecimiento.
- El ABA es una señal general que para el crecimiento o mantiene el letargo.
- El etileno es una señal que controla la senescencia.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar cómo interaccionan las GAs y el ABA a nivel molecular para controlar la germinación de las semillas y el letargo.
2) Explicar cómo interaccionan las señales de la luz azul y del ABA para controlar la apertura y cierre de los estomas.

TABLA RESUMEN **39.2** **Reguladores del crecimiento vegetal**

Hormona	Funciones	Notas	Estructura química
Auxina	• Ayuda a definir el eje largo del organismo (respuestas de fototropismo y gravitropismo) • Implicada en la elongación celular y en la dominancia apical • Estimula la división celular • Induce la producción de etileno • Desarrollo de las raíces adventicias y del crecimiento secundario • Diferenciación del xilema y el floema	• Primera hormona vegetal que se ha aislado y caracterizado • Producida en los meristemos apicales y en las hojas jóvenes	
Giberelina (GA)	• Estimula el crecimiento del tallo mediante la elongación celular y la división • Facilita la germinación de las semillas • Está implicada en la floración.	• Los hongos que producen las giberelinas infectan las plantas de arroz e inducen tallos demasiado alargados • El análisis de estos hongos motivó el descubrimiento de las giberelinas • Producidas en los meristemas apicales, semillas inmaduras, anteras (órganos productores de polen)	
Citoquininas	• Estimulan la división celular en presencia de auxina • Estimulan el desarrollo de los cloroplastos y rompen el letargo de las yemas laterales • Retrasan la senescencia (el envejecimiento)	• Nuevos datos indican que podrían actuar sobre los reguladores del ciclo celular • Se producen en los meristemas apicales de las raíces y en muchos otros tejidos	
Ácido abscísico (ABA)	• Inhibe el crecimiento de las yemas y la germinación de las semillas • Induce el cierre de los estomas en respuesta al estrés hídrico	• Actúa como hormona del estrés análoga al cortisol en los seres humanos • Se produce en casi todas las células	
Etileno	• Está implicada en la maduración de los frutos • Induce la senescencia en los frutos, las flores y las hojas. • Se produce cuando las plantas están bajo estrés	• Es un gas. Se identificó por primera vez gracias a la morfología inusual de las plantas que crecían cerca de las conducciones de gas que iluminaban las calles • Se produce en todos los órganos, pero en mayor cantidad en los tejidos en fase de envejecimiento y en los frutos en maduración	
Brasinosteroides	• Estimulan la elongación celular en los tallos (los mutantes a los que les faltan estas hormonas o sus receptores son enanos)	• Son las primeras hormonas esteroides descubiertas en las plantas • Están estructuralmente emparentadas con las hormonas esteroides de los animales • Se producen en casi todos los tejidos	

39.6 Patógenos y herbívoros: las respuestas de defensa

Las plantas no pueden correr para escapar del peligro. En vez de ello, tienen que aguantar y luchar.

Como los seres humanos y otros animales, las plantas están constantemente amenazadas por una serie de virus, bacterias causantes de enfermedades y hongos parasitarios. Además, las raíces de las plantas son susceptibles de sufrir ataques de nematodos (las lombrices que viven en la tierra de las que hablamos en el Capítulo 33). La capacidad de causar enfermedades recibe el nombre de **virulencia;** los agentes que causan enfermedades son los **patógenos.** Si las plantas no fueran capaces de sentir los ataques de los patógenos y responder a ellos con rapidez y eficacia, el paisaje estaría lleno de plantas muertas o en proceso de morir.

La cutícula cerosa que cubre las células epidérmicas es una barrera efectiva para los virus, bacterias, hongos y otros agentes causantes de enfermedades y las estructuras en forma de espinas, púas y tricomas ayudan a proteger las hojas y los tallos de los ataques de herbívoros. La mayoría de las plantas también sintetizan compuestos como el opio, la cocaína, los taninos, la nicotina o el THC (tetrahidrocannabinol) que protege los tejidos vegetales haciéndolos tóxicos a los insectos y vertebrados devoradores de plantas.

Aunque estas defensas son efectivas, también son caras en términos de la energía y los materiales necesarios para producirlos. No es sorprendente que las plantas puedan producir defensas o aumentar las que ya tienen solo como una respuesta directa a los ataques de los patógenos o los herbívoros.

Las respuestas a los ataques se denominan defensas inducidas, porque están inducidas por la presencia de una amenaza. Primero consideremos cómo sienten y responden las plantas a la presencia de virus y otros patógenos, para después explorar lo que hacen cuando les atacan los insectos u otros herbívoros.

¿Cómo sienten las plantas y cómo responden a los agentes patógenos?

Si un virus, bacteria u hongo llega a introducirse en el interior de una planta, las células del lugar infectado responden suicidándose. La muerte rápida y localizada de una o varias células infectadas recibe el nombre de **respuesta hipersensible (RH).** Si la RH tiene éxito, el agente patógeno muere de hambre cuando las células huésped mueren a su alrededor.

En varios aspectos, la respuesta hipersensible en las plantas es similar a la respuesta inmune mediada por células en mamíferos, que motiva la muerte de las células infectadas (véase Capítulo 49). La RH también es muy eficaz; las plantas que demuestran tener una respuesta hipersensible raramente sucumben a la enfermedad. ¿Cómo pueden sentir las células la presencia de patógenos para que la RH las pueda matar?

La hipótesis gen a gen En las primeras décadas del siglo XX, los agricultores establecieron que las plantas tienen genes resistentes a las enfermedades heredados según las leyes de Mendel. Estos genes se conocieron con el nombre de **loci (sitios) de resistencia (*R*).** Las investigaciones posteriores demostraron que muchos de los genes *R* son responsables de sentir la presencia de patógenos y desencadenar la RH. Los mismos investigadores establecieron que los hongos que causaban enfermedades en el trigo, el lino, la cebada y en otros cultivos tienen alelos que o bien hacen que los hongos sean virulentos o bien no virulentos en ciertas variedades de esos cultivos. Los genes asociados con la virulencia o la no virulencia (avirulencia) de los patógenos recibieron el nombre de **loci de avirulencia (*avr*).**

En 1956 H. H. Flor publicó datos que demostraban una correspondencia uno a uno entre los alelos de resistencia encontrados en las plantas huésped y los alelos de avirulencia encontrados en los patógenos. Como cada alelo *R* del huésped correspondía a un alelo *avr* en el patógeno, tenía sentido sugerir que cada producto del gen *R* actuaba como receptor de un patógeno concreto, es decir, que una interacción entre los productos de los genes *R* y *avr* desencadena una respuesta hipersensible de una manera específica.

Esta idea se denominó **hipótesis gen a gen.** ¿Qué mecanismo molecular podía ser responsable de este patrón? Los investigadores que continuaron el trabajo de Flor sugirieron que

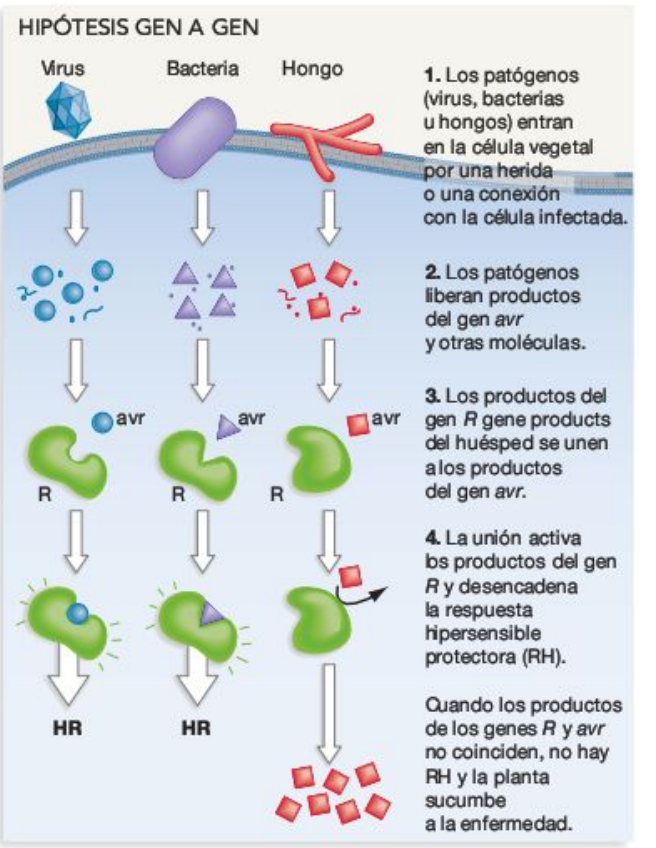


FIGURA 39.34 La respuesta hipersensible comienza cuando los productos del gen *R* se unen a los productos del gen *avr*. La hipótesis gen a gen predice que los productos del gen *R* actúan como receptores de los productos del gen *avr* y que esta interacción inicia la RH, que protege a las plantas de los patógenos.

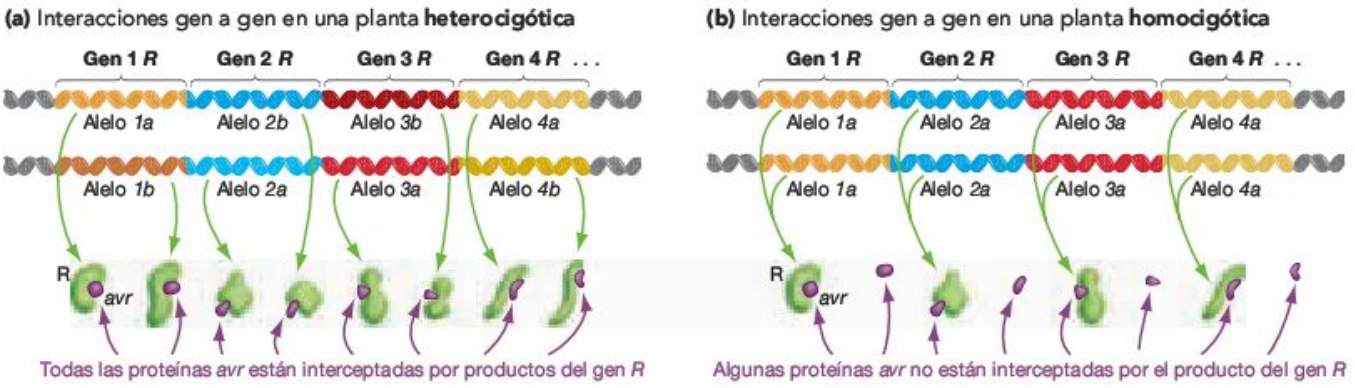


FIGURA 39.35 Los genes R polimórficos proporcionan una protección mejor frente a los patógenos. Los individuos tienden a ser heterocigóticos con los genes *R* porque existen muchos alelos diferentes en la mayoría de las poblaciones. Cuando hay diversos productos del gen *R*, se pueden reconocer más tipos de productos *avr*. De este modo, se pueden destruir más patógenos.

la RH comienza cuando las proteínas producidas por las plantas huésped se unen a proteínas u otras moléculas producidas por el patógeno. La hipótesis era que los genes *R* producen receptores y que los genes *avr* producen **ligandos**, moléculas que se unen a los receptores. La **Figura 39.34** resume de modo general el modelo gen a gen.

El primer gran adelanto que se hizo probando esta hipótesis ocurrió cuando los investigadores de varios laboratorios del mundo pudieron clonar y secuenciar una serie de genes *R* de plantas de cultivo y genes *avr* de patógenos bacterianos y mitóticos. Estos resultados confirmaron que los genes *R* y los genes *avr* existen y que codifican productos que podrían interactuar al comienzo de una infección. Otro avance muy importante, publicado en 1996, apoyaba la hipótesis gen a gen demostrando que los productos *R* y los *avr*, de hecho, se unen unos a otros. Los productos del gen *R* funcionan como «receptores de enfermedades». Si entiendes la hipótesis gen a gen, deberías ser capaz de explicar lo que ocurre cuando ninguna de las proteínas liberadas por un patógeno se une a un producto del gen *R*.

¿Por qué la existencia de tantos genes y alelos de resistencia es significativa? Gran número de genes *R* se han identificado ahora en *Arabidopsis*, tomate, lino, tabaco y en otras plantas. Están surgiendo dos patrones generales a medida que aumentan los datos sobre estos genes: primero, los genes *R* similares en secuencia y estructura tienden a agruparse en el mismo cromosoma. Segundo, dentro de una población de plantas, suele haber muchos alelos diferentes en cada locus *R*. Para utilizar un término ya presentado en el texto, los loci *R* son muy polimórficos.

Estas observaciones son importantes porque proporcionan pistas sobre la historia y función de esos genes. Por ejemplo, se piensa que las agrupaciones de genes similares, o lo que los biólogos llaman **familias de genes,** se originan por errores en la recombinación. Tal vez recuerdes del Capítulo 20 que los eventos de **duplicación de genes** ocurren cuando los cromosomas se alinean mal en el momento de cruzarse. El resultado de esta mutación es un cromosoma con una copia extra de un gen. Como el organismo que posee este cromosoma ya tiene una copia del gen original funcionando, las mutaciones que tienen lugar en la copia extra del gen no dañan al individuo. En su lugar, la nueva copia podría adquirir mutaciones que hicieran posible una nueva función. En el caso de los genes *R*, la hipótesis es que las mutaciones en las copias nuevas dieran a los individuos la capacidad de reconocer y responder a nuevos productos *avr* y así a nuevos tipos de patógenos.

¿Por qué es importante que haya muchos alelos diferentes en cada locus *R*? La hipótesis en este caso es que los alelos diferentes posibilitan el que las plantas reconozcan diferentes proteínas del mismo patógeno. Las plantas son diploides o poliploides, de modo que por lo menos tienen dos copias de cada gen *R*. Si hay muchos alelos diferentes en una población, es probable que cada individuo tenga por lo menos dos alelos diferentes de cada gen. Los distintos alelos permiten que el huésped reconozca distintos productos *avr*. Esto es importante porque están surgiendo constantemente nuevos productos *avr* en las poblaciones de patógenos mediante mutación. Las plantas con distintos alelos por cada uno de los muchos genes *R* deberían poder sentir la presencia de una gran variedad de agentes causantes de enfermedades y responder desencadenando la RH (**Figura 39.35**). Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar por qué se considera que los plátanos, que se propagan asexualmente y por tanto son genéticamente idénticos, son particularmente vulnerables a epidemias de enfermedades.

La respuesta RH Si se activa el producto de un gen *R* uniéndose a un ligando de un patógeno, ¿qué ocurre? Los trabajos recientes sobre la RH han establecido que la respuesta consiste en varios eventos diferentes (**Figura 39.36**). Por ejemplo, la unión de un producto de un gen *R* a una proteína *avr* desencadena la producción de óxido nítrico (NO) e intermediarios (o especies) de oxígeno reactivo. Los **intermediarios (o especies) de oxígeno reactivo** (**ROIs** por sus siglas en inglés), como el peróxido de hidrógeno H_2O_2 (también conocido como agua oxigenada) y los iones superóxido (O_2^-), desencadenan reacciones que ayudan a reforzar las paredes

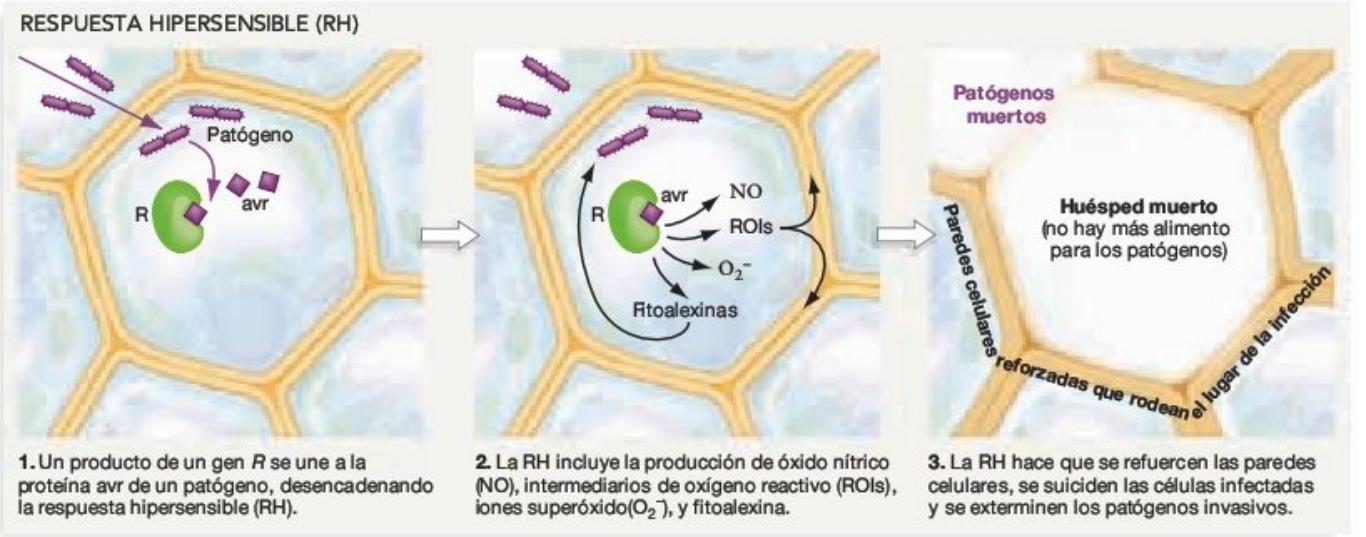


FIGURA 39.36 La respuesta hipersensible protege a las plantas de los patógenos.

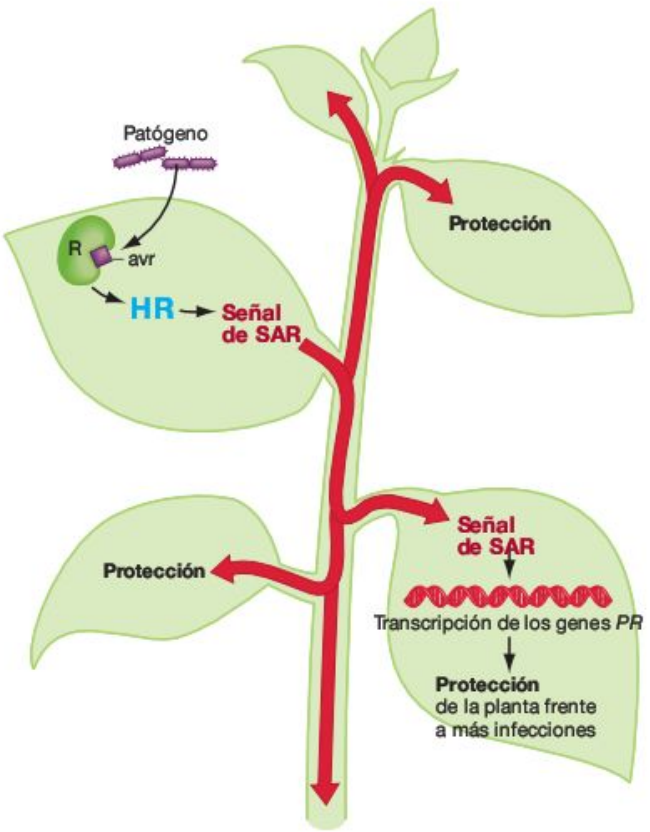


FIGURA 39.37 La respuesta hipersensible produce una señal que induce la resistencia sistémica adquirida (SAR). Este diagrama resume el consenso actual que existe sobre cómo interaccionan la RH y la SAR.

celulares. Además, el óxido nítrico y los ROIs degradan las enzimas de las células a punto de infectarse matando así a esas células. De un modo muy parecido, las células de tu sistema inmunitario suelen utilizar una combinación letal de NO y ROIs para matar células que se han infectado. Pero las plantas no paran aquí. La unión entre R y avr en las células vegetales también conduce a la producción de compuestos antibacterianos y antimitóticos conocidos colectivamente como **fitoalexinas.** Como resultado, la RH motiva la creación de paredes alrededor de la zona infectada, que las fitoalexinas maten directamente a los patógenos y que éstos mueran de hambre cuando las células que los rodean se suiciden. Aunque la transducción de señales responsables de estos acontecimientos aún no se comprenda del todo, actualmente están siendo el centro de una intensa investigación.

El ácido salicílico amplía la RH Una vez que la RH está funcionando en una zona localizada de infección, una hormona producida en el lugar de la infección viaja por el organismo y desencadena un conjunto de acontecimientos más lento y más extenso llamado **resistencia sistémica adquirida (SAR).** En el curso de varios días, la SAR prepara a las células del sistema de raíces o de brotes para resistir el asalto de un patógeno, incluso células que no se han expuesto directamente al agente causante de la enfermedad.

La **Figura 39.37** ilustra cómo se cree que funcionan juntas la RH y la SAR. Además de desencadenar la RH, la interacción entre los productos de los genes *R* y *avr* ocasiona la producción de una señal que inicia SAR. Esta hormona actúa tanto a nivel global como local, es decir, en el punto de infección, y da como resultado la expresión de un gran grupo de genes llamados genes *PR* (relacionados con la patogénesis).

Cuando los biólogos trataron de encontrar la hormona responsable de la SAR, su atención pronto se fijó en el ácido salicílico. Se descubrió que la concentración del **ácido salicílico** (**SA**) aumentaba mucho después de que los tejidos se hubieran

infectado con un patógeno. Varias pruebas sugieren que el ácido salicílico es una hormona defensiva:

- Si se aplica directamente ácido salicílico a los tejidos, se desencadena la SAR en varias especies vegetales.
- Los biólogos han aislado un gen que codifica la enzima salicilato hidroxilasa. Esta enzima no suele encontrarse en las plantas, pero su producto ocasiona la degradación del SA. En las plantas de tabaco que recibieron el gen experimentalmente, tanto la acumulación de SA como la SAR fueron anuladas. Como resultado, las plantas transformadas se volvieron susceptibles a sufrir infecciones causadas por una gran variedad de patógenos.
- Los biólogos de varios grupos de investigación han marcado el SA con un átomo radiactivo y así han podido confirmar que es transportado de tejidos infectados a tejidos que no lo estaban. Esta observación coincide con la hipótesis de que SA es una señal que viaja por la planta.

Sin embargo, aún es algo controvertido si el ácido salicílico actúa como hormona SAR o si solo es una señal local que desencadena la expresión de los genes implicados en SAR. Se siguen realizando investigaciones sobre los mecanismos responsables de la resistencia sistémica adquirida.

¿Cómo sienten las plantas el ataque de los herbívoros y cómo responden ante él?

Hasta ahora, se han descubierto y clasificado más de un millón de especies de insectos. La mayoría se alimentan ingiriendo hojas, tallos, savia del floema, semillas, raíces o polen. Las plantas tienen sistemas eficaces para responder a patógenos como virus, bacterias y hongos. Pero, ¿cómo pueden resistir el ataque de los insectos herbívoros?

Cuando los investigadores empezaron a estudiar por qué algunos tejidos vegetales tienen mejor sabor y son más digestibles que otros, los bioquímicos descubrieron que muchas semillas y algunos órganos de almacenamiento, como los tubérculos de la patata, contienen proteínas llamadas inhibidores de proteinasa. Éstas bloquean las enzimas, que se encuentran en la boca y en el estómago de los animales, responsables de la digestión de las proteínas. Cuando un insecto o un mamífero herbívoro ingiere grandes dosis de un inhibidor de proteinasa el herbívoro cae enfermo. Como resultado, los herbívoros aprenden a detectar los inhibidores de proteinasa mediante el sentido del gusto y evitan los tejidos vegetales que contengan grandes concentraciones de esas moléculas.

Aunque los inhibidores de proteinasa se encuentran en concentraciones bajas en bastantes tejidos vegetales, los biólogos deseaban probar la hipótesis de que estas proteínas podrían también formar parte de una defensa inducida por la planta. Para evaluar esta idea, los investigadores dejaron que varios escarabajos herbívoros atacaran una hoja de cada una de varias plantas de la patata. En los líquidos extraídos a las otras hojas de las plantas atacadas, las concentraciones de inhibidores de proteinasa rondaban de media los 336 μg/ml. En las hojas de las plantas de control, en las que no había ocurrido ningún daño por parte de los insectos, los niveles de inhibidores de proteinasa daban de media 103 μg/ml de zumo de hoja. Este resultado confirma la idea de que una hormona producida por células heridas viaja a los tejidos no dañados e induce la producción de inhibidores de proteinasa.

¿Qué hormona es ésta que responde a las heridas? Después de años de esfuerzos, los biólogos consiguieron aislar la molécula purificando los compuestos encontrados en las hojas del tomate y probando su capacidad de inducir la producción de inhibidores de proteinasa. La hormona activa en las plantas del tomate resultó ser un polipéptido, de 18 aminoácidos de longitud, llamado **sistemina.** Era la primera hormona peptídica que se había descrito jamás en las plantas. Los investigadores que marcaron copias de sistemina con un átomo de carbono radiactivo inyectaron la hormona en plantas y después monitorizaron su posición, confirmando que la sistemina se mueve desde los tejidos dañados hacia los tejidos sanos.

Actualmente, el trabajo sobre la producción de sistemina e inhibidores de proteinasa se centra en la determinación de cada paso en la vía de transducción de la señal que alerta a las células sanas del peligro. Como muestra la **Figura 39.38,** los datos indican que la sistemina se une a un receptor en la membrana de una célula sana. El receptor activado desencadena una larga serie de reacciones químicas que finalmente resulta

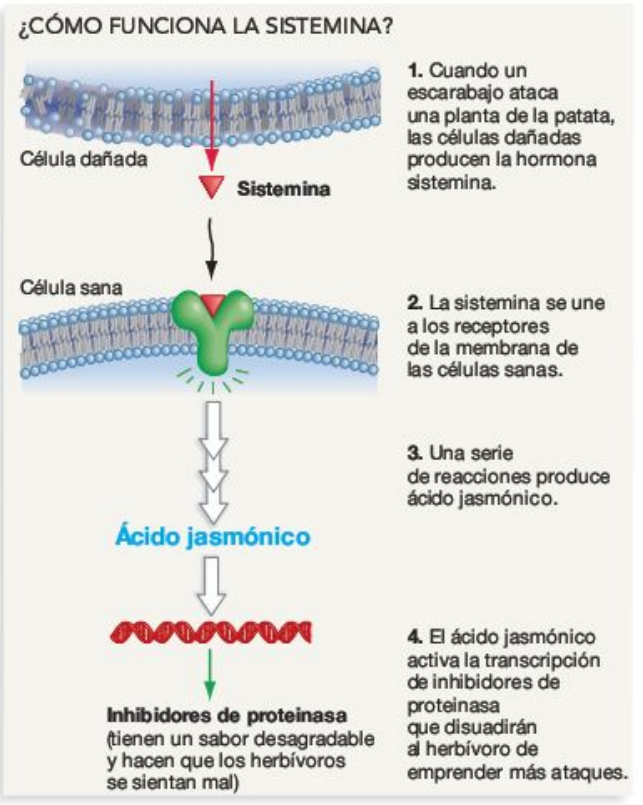


FIGURA 39.38 Las señales de las células dañadas por los insectos preparan a otras células para el ataque. La sistemina es una hormona producida por las células dañadas por los herbívoros que inicia una respuesta de protección en las células sanas.

PREGUNTA ¿Por qué crees que se ha dado el nombre de «sistemina» a esta hormona?

en la síntesis de una molécula llamada ácido jasmónico. Este, a su vez, activa la producción de al menos 15 nuevos productos genéticos, incluyendo a los inhibidores de la proteinasa. De este modo, las plantas construyen potentes concentraciones de insecticidas en los tejidos que están en peligro inminente de un ataque.

Aunque los inhibidores de proteinasa son herbicidas potentes, no son la única línea de defensa de las plantas. En algunos casos de ataques por parte de insectos, las plantas también piden ayuda a otros organismos.

Las feromonas liberadas por las heridas de la planta piden ayuda a las avispas Las orugas y otros insectos herbívoros tienen sus propios enemigos: a menudo son las avispas que ponen sus huevos en los cuerpos de los insectos. Cuando un huevo de avispa eclosiona dentro de una oruga, la larva que sale del huevo empieza a devorar a su huésped desde dentro (**Figura 39.39**). Un organismo que como adulto es libre pero que como larva es parasitario, como en el caso de estas avispas, se denomina **parasitoide.**

Los biólogos observaron que los parasitoides son especialmente frecuentes cuando hay brotes de insectos en tierras de cultivo. Se preguntaban si las plantas heridas podrían liberar compuestos que reclutaran parasitoides activamente. En concreto, formularon la hipótesis de que las plantas podrían producir **feromonas**, mensajeros químicos sintetizados por un individuo y liberados al entorno, provocando así una respuesta de otro individuo. Las hormonas actúan en las células dentro de un individuo; las feromonas actúan sobre otro individuo.

Para explorar esta idea, los investigadores empezaron a recoger compuestos liberados por las plántulas del maíz durante los ataques de orugas. Los biólogos que analizaron químicamente los compuestos descubrieron que las hojas dañadas por los insectos producían 11 moléculas que no producían las hojas sanas. Estos compuestos tampoco eran producidos por hojas que hubieran sido cortadas con tijeras o machacadas con una herramienta; solo el daño que les infligían los insectos desencadenaba su producción. Para hacer un seguimiento de este resultado, los investigadores colocaron avispas hembra en una cajita que contenía hojas dañadas por insectos o bien que habían sufrido daño mecánico. En más de dos tercios de las pruebas realizadas, las avispas prefirieron volar hacia las hojas dañadas por los insectos. Estos resultados apoyan la hipótesis de que las plantas producen sustancias que atraen a las avispas en respuesta al ataque de las orugas. Los biólogos están más convencidos cada vez de que las plantas pueden producir feromonas que piden ayuda en forma de avispas que ponen sus huevos en las orugas. La sofisticación y complejidad de las hormonas vegetales sigue maravillando y fascinando a los biólogos.

Aunque los componentes sensoriales y de respuesta de las defensas vegetales son especialmente sorprendentes, ilustran una idea general sobre la vida de las plantas: a partir de las investigaciones que se han realizado sobre los sistemas sensoriales de las plantas hasta hoy, está muy claro que las plantas hacen mucho más que simplemente estar ahí. Estos organismos podrán ser estacionarios, pero supervisan y responden continuamente una amplia serie de información sobre su entorno (**Tabla resumen 39.3**). Llegar a comprender mejor el fototropismo, el gravitropismo, la respuesta a las enfermedades y otros aspectos del comportamiento de las plantas es un reto excitante para la biología.

FIGURA 39.39 Los parasitoides matan a los herbívoros. Cuando esta planta empezó a ser atacada por esta oruga, produjo feromonas que atrajeron a una avispa hembra. Ésta puso sus huevos en la oruga. A medida que crecieron las larvas de avispa, fueron devorando a la oruga que les sirvió de huésped.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Plant Defenses

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La presencia de productos del gen *R* permite a las plantas reconocer los ataques de parásitos tales como virus, bacterias, hongos y nematodos.
- Cuando el producto proteico de un alelo *R* se une a un producto concreto de un gen *avr* de un patógeno, una secuencia de transducción de señales da como resultado una respuesta hipersensible.
- Cuando las plantas son atacadas por insectos herbívoros, los tejidos dañados liberan señales que desencadenan la producción de toxinas en hojas sanas y que reclutan a enemigos de los insectos.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar la ventaja física de tener un gran abanico de alelos *R* en un solo individuo.
2) Explicar cómo mejorarías la calidad de una variedad popular y muy productiva de trigo susceptible de sufrir infecciones por parte de una variedad concreta de hongo. Supón que hay disponible otra variedad de trigo que no es tan productiva pero que muestra una gran resistencia a la variedad de hongo.
3) Explica por qué las plantas no mantienen altas concentraciones de inhibidor de proteinasa en sus tejidos todo el tiempo.

TABLA RESUMEN **39.3 Sistemas sensoriales selectivos en las plantas**

Estímulo	Receptor	Transducción de señal	Respuesta	Significado adaptativo
Luz azul	PHOT1 y otras fototropinas en tallo y hojas	PHOT1 se autofosforila; resto de sistemas desconocidos de transducción de señales.	Se da fototropismo. También implicado en la apertura de los estomas y en el movimiento de los cloroplastos.	Los tallos crecen hacia la luz con longitudes de onda necesarias para la fotosíntesis.
Luz azul	Criptocromas en tallos y hojas	Los detalles están bajo investigación	Inhibe la elongación del tallo, regula los ritmos diarios y la respuesta de floración a la duración del día	Mantiene cortos los tallos si la luz es abundante; permite que la planta programe acciones
Luz roja	Fitocromas en semillas y otras partes	Los fitocromas cambian a la forma P_{fr} y activan respuestas.	La semilla germina	La luz del sol hace que comience la germinación.
Luz del extremo rojo	Fitocromas en el tallo	P_{fr} se mueve hacia los núcleos e induce respuestas genéticas	Los tallos se alargan	Las especies que necesitan luz total del sol intentan entrar la sombra.
Gravedad	¿Proteínas localizadas en la membrana plasmática?	Se desconocen los detalles.	Las células del lado opuesto de la raíz o de los brotes se alargan; el tejido se curva.	Las raíces crecen hacia abajo; los brotes hacia arriba.
Roce o viento	Los receptores se estiran; la ubicación es desconocida	Se desconocen los detalles, pero el resultado es la activación de la transcripción en los genes objetivo.	Los tallos crecen más cortos y más gruesos.	El individuo es más resistente al daño.
Roce	Célula pilosa receptora en Venus atrapamoscas	Los cambios eléctricos en la membrana celular de la célula receptora desencadenan el potencial de acción.	Las células objetivo cambian de forma; la trampa se cierra.	La planta puede capturar a su presa.
Patógenos	Productos del gen *R*	Se desconocen los detalles.	Respuesta hipersensible (HR); muerte de las células infectadas.	Los patógenos mueren de hambre, de modo que la infección se ralentiza o para.
Herbívoros	Desconocido; activado en respuesta a las moléculas del herbívoro	Se desconocen los detalles.	Producción de insecticidas; señales enviadas a los parasitoides.	Los herbívoros se enferman o mueren.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las plantas son selectivas acerca de la información que procesan. Perciben una gran variedad de estímulos ambientales que afectan a su capacidad de crecer y reproducirse.
En la mayoría de los casos, el procesamiento de la información comienza cuando una proteína receptora cambia de forma en respuesta a la luz azul, la luz roja, la luz roja lejana, la gravedad u otro aspecto del entorno que afecte la capacidad de desarrollo de una planta. Por ejemplo, una parte de la proteína fotocroma cambia de forma cuando absorbe luz roja. La misma proteína cambia a otra forma cuando absorbe luz del extremo rojo.

Deberías ser capaz de sugerir una hipótesis para explicar por qué los animales no tienen fotocromas (un interruptor para la luz roja/del extremo rojo).

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Sensing Light

Cuando las células sensoriales reciben un estímulo, transducen la señal y responden produciendo hormonas que transportan información a las células objetivo en otra parte del organismo.
Cuando ocurre la transducción de señales, una señal externa cambia a una señal interna. El proceso comienza con un cambio de forma en una proteína receptora y continúa con la activación de proteínas seleccionadas mediante fosforilación o la producción de un segundo mensajero como los iones Ca^{2+}. En las células receptoras, la transducción de las señales culmina con la producción de hormonas que son transportadas a lo largo del organismo de la planta.

Deberías ser capaz de explicar la analogía entre cómo funciona la célula sensorial de una planta y los siguientes acontecimientos: una persona ve un cobertizo en llamas y llama a los bomberos rurales; el sistema acciona una sirena; como respuesta, los miembros del departamento de bomberos voluntarios corren a la central para coger el camión de bomberos.

Las células diana responden a la estimulación hormonal de manera que aumenta la capacidad de la planta para sobrevivir y reproducirse.

Si una hormona se une a un receptor en una célula objetivo, habrá una transducción de señales que culminará en cambios en la expresión genética, diferentes tasas de traducción o cambios en la actividad de bombas de membrana específicas, canales o transportadores de iones. Por ejemplo, las células cercanas a la punta de los brotes sienten los cambios de luz azul y responden alterando la distribución de la hormona auxina. Las células a un extremo del brote acumulan altas concentraciones de auxina, que causa un incremento en la actividad de las bombas de protones en las membranas plasmáticas de esas células. La acidificación resultante de sus paredes celulares activa la proteína expansina y permite que esas células se alarguen mucho más de lo que lo hacen las células del otro lado del tallo. De este modo, las plantas se doblan orientándose hacia la luz.

Deberías ser capaz de predecir si la respuesta fototrópica es diferente en plantas que necesitan condiciones de mucha luz comparándola con las plantas que se desarrollan mejor en condiciones de poca luz.

Las hormonas también son responsables de regular cómo crecen las plantas durante su vida, especialmente como respuesta a cambios en las condiciones ambientales. Cada tipo de regulador del crecimiento de las plantas desempeña una función general en la vida de una planta y las respuestas de crecimiento suelen verse afectadas por las interacciones entre diferentes hormonas.

La auxina fue el primer regulador del crecimiento vegetal que se aisló y es uno de los que mejor se ha estudiado. Una función importante de la auxina es establecer y mantener el eje largo del organismo de la planta. Además de tener una función clave en el fototropismo y el gravitropismo, la auxina está implicada en la dominancia apical. Todas estas respuestas dependen del transporte polar de la auxina, que establece un gradiente en auxina desde el ápice hasta sus raíces.

Las giberelinas señalan que las condiciones para el crecimiento son buenas y estimulan el comienzo o la continuación del crecimiento y el desarrollo. El ácido abscísico (ABA), por el contrario, señala que las condiciones ambientales son malas parando el crecimiento e imponiendo el letargo. La regulación del letargo y el crecimiento por el ABA y las giberelinas (GAs) son ejemplos de cómo interaccionan las hormonas, permitiendo a las plantas que integren información de varios estímulos diferentes y respondan adecuadamente.

Deberías ser capaz de sugerir una hipótesis explicando por qué algunas hormonas no se transportan en una sola dirección.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Plant Hormones; Plant Defenses

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de entre las siguientes afirmaciones sobre los fotocromas *no* es correcta?
   a. Son fotorreversibles.
   b. Su función se comprendió mucho antes de que la proteína en sí se aislase.
   c. La forma P_{fr} activa las respuestas a la luz.
   d. Se fosforilan a sí mismos en respuesta a longitudes de onda lumínicas específicas.

2. ¿Por qué fue lógico predecir que los amiloplastos funcionan como estatolitos?
   a. Son densos y sedimentan hasta el fondo de las células sensoriales de la gravedad.
   b. Solo están presentes en las células sensoriales de la gravedad.
   c. Conectan de manera física y directa con las proteínas de membrana llamadas integrinas, que han demostrado ser las moléculas receptoras de la gravedad.
   d. Su densidad cambia en respuesta a la gravedad.

3. Si se toca repetidamente una planta a lo largo de varios días o si experimenta durante mucho tiempo una exposición al viento, ¿qué ocurre?
   a. Se acelera el crecimiento del sistema radicular, haciendo que la planta sea más estable.
   b. Tienen lugar cambios a gran escala en la expresión genética que dan como resultado brotes cortos y robustos.
   c. Las señales eléctricas hacen que las hojas se curven para evitar daños.
   d. Una estimulación mecánica continuada indica que el individuo puede ser destruido, de modo que inicia la floración en un intento por reproducirse antes de morir.

4. ¿Cuál de las afirmaciones siguientes sobre las hormonas *no* es correcta?
   a. Tienden a ser moléculas pequeñas.
   b. Ejercen sus efectos solo en las mismas células que las producen.
   c. Pueden tener grandes efectos aun cuando estén presentes en concentraciones extremadamente bajas.
   d. Desencadenan una respuesta uniéndose a receptores en las células objetivo.

5. Para que la auxina estimule la elongación celular, ¿qué dos cosas tienen que pasar?
   a. Las proteínas de transporte en los extremos apical y basal de la célula deben activarse.
   b. Las proteínas Myb deben activarse y debe aumentar la transcripción de la α-amilasa.
   c. Debe penetrar agua en la célula y la pared celular debe aumentar de tamaño.
   d. Debe salir agua de la célula y la pared celular debe aumentar de tamaño.

6. ¿Qué evidencia sugiere que el ABA de las raíces puede indicar a las células oclusivas que se cierren?
   a. Si se proporciona suficiente agua a las raíces, las células oclusivas se cierran de todas las maneras.
   b. Si las raíces están secas, las células oclusivas empiezan a cerrarse aun cuando las hojas no sufran estrés hídrico.
   c. Aplicar ABA directamente sobre las células oclusivas hace que se cierren.
   d. Si las raíces están secas, las concentraciones de ABA en las células foliares bajan mucho.

Respuestas: 1. d; 2. a; 3. b; 4. b; 5. c; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Se puede considerar que los fitocromas son «detectores de sombra» mientras que las fototropinas como PHOT1 pueden considerarse como «detectores de luz solar». Explica por qué estas caracterizaciones son válidas.
2. En el experimento que confirmó la hipótesis de autofosforilación para los receptores de luz azul, los investigadores insertaron el gen PHOT1 en células de insectos. ¿Por qué era importante que el gen se expresara en un organismo distinto a una planta?
3. ¿Qué significa transduce? Da un ejemplo de una transducción de señales en el sistema sensorial de una planta.
4. La respuesta de una planta a una hormona dada depende de las células o del tejido que recibe la señal, del estado de desarrollo de la planta o de su edad, de la concentración de la hormona y de la concentración de otras hormonas de la planta que estén presentes. Pon ejemplos que apoyen cada una de estas afirmaciones.
5. Relaciona las dos siguientes observaciones: (a) Son necesarias distintas proporciones entre citoquininas y auxina para inducir la formación de brotes y del sistema de raíces en callos de cultivo de tejidos; y (b) la auxina se produce en los meristemas apicales de los brotes y se transporta a las raíces, mientras que las citoquininas se producen en las raíces y son transportadas gracias al xilema.
6. Comenta el papel general que las citoquininas o el etileno desempeñan en las plantas. Aporta pruebas que apoyen tus afirmaciones.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. En general, las semillas pequeñas que tienen pocas reservas de nutrientes tienen que exponerse a la luz roja antes de que germinen. (La lechuga es un ejemplo). Por el contrario, las semillas grandes que tienen grandes reservas de nutrientes no suelen depender de la luz roja como estímulo para que desencadene la germinación. Formula una hipótesis para explicar estas observaciones.
2. Para saber cómo funcionan las hormonas, los investigadores han empezado a transformar plantas con genes concretos. En un experimento, se introdujo un gen implicado en la síntesis de citoquinina en plantas de tabaco. Cuando los individuos recombinados maduraron, produjeron más ramas laterales de lo habitual. ¿Qué conclusión podemos sacar de este experimento acerca del funcionamiento de las citoquininas? Las plantas también pueden transformarse con genes antisentido, que codifican productos que anulan mRNAs concretos uniéndose a ellos. Sugiere un experimento que utilice un gen antisentido para conocer el funcionamiento de las citoquininas. Predice el resultado.
3. En muchas especies nativas de los bosques húmedos tropicales, las semillas no pasan por un período de letargo. En su lugar, germinan inmediatamente. ¿Cuál puede ser el papel del ABA en esas semillas? ¿Cómo probarías tus predicciones?
4. Los investigadores han demostrado que los estomas no se cierran si se inyecta ABA en las células oclusivas. Sin embargo, sí se cierran si se aplica ABA a la superficie de estas células. Basándose en estos resultados, los investigadores afirman que el receptor ABA debe estar en la superficie de las células oclusivas, no en su interior. ¿Estás de acuerdo? ¿Por qué?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas; más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

40 Reproducción de las plantas

CONCEPTOS CLAVE

- Las plantas están sometidas a la alternancia de generaciones, en la que una fase esporofita diploide se alterna con una fase gametofita haploide. Las esporofitas producen esporas mediante meiosis y las gametofitas producen gametos por mitosis.
- En las angiospermas, los gametofitos masculino y femenino son microscópicos y se producen en el interior de la flor. Los gametofitos masculinos (los granos de polen) son móviles. Los femeninos están encapsulados en un ovario, por lo que se mantienen fijos en la flor. Cuando los granos de polen alcanzan la flor, liberan células de esperma que fertilizan a la célula huevo producida por el gametofito femenino.
- Las semillas contienen un embrión y una reserva de alimentos rodeados por una capa. En las angiospermas, las paredes del ovario se convierten en un fruto que encierra la semilla o semillas.

Este capítulo se centra en la forma y función de las estructuras reproductivas de las plantas, como las de esta flor de achicoria.

Sería difícil pasar por alto la importancia que tienen los órganos reproductores y los procesos que se analizan en este capítulo para las plantas, para los biólogos y para ti.

- Para las plantas, cada estructura corporal y cada proceso fisiológico, desde la adquisición y el transporte del agua y nutrientes para la fotosíntesis hasta los sistemas de respuesta y detección de los estímulos del medio ambiente, existen por una razón: para maximizar las posibilidades de reproducción de la planta. La reproducción es el objetivo inconsciente de todas las cosas que hace un organismo.
- Para los biólogos, la reproducción no solo es fundamental para comprender el mecanismo de las plantas, sino que sirve también como base para grandes investigaciones. La agricultura, la horticultura, la silvicultura, la biotecnología o la restauración ecológica son ejemplos de lo que un biólogo sabe a partir de la reproducción de las plantas.
- Para ti, la reproducción de las plantas significa comida. La dieta humana se basa en el consumo de estructuras reproductivas vegetales, principalmente de las semillas y de las frutas derivadas de las flores. Una **flor** es una estructura reproductiva que produce gametos, atrae a gametos de otras flores, nutre los embriones, y desarrolla semillas y frutos. Una **semilla** consiste en un embrión rodeado de nutrientes y de una capa externa protectora. Los **frutos** derivan de los órganos reproductores de la flor y contienen semillas.

Este capítulo sobre la reproducción de las plantas comienza con un estudio de su sexualidad, una revisión del ciclo de vida llamado alternancia de generaciones y una discusión sobre la reproducción asexual. Después, se explica cómo se reproducen las angiospermas, empezando por la polinización y la fertilización, y terminando con la dispersión de semillas y la germinación, y estas son el objeto de estudio de este capítulo por tres razones: (1) representan unas 260.000 de las 300.000 plantas descritas hasta la fecha, (2) la reproducción de otros tipos de plantas se introdujo en el Capítulo 30, y (3) prácticamente todas las plantas domésticas son angiospermas. Al final del capítulo, apreciarás los mecanismos de las flores tanto como su belleza.

Concepto clave | Información destacada | Para practicar

40.1 Introducción a la reproducción de las plantas

Lo primero que hay que tener en cuenta sobre las estructuras y los mecanismos reproductores de las plantas es que varían mucho de unas especies a otras. Piensa solo en una de las características de los órganos reproductores: su tamaño. Como se puede ver en la **Figura 40.1,** la dimensión de las flores va desde medidas microscópicas hasta el tamaño de un niño; las semillas y frutos varían de la misma manera, y pueden ser del tamaño de una mota de polvo o de un coco.

Por suerte para los estudiantes de biología vegetal esta diversidad de sistemas reproductores se resume en varios principios básicos. Empecemos por definir el sexo.

Reproducción sexual

La reproducción en la mayoría de las plantas es sexual. Como se mencionó en el Capítulo 12, la **reproducción sexual** está basada en la meiosis y la fertilización. Como recordarás, la **meiosis** es una clase de división celular que reduce el número de cromosomas a la mitad. La **fertilización** es la fusión de células haploides denominadas **gametos.** El resultado de la fertilización es la formación de una única célula diploide llamada **cigoto,** que se desarrollará hasta formar un organismo pluricelular. Los gametos masculinos, o **espermatozoides,** son pequeñas células que aportan información genética en forma de DNA al embrión, pero que no incluyen nutrientes. Los gametos femeninos, o **células huevo,** también aportan DNA. Sin embargo, estas últimas contribuyen al embrión con una buena carga de nutrientes. Lo importante es que, aunque ambos aportan DNA, contribuyen con otros tipos de recursos de forma muy diferente.

Uno de los aspectos principales de la reproducción sexual es que la meiosis y la fertilización dan lugar a un embrión genéticamente diferente a sus progenitores. Esto se cumple incluso si se trata de individuos que se **autofertilizan.** La autofertilización se produce cuando un espermatozoide y una célula huevo de un mismo organismo se combinan para producir un embrión. En la mayoría de los casos, sin embargo, las plantas se reproducen mediante **fertilización externa;** lo que significa que el esperma y los huevos proceden de organismos diferentes, y se combinan para formar el cigoto.

Tanto la autofertilización como la fertilización externa tienen ventajas e inconvenientes. La ventaja principal de la autofecundación es que el éxito de la **polinización,** o transferencia de esperma que se produce de los granos de polen a la célula huevo, está prácticamente asegurado: no depende de agentes

FIGURA 40.1 El tamaño de las estructuras reproductivas de las plantas varía enormemente. (a) El tamaño de las estructuras reproductivas de las plantas varía desde las minúsculas flores de *Wolffia* (izquierda) hasta las flores gigantescas de *Rafflesia arnoldii* (derecha). **(b)** Todas las semillas contienen un embrión y una reserva alimenticia, pero varían en tamaño desde la semilla de la orquídea (izquierda) hasta las dos grandes semillas que contiene el coco (derecha).

externos a la planta. Los biólogos han constatado este beneficio con un sencillo experimento: polinizando ellos mismos plantas que normalmente utilizan la fertilización externa. En la mayoría de los casos, la polinización a mano genera muchas más semillas que las plantas con polinización natural. La desventaja de la autofertilización es que los descendientes suelen ser mucho menos diversos, genéticamente hablando, que los de la fertilización externa. Los embriones procedentes de la autofertilización pueden también sufrir depresión endogámica (véase el Capítulo 25). Aunque la fertilización externa es menos efectiva en cuanto a posibilidades de polinización, es perfecta en cuanto a la variedad genética de sus embriones, que resistirán mejor a los ataques de virus, bacterias y otros agentes patógenos (véase Capítulo 12).

Las ventajas de la reproducción sexual son comunes a todos los eucariotas que se reproducen mediante meiosis. Sin embargo, el sitio y el momento en el que la meiosis tiene lugar varía entre las especies. Profundicemos en este tema.

El ciclo de vida de las plantas terrestres

En la mayoría de los animales, la meiosis conlleva directamente la formación de gametos. En las plantas, ocurre algo muy diferente. Las plantas terrestres se caracterizan por un ciclo de vida con dos tipos de estructuras multicelulares: una haploide y una diploide. Todo organismo que se encuentre en la fase diploide del ciclo de la vida se denomina **esporofito,** mientras que todo aquel que se halle en la fase haploide se llama **gametofito.** A este tipo de ciclo vida se le denomina **alternancia de generaciones** y ya se introdujo en los Capítulos 29 y 30. Las figuras 29.21, 30.16, 30.17, 30.21 y 30.22 ilustran cómo se lleva a cabo la alternancia de generaciones en varios grupos de protistas y plantas terrestres. Se trata de un ciclo vital que ha evolucionado varias veces a lo largo de la historia.

Cuando se produce la alternancia de generaciones, la meiosis no lleva directamente a la formación de gametos, como ocurre en los seres humanos y otros animales. En lugar de ello, deriva en la producción de células haploides llamadas esporas. Una **espora** es una célula que crece directamente dentro de un organismo adulto. Hay varias estructuras y procesos comunes a todos los ciclos de la vida de las plantas terrestres:

- La meiosis se lleva a cabo en esporofitas y tiene como resultado la producción de esporas haploides. A diferencia de los cigotos, las esporas no se forman por la fusión de dos células. A diferencia de los gametos, las esporas forman un organismo adulto sin la necesidad de fusionarse con otra célula. La meiosis y la producción de esporas se llevan a cabo dentro de estructuras llamadas **esporangios.**
- Las esporas se dividen mediante mitosis para formar gametofitos haploides y multicelulares. Los gametofitos producen gametos mediante mitosis.
- La fertilización se produce cuando dos gametos se juntan para formar un cigoto diploide. El cigoto crecerá mediante mitosis hasta formar el esporofito.

Una buena forma de no olvidar estos términos es recordar que esporofita significa «planta de esporas», mientras que gametofita quiere decir «planta de gametos». Las esporofitas producen esporas mediante meiosis. Las gametofitas producen gametos mediante mitosis.

Como recordarás del Capítulo 30 las especies de plantas terrestres son muy diferentes en cuanto al tamaño y el tiempo de vida del gametofito y el esporofito, así como en la relación que estos guardan entre sí en términos nutritivos. Para refrescar esto, ten en cuenta los esquemas del ciclo de vida de la **Figura 40.2.** La Figura 40.2a muestra una briofita, que es una planta sin tejidos vasculares. Observa que la etapa más larga del ciclo de la briofita es el gametofito. El esporofito depende del gametofito para la nutrición. Ahora consideremos el ciclo de la vida de las angiospermas que aparece en la Figura 40.2b. Un examen detallado de esta figura te convencerá de que los gametofitos masculinos y los femeninos son microscópicos, físicamente separados y completamente dependientes del esporofito para la nutrición.

Si entiendes el ciclo de vida de las angiospermas, deberías ser capaz de (1) reconocer las siguientes estructuras en la Figura 40.2b: esporofita, espora masculina, espora femenina, gametofito masculino, gametofito femenino, espermatozoide, célula huevo y cigoto; (2) comparar y contrastar las mismas estructuras en la Figura 40.2a; (3) proporcionar pruebas para demostrar que en las angiospermas el gameto femenino nunca se desprende de la planta madre; y (4) explicar la relación entre el gameto femenino, la semilla y la esporofita adulta.

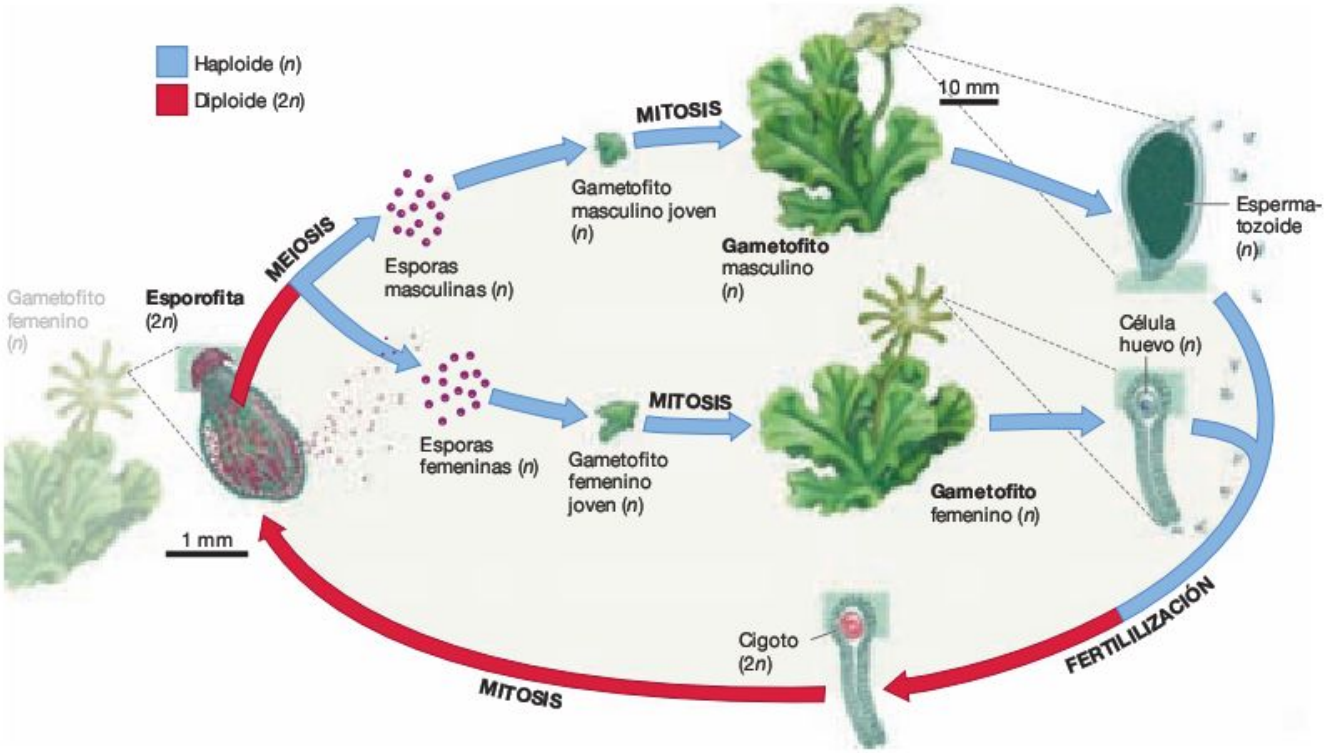
Las plantas sin tejidos vasculares son las plantas más antiguas del árbol evolutivo que viven hoy en día. Las angiospermas, por el contrario, son las últimas plantas que aparecen en el registro fósil y las más diversificadas en el árbol evolutivo. Basándose en estas observaciones, los biólogos han llegado a la conclusión de que en el transcurso de la evolución de las plantas terrestres, las plantas gametofitas disminuyeron, mientras que las esporofitas aumentaron. La razón de que esto ocurriera así se desconoce. La capacidad adaptativa de las gametofitas y esporofitas sigue siendo un reto para los biólogos interesados en la reproducción vegetal.

Reproducción asexual

La **reproducción asexual** no requiere fertilización y tiene como resultado la producción de **clones:** copias genéticamente idénticas de la planta madre. Así, algunas plantas alargan su vida indefinidamente mediante la reproducción asexual. La planta más antigua del mundo es un anillo de arbustos de creosota en el desierto de Mojave, en California. Los arbustos están compuestos por un clon que desciende de una planta madre que germinó hace unos 12.000 años.

Aunque la reproducción asexual se basa en la mitosis, hay multitud de mecanismos involucrados. Por ejemplo, los **rizomas,** que son tallos horizontales que se encuentran bajo tierra, unen a muchas de las plantas individuales que forman el césped que conocemos. Fíjate en la **Figura 40.3a,** los brotes y las raíces nacen en los nódulos de los rizomas; cada uno de los organismos que sale de los nodos representa un embrión producido asexualmente. Del mismo modo, la planta de gladiolos de la **Figura 40.3b** se ha propagado por sí sola, modificando tallos llamados **bulbos,** que crecen bajo la superficie de la tierra. El ejemplar de *Kalanchoe* que aparece en la **Figura 40.3c** produce **plántulas,** que se forman a partir de tejido meriste-

(a) Plantas hepáticas: las gametofitas son grandes y viven mucho, las esporofitas son pequeñas y de vida corta.



(b) Angiospermas: las esporofitas son grandes y viven mucho, las gametofitas son pequeñas (microscópicas) y de vida corta.

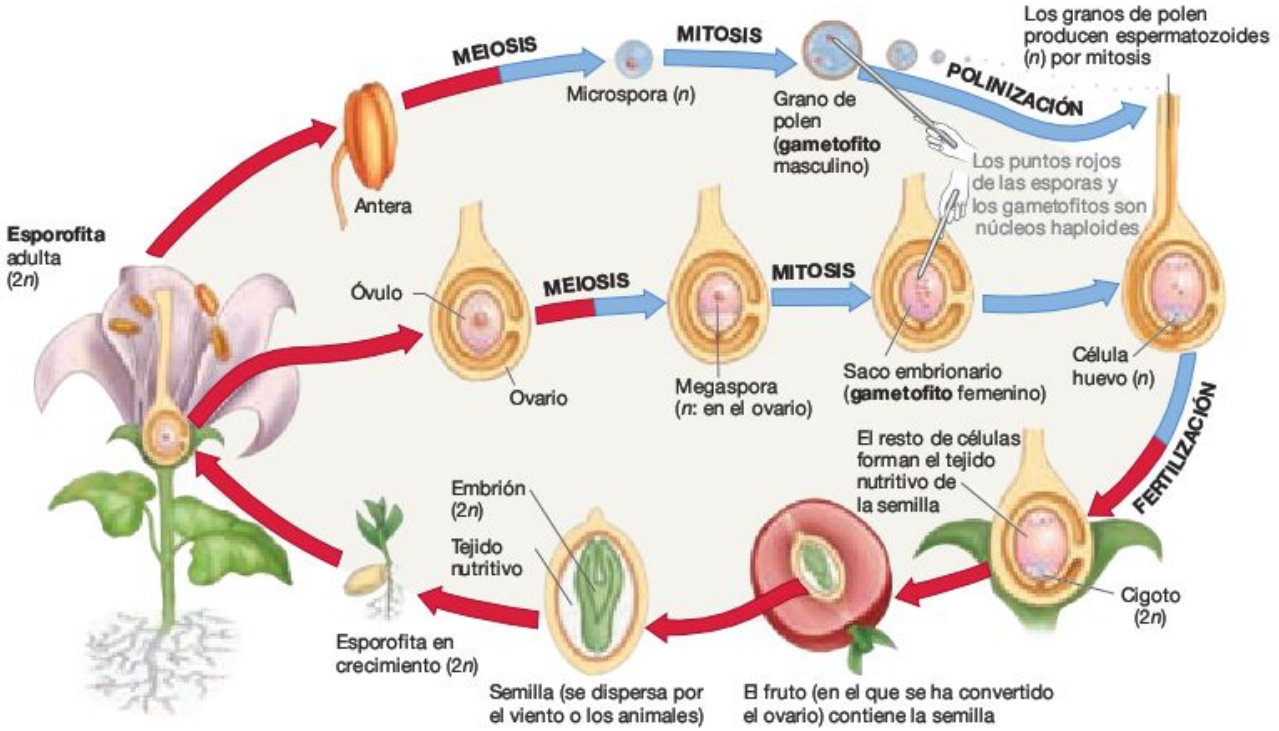


FIGURA 40.2 Todas las plantas están sometidas a la alternancia de generaciones. (a) En los grupos de plantas hepáticas y en las basales, el esporofito depende del gametofito para la nutrición. **(b)** En las angiospermas y otros grupos de plantas más recientes es el gametofito el que depende del esporofito para la nutrición.

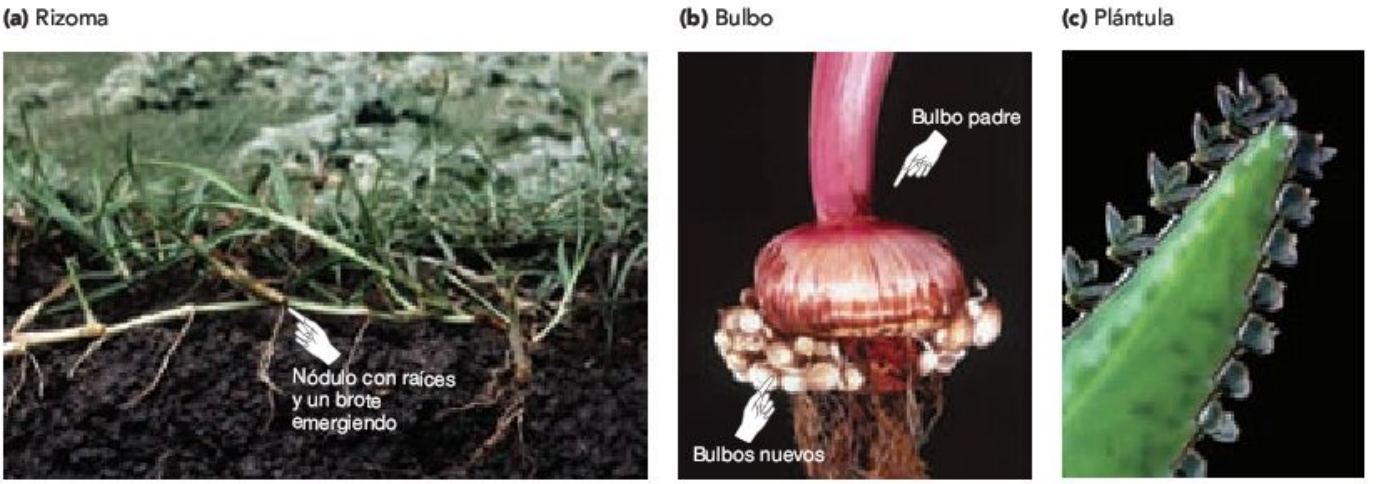


FIGURA 40.3 Los mecanismos de la reproducción asexual son diversos. (a) Muchas hierbas generan tallos horizontales bajo tierra que producen nuevas raíces y brotes. Si los rizomas se rompen, los individuos clonados se separan físicamente. **(b)** Los gladiolos se esparcen produciendo tallos tuberculosos llamados bulbos. **(c)** *Kalanchoe* produce plántulas pequeñas en los márgenes de sus hojas. Las plántulas que se desprenden pueden crecer directamente en un nuevo individuo si la ubicación es favorable.

mático situado a lo largo de los márgenes de sus hojas. Cuando las plántulas maduran, se desprenden de la planta madre y crecen como organismos independientes.

En algunas especies, las semillas maduras pueden formarse sin necesidad de fertilización. Este fenómeno, conocido como **apomixis,** da lugar a semillas genéticamente idénticas a sus progenitores.

La característica más destacada de la reproducción asexual es la eficiencia. Si un herbívoro o una enfermedad hace desaparecer las plantas que crecen en torno a una planta de césped, el césped se expandirá con rapidez horizontalmente mediante tallos. Probablemente, los embriones producidos asexualmente llenarán el espacio desocupado antes de que las semillas de sus competidores puedan establecerse y crecer. La planta madre puede también nutrir a su descendencia hasta que esta esté totalmente establecida. La reproducción asexual tiene también una ventaja numérica: en condiciones ideales, las especies asexuales producen el doble de embriones que las especies sexuales (véase Capítulo 12).

Aunque la reproducción asexual es muy común en las plantas, tiene un inconveniente. Un hongo o cualquier otro agente que infecte a una planta infectará probablemente a sus clones con éxito, incluso aunque no estén físicamente conectados. Esta hipótesis está basada en el hecho de que las plantas luchan contra las enfermedades con una amplia variedad de moléculas (véase Capítulo 39). Como los embriones obtenidos mediante reproducción sexual son genéticamente diferentes a sus progenitores, tendrán una combinación de moléculas única para luchar contra las enfermedades. Por eso, las crías serán capaces de resistir a las infecciones que destruyan a sus padres. Este es un punto importante en la agricultura y la horticultura ya que las manzanas, plátanos y otros cultivos que se reproducen asexualmente son más susceptibles a las epidemias causadas por infecciones o pestes que las especies que se reproducen sexualmente.

Dado que la reproducción sexual es una forma importante para producir descendencia, ¿cómo la llevan a cabo las plantas?

40.2 Estructuras reproductivas

Cada uno de los grupos principales de plantas, desde los musgos hasta las angiospermas, tiene una variación característica debido a la alternancia de generaciones, así como estructuras reproductivas características masculinas y femeninas (véase el Capítulo 30). Aquí, sin embargo, nos centraremos en la flor, por dos razones. En primer lugar, la mayoría de los alimentos que comemos los humanos proviene de plantas con flores. Los alimentos básicos de nuestra dieta, los granos de trigo, maíz o arroz son frutos de las angiospermas. En segundo lugar, con más de 250.000 especies catalogadas hasta la fecha, las angiospermas son de lejos el grupo de plantas más rico en especies. Solo dos de las familias de plantas con flores, las orquídeas y las áster, reúnen más de 45.000 especies, frente a las 28.500 de todas las plantas sin flores juntas.

En un sentido práctico y biológico, las flores son estructuras muy importantes. Empecemos nuestro análisis preguntándonos cuándo las producen las plantas.

¿Cuándo se lleva a cabo la floración?

Anatómicamente, una flor es un brote que se desarrolla a partir de un tallo comprimido y unas hojas modificadas. Básicamente, la formación de la flor comienza cuando un meristema apical deja de producir tallos y hojas convencionales y empieza a producir aquellos que se convertirán en flores. En lugar de conseguir más alimentos mediante fotosíntesis, la esporofita comienza a invertir su energía en la reproducción sexual, y desarrolla gametofitos que se convertirán en gametos. ¿Cuándo ocurre esto?

Hay estudios recientes sobre las condiciones medioambientales que facilitan la floración centrados en el número de horas de luz y oscuridad al día. Recordarás del Capítulo 39 que la variación de las horas de luz diarias desencadena la floración en muchas especies y que el fitocromo es el fotorreceptor responsable de detectar la longitud de la noche.

Para la planta de la mostaza, *Arabidopsis thaliana,* que se encuentra en las latitudes terrestres más altas, la longitud de la noche es un signo externo que le aporta información sobre el momento del año en el que se encuentra. En cambio, a las plantas que crecen en el ecuador, la longitud de la noche no les proporciona ningún tipo de información, ya que esta permanece invariable a lo largo del año. En los hábitats tropicales, es lógico pensar que haya otro tipo de señales externas, como el inicio de la temporada de lluvias, que den lugar a la floración. Basándonos en observaciones como estas, podemos pensar que las señales externas que inducen la floración varían de unas especies a otras.

La situación es compleja, ya que algunas especies inician la floración en respuesta a señales externas independientes. En *Arabidopsis,* la floración puede activarse por señales muy diferentes a las de las cortas noches del verano. Incluso si las noches son muy largas, puede darse la floración como respuesta a aumentos repentinos de la hormona vegetal giberelina. Como recordarás del Capítulo 39, la giberelina fomenta el crecimiento, lo que la convierte en una señal interna del estado de la planta.

La ventaja de la floración como respuesta a señales externas tales como las cortas noches de verano parece clara. Pero, ¿qué tipo de condiciones internas podrían desencadenar la floración? Una posibilidad es el estado nutricional de la planta. En el caso de *Arabidopsis,* la floración puede ser una ventaja cuando las condiciones de luz, agua y nutrientes son favorables. Un organismo que crezca en condiciones óptimas podría florecer antes de que la longitud de las noches le indique la llegada del verano. Si las condiciones nutricionales u otro tipo de condiciones internas afectan a la floración, la giberelina o cualquier otra hormona podría actuar como desencadenante de la floración (véase **Cuadro 40.1**). De esta manera, el estado nutricional podría explicar por qué se desencadena la floración en ausencia de señales externas normales.

En resumen, la floración puede ser estimulada por señales internas, externas o por ambas a la vez. Ahora la pregunta es ¿cómo son las flores resultantes?

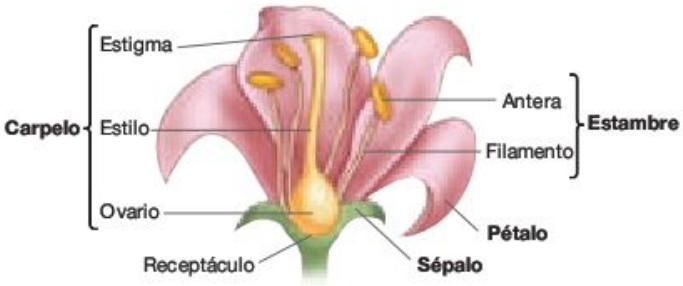
Estructura general de la flor

Estructuralmente, todas las flores son variaciones de un mismo modelo. Están compuestas por cuatro órganos fundamentales, que son básicamente hojas modificadas: (1) sépalos, (2) pétalos, (3) estambres y (4) uno o varios carpelos (**Figura 40.4a**). Estos órganos se apoyan en una porción de tallo comprimido llamado receptáculo. Sin embargo, no todos los órganos estarán necesariamente presentes. Como muestra la **Figura 40.4b,** el color, tamaño y forma de los cuatro componentes varía enormemente de unas especies a otras. Consideremos cada una de las partes por separado.

Los **sépalos** son estructuras parecidas a las hojas que forman la parte más externa de la planta. Normalmente son verdes y fotosintéticos, y son relativamente gruesos en comparación con el resto de las partes que componen la flor. Debido a que están unidos al receptáculo de manera circular y horizontal, el sépalo protege al capullo de la flor durante su desarrollo y crecimiento de insectos y enfermedades. El conjunto de todos los sépalos de la flor se denomina **cáliz.**

Los **pétalos** se unen también al receptáculo de forma horizontal. A menudo, son de colores brillantes y están perfumados. Su función es atraer a abejas, avispas, colibríes y otros polinizadores. En algunos casos, el color de los pétalos está relacionado con las capacidades visuales de determinados animales. Las abejas, por ejemplo, se sienten atraídas por las longitudes de onda del espectro luminoso pertenecientes al azul y el púrpura. Por eso, las flores a las que les conviene atraer a las abejas tienen pétalos azules o púrpuras con rayos ultravioletas. Las partes ultravioletas de estos pétalos, que son invisibles para los seres humanos pero visibles para las abejas, destacan a menudo el centro de la flor (**Figura 40.6**). ¿Por qué? En estas flores, la base de los pétalos contiene una glándula llamada **nectario.** El nectario produce un líquido rico en azú-

(a) Partes básicas de la flor.



(b) Ejemplo de la diversidad floral.

FIGURA 40.4 Las estructuras básicas de las flores son muy variables. (a) Las partes básicas de una flor son pétalos, sépalos, estambres y carpelos. No todas las partes están necesariamente presentes. **(b)** Las características de las cuatro partes de las flores varían enormemente entre las especies.

EJERCICIO En las fotografías, identifica al menos un sépalo, un pétalo, un estambre y un carpelo.

CUADRO 40.1 ¿Hay una hormona de la floración?

Desde la década de 1930, los biólogos saben que la sola exposición de una hoja a las condiciones necesarias para inducir la floración puede producir la floración de toda la planta (**Figura 40.5a**). Este resultado experimental sugirió que la señal para la floración llega a través de las hojas y viaja hasta el meristema apical. Hay experimentos en los que uno de los órganos de un individuo está físicamente ligado a otro individuo diferente que confirman este hecho. Si le das a una planta la cantidad de luz idónea, le cortas una hoja o eje y lo injertas en una segunda planta, esta florecerá, independientemente de que haya sido o no expuesta a las condiciones necesarias para la floración (**Figura 40.5b**). Al igual que en los experimentos de fototropismos con bancos de agar-agar vistos en el Capítulo 39, este hecho apoya la hipótesis de que alguna sustancia u hormona presente en la hoja transplantada se propaga a través de la planta y provoca un cambio en el meristema apical, y hace que este cambie del modo vegetativo al modo de floración. Los biólogos estaban convencidos de que la floración se inducía mediante una hormona a la que llamaron **florigen,** aunque esta no había sido descubierta realmente.

Casi 80 años después, los investigadores han encontrado la molécula florigen. El estudio se centró en el gen *FLOWERING LOCUS* de *Arabidopsis thaliana*, que es conocido por provocar la floración al activarse. Cuando los investigadores expusieron las hojas a noches largas, se dieron cuenta de que el gen se activaba en el tejido vascular de la hoja. Hoy en día los biólogos han sido capaces de demostrar que la proteína producida por el gen *FLOWERING LOCUS* viaja desde las hojas hasta el meristema apical, y que es la presencia de esta proteína la que provoca la activación de los genes necesarios para convertir el tallo en una flor.

Los investigadores se impresionan cada vez más con la complejidad de la respuesta de floración. En *Arabidopsis thaliana*, por ejemplo, se sabe que hay más de 40 genes involucrados en el inicio de la floración. Una mutación en algunos de estos genes puede derivar en plantas que producen flores demasiado pronto o demasiado tarde, o que alteran su respuesta a la longitud nocturna. Investigar sobre las señales, receptores y respuestas del sistema implicado en la floración sigue siendo hoy en día un reto para la biología.

FIGURA 40.5 Experimento que constata la hipótesis de que existe una hormona para la floración.

PREGUNTA En los experimentos que verifican que existe una hormona del crecimiento hay que hacer controles sobre los tratamientos aplicados. ¿Cuáles son estos controles? Si la hipótesis es correcta, ¿qué resultado es el esperable de cada control de tratamiento?

(a) Lo que tú y una abeja veis. **(b)** Lo que además ve la abeja.

FIGURA 40.6 Los insectos ven el rango de luz ultravioleta. (a) La inflorescencia (disposición de las flores) de una planta de *Rudbeckia hirta,* vista por un ojo humano sin ayuda. **(b)** La misma estructura fotografiada por una cámara que capta las longitudes de onda ultravioletas que son visibles para las abejas pero no para los seres humanos.

car llamado **néctar,** que es recolectado por muchos de los animales que visitan las flores.

Por otro lado, las angiospermas polinizadas mediante el viento, como es el caso de los robles, abedules, pecanas y hierbas, tienen flores sin nectarios y con pétalos muy pequeños o sin pétalos.

El conjunto de pétalos de una flor se denomina **corola.** Según la especie, los pétalos de la corola varían en tamaño, forma y función. Por ejemplo, los pétalos con forma plana pueden servir como plataforma de aterrizaje para insectos voladores, mientras que los pétalos alargados con forma de tubo suelen tener un nectario en la base que es solo accesible para los animales de pico largo o con lengua, o para los insectos con probóscide. Hay pétalos que se encargan de proteger los órganos reproductivos situados en el interior de la corola. Existen también algunas células especializadas que se hallan en los pétalos que sintetizan y liberan moléculas que proporcionan un aroma atractivo para ciertas especies de insectos polinizadores.

Los **estambres** son estructuras reproductivas que producen gametofitos masculinos, también conocidos como granos de polen. Estos gametofitos masculinos, a su vez, producen espermatozoides. Cada estambre consta de dos partes: (1) un tallo delgado llamado **filamento** y (2) las **anteras,** que son los órganos productores de polen (Figura 40.4a).

La cuarta estructura reproductiva es el **carpelo,** que produce gametofitos femeninos. En un carpelo se pueden diferenciar tres zonas: (1) el **estigma,** que es una zona superficial húmeda que recibe el polen, (2) un tallo delgado llamado **estilo** y (3) el **ovario** en la base del carpelo (Figura 40.4a). En el interior del ovario, los gametofitos femeninos producen los **óvulos.** Un ovario puede contener más de un óvulo.

En la mayoría de las especies de angiospermas, los estambres y los carpelos se encuentran en la misma flor. A las flores que contienen tanto estambres como carpelos se las denomina **perfectas.** Las flores pueden ser también **imperfectas,** lo que significa que contienen estambres o carpelos, pero no ambos. En algunos casos, aparecen en la misma planta, pero por separado, flores con estambres o carpelos. A esto se le denomina monoecia. La planta de maíz que aparece en la **Figura 40.7a** es **monoica** (que significa literalmente «una casa»). En el maíz, la borla es una colección de estambres (flores masculinas), mientras que la espiga es un grupo de carpelos (flores femeninas)[1]. Por otra parte, algunas especies con flores imperfectas son **dioicas** («dos casas»), lo que quiere decir que pueden contener solo flores con estambres, por lo que se considerarían masculinas, o solo flores con carpelos, por lo que se considerarían femeninas. La **Figura 40.7b** ilustra un ejemplo de planta dioica, *Cannabis sativa.*

(a) Monoica. **(b)** Dioica.

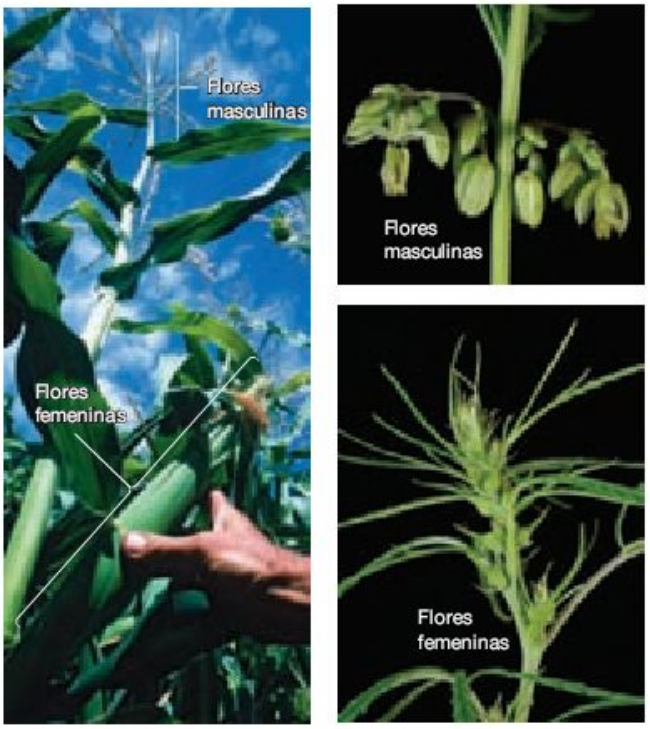


FIGURA 40.7 La flores masculina y femenina pueden darse en el mismo o en diferentes individuos. (a) La borla del maíz es la flor masculina, mientras que la espiga es la flor femenina. **(b)** En *Cannabis sativa,* las flores masculina y femenina se dan en individuos diferentes.

Los sépalos protegen al resto de los órganos y los pétalos atraen polinizadores, pero los estambres y los carpelos son las estructuras más importantes: en ellos se lleva a cabo la meiosis y se produce la formación del gametofito. Veamos esto con más detalle.

[1] Técnicamente, no nos referimos a las flores como machos o hembras, ya que en realidad son estaminadas o carpeladas. Las flores estaminadas tienen estambres que producen granos de polen, que a su vez producen gametos masculinos (esperma). Las flores carpeladas producen carpelos, que contienen el ovario. Los gametofitos femeninos desarrollan en su interior ovarios y producen gametos femeninos (células huevo). Sin embargo, por comodidad, en el texto se hará referencia a flores masculinas o femeninas y a las estructuras reproductivas.

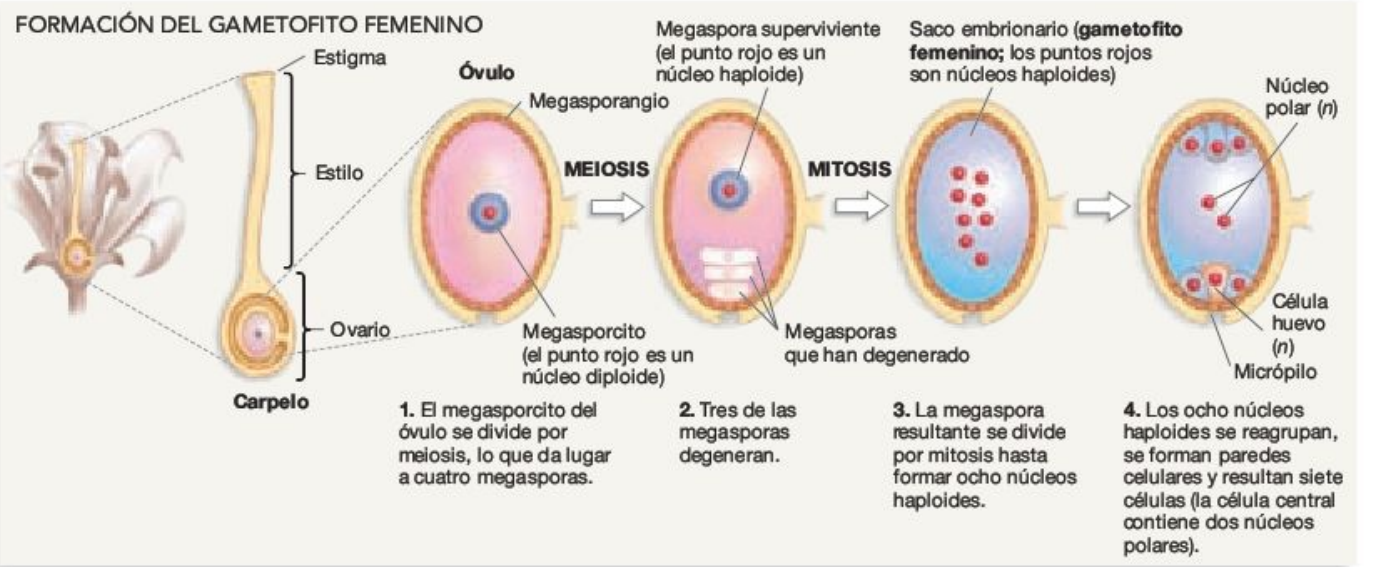


FIGURA 40.8 En las angiospermas el gametofito femenino es producido por las megasporas. En un carpelo, el ovario encierra uno o más óvulos. El megasporcito se divide por meiosis en el interior del óvulo, pero solo uno de los cuatro productos resultantes, llamados megasporas, sobrevive. La megaspora superviviente se divide mediante mitosis para formar la célula huevo y un grupo de células en el interior del gametofito femenino.

PREGUNTA Define espora. ¿Por qué se ajustan las megasporas a esta definición? Define gametofito. ¿Por qué se ajusta el saco embrionario a esta definición?

¿Cómo se forman los gametofitos femeninos?

¿Cuál es la función del carpelo y de cada una de sus tres partes? Hablaremos sobre la función del estilo y el estigma en la Sección 40.3; pero por ahora vamos a concentrarnos en lo que sucede en el interior del ovario. La **Figura 40.8** muestra la sección transversal del interior de un ovario típico de las angiospermas. Fíjate en que contiene una o más estructuras llamadas óvulos. Cada óvulo contiene una célula llamada megasporcito. El megasporcito se encuentra dentro de una estructura llamada megasporangio. (Es adecuado emplear el prefijo «mega», ya que estas estructuras son mucho mayores que sus homólogas del estambre). El megasporangio es comparable a los órganos productores de esporas presentes en otras plantas, como los esporangios que se encuentran en la parte trasera de las hojas de los helechos.

La Figura 40.8 muestra los pasos involucrados en la producción del gametofito femenino. Hay tres cosas importantes que señalar:

1. El megasporcito se divide por meiosis.
2. Debido a la meiosis, resultan cuatro células haploides llamadas **megasporas,** aunque tres de ellas degeneran. No se sabe a ciencia cierta por qué ocurre esto.
3. La megaspora superviviente se divide por mitosis hasta convertirse en una estructura multicelular haploide. Este es el gametofito femenino, generalmente conocido como **saco embrionario.** En muchas angiospermas el saco embrionario contiene ocho núcleos haploides. Como se puede ver en la Figura 40.8, paso 4, los núcleos se colocan en posiciones diferentes. Se forma una pared celular, que da lugar en total a siete células. En la especie que se muestra aquí dos de los núcleos, los llamados **núcleos polares,** permanecen juntos dentro de una misma célula central. Cuando el gametofito femenino madura, uno de los gametos (célula huevo) está listo para ser fecundado.

En resumen, en el esporofito una célula diploide se divide mediante meiosis para formar una espora, que a su vez se divide por mitosis para formar un gametofito femenino. Las partes más importantes del gametofito femenino son los núcleos polares y la célula huevo. Hay dos núcleos polares en muchas angiospermas, pero el número exacto varía según la especie. Los núcleos polares se encuentran en la célula más grande del óvulo, la central. La célula huevo se halla en uno de los extremos del gametofito femenino, cerca de una abertura del óvulo denominada **micrópilo** («puerta pequeña»).

¿Cómo se forman los gametofitos masculinos?

La **Figura 40.9** ofrece una visión detallada de un estambre y la formación de los gametofitos masculinos. Fíjate en que un estambre se divide en dos partes: una antera y un filamento. En el interior de la antera, unas estructuras llamadas microsporangios contienen células diploides llamadas microsporocitas, que se ven sometidas a meiosis. Cada una de las cuatro células haploides resultantes se llama **microspora.** Cada microspora se divide por mitosis hasta formar un gametofito masculino haploide e inmaduro, denominado **grano de polen.**

En esta etapa inmadura, antes de producir espermatozoides, el gametofito masculino consta de dos células: una pequeña célula generativa que está encerrada dentro de una célula alargada llamada célula tubular. El gametofito masculino se considera maduro cuando la célula generativa haploide se convierte en espermatozoide mediante mitosis. En algunas especies, este paso se produce cuando el polen se encuentra aún en la antera. En otras especies, la maduración y la producción

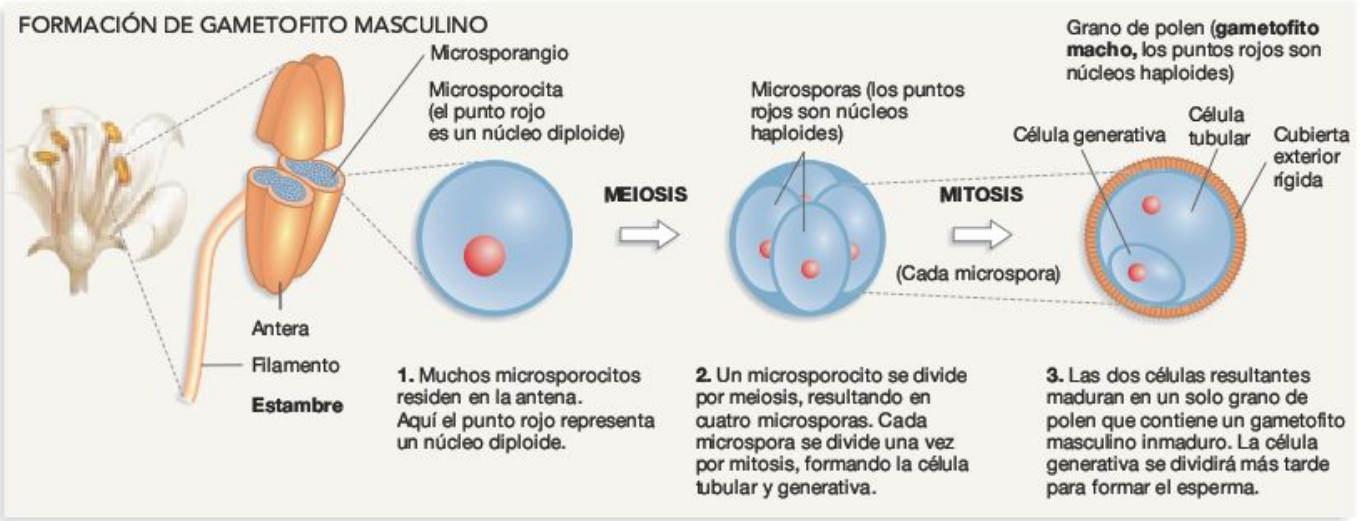


FIGURA 40.9 En las angiospermas, los gametofitos masculinos se producen vía microsporas. Los microsporocitos dentro de la antera se dividen por meiosis. Las células resultantes, llamadas microsporas, se dividen una vez por mitosis para formar un gametofito masculino.

PREGUNTA Define espora; ¿por qué las microsporas se ajustan a esa definición? Define gametofito; ¿por qué los granos de polen se ajustan a la misma?

de esperma no tiene lugar hasta que el grano de polen cae en un estigma y empieza a crecer.

La pared del grano de polen se convierte en una cubierta exterior rígida que contiene una sustancia impermeable llamada esporopelina, de la que se habló en el Capítulo 30. Esta capa protege al gametofito masculino cuando el grano de polen se desprende de la flor. Dependiendo de la especie, los granos de polen se dispersan mediante la acción animal, del viento o del agua.

Ahora ya estamos listos para estudiar el momento más importante: ¿qué pasa cuando un grano de polen llega a un carpelo maduro? ¿Dónde espera la célula huevo?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

En el esporofito de las angiospermas, las flores producen esporas que derivan en gametofitos masculino y femenino.

- La estructura reproductiva femenina llamada carpelo contiene ovarios. Los ovarios contienen óvulos. Los gametofitos femeninos se producen en los óvulos.
- La formación del gametofito femenino comienza cuando un megasporcito diploide de dentro del óvulo se divide mediante meiosis. El producto de la meiosis es una megaspora haploide. La megaspora se divide mediante mitosis hasta formar el gametofito femenino, que incluye la célula huevo y los núcleos polares.
- El gametofito masculino se produce dentro de unas estructuras reproductivas llamadas anteras.
- La formación del gametofito masculino comienza cuando un microsporcito diploide se divide mediante meiosis hasta formar una microspora haploide. La microspora se divide mediante mitosis hasta formar el gametofito masculino, que incluye una célula generativa que se dividirá por mitosis para formar el espermatozoide.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un diagrama que muestre los pasos principales en la formación de los espermatozoides y las células huevo en las angiospermas.
2) Identificar en el diagrama dónde se produce la meiosis y señalar cada una de las estructuras mencionadas en los puntos anteriores.

40.3 Polinización y fertilización

La **polinización** es la transferencia de los granos de polen de una antera a un estigma; la fertilización se produce cuando un espermatozoide y una célula huevo se unen para formar un cigoto diploide. Estos dos hechos están separados en espacio y tiempo.

La polinización no es exclusiva de las angiospermas. Las gimnospermas explicadas en el Capítulo 30 guardan también en los granos de polen a los gametofitos masculinos. Esta sección se centrará en la polinización y fertilización en plantas con flores, aunque la polinización y fertilización de las angiospermas son las que suponen un reto para los agricultores de frutas y plantas. Además, la polinización y la fertilización están consideradas como la clave del éxito evolutivo de las angiospermas.

¿Qué es lo más destacable en la polinización y la fertilización de las plantas con flores? ¿Por qué estas innovaciones han permitido a las angiospermas tener tanto éxito en cuanto a número de especies?

Polinización

Se llama **polinización cruzada** al desplazamiento del polen desde la antera de una flor hasta el estigma de otra flor distinta. La autopolinización, por el contrario, se produce cuando el polen cae desde una antera de una flor sobre el es-

CUADRO 40.2 Autopolinización, polinización cruzada y autoincompatibilidad

La autofertilización es posible incluso en individuos que tienen flores perfectas. No obstante, en muchos casos estas especies son **autoincompatibles,** ya que están dotadas de complejos mecanismos para evitar la autopolinización y forzar la polinización cruzada. En las coles salvajes y plantas domésticas de su misma familia la incompatibilidad propia viene dada por un grupo de genes llamados *S* (del inglés *self*).

El grupo *S* activa tres proteínas, llamadas SRK, SLG y SCR, cuya función es evitar la autopolinización. Se han llegado a identificar hasta 50 alelos diferentes del grupo *S* en una sola población, lo que convierte a este grupo de genes en uno de los más polimórficos de los presentes en las plantas. (Recuerda del Capítulo 13 que el polimorfismo se da cuando existe más de un alelo de un gen en particular). ¿Hay alguna relación entre el polimorfismo y la incompatibilidad propia?

Para poder responder a esta pregunta, los investigadores debían establecer cuál es la función exacta del grupo de genes *S*. Se demostró que la proteína SRK se encuentra en las membranas de las células que cubren la superficie del estigma y que la proteína SLG se halla en la pared celular de los estigmas. La SCR, sin embargo, se expresa en células diploides en las anteras. Las proteínas SRC se encuentra en la superficie del polen.

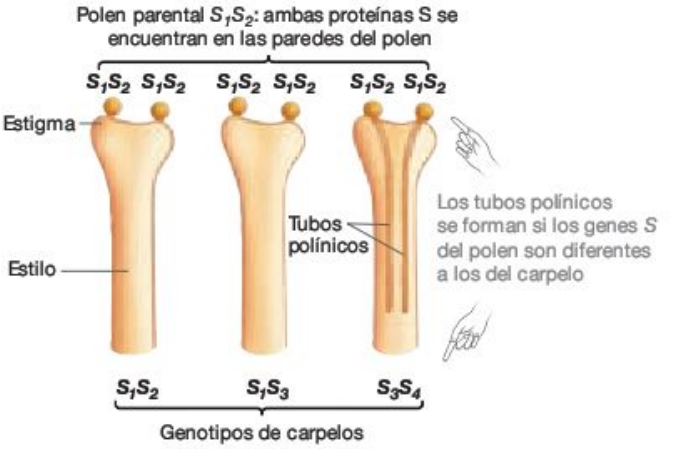


FIGURA 40.10 El grupo de genes *S* ayuda a la familia de la planta del repollo a evitar la autopolinización. Si un grano de polen transporta proteínas S codificadas con alelos *diferentes* a los encontrados en el estigma, podrá germinar. Si los alelos del grano de polen coinciden con los del estigma, se desencadenará una reacción que evitará la germinación.

Estas observaciones son coherentes con el modelo de incompatibilidad propia que se muestra en la **Figura 40.10.** La hipótesis principal es que, para ser compatibles, los dos alelos del padre han de ser diferentes a los dos alelos de la madre. Por ejemplo, supón que las proteínas SRK y SLG de un estigma vienen de los alelos S_1 y S_2. Si la proteína SCR es de los alelos S_3 y S_4, debe ser de un individuo diferente. En este caso, el tubo polínico (tubo que nace del grano de polen) debería ser capaz de crecer dentro del estigma. Los espermatozoides podrían desplazarse a lo largo del tubo y la fertilización podría tener lugar. Pero si la proteína SCR es de los alelos S_1 y S_2, se trataría de un grano de polen del mismo individuo. En este caso y según la teoría establecida, las proteínas SRK y SLG impedirían al tubo polínico crecer. Así, la autopolinización quedaría anulada. Los científicos están ahora centrados en saber cómo interaccionan las proteínas S del estigma y de los granos de polen.

tigma de ella misma. La autopolinización da lugar a la autofertilización. En el **Cuadro 40.2** se analizan algunos de los mecanismos moleculares que impiden la autofertilización en algunas especies.

La polinización cruzada puede lograrse de varias maneras: el polen puede llevarse de flor en flor por agentes abióticos como el viento o el agua o por intermediarios bióticos como insectos, aves o murciélagos. Los animales visitan las flores para comer granos de polen, néctar o ambos. Cuando un animal se alimenta en una flor, los granos de polen se adhieren a su cuerpo de forma intencionada. Cuando el mismo animal visita otra flor de la misma especie para alimentarse, algunos de estos granos se depositan en el estigma de la segunda flor. Es así como se produce la polinización cruzada.

En la mayoría de los casos, la polinización animal es un ejemplo de **mutualismo:** relación mutuamente beneficiosa entre dos especies. Los polinizadores por lo general se benefician al recibir alimentos; mientras que las plantas con flores consiguen la transferencia de gametofitos masculinos a otra flor para que la polinización se lleve a cabo.

¿Cuál es el significado adaptativo de la polinización?

En musgos, helechos y otros grupos que no tienen polen, los espermatozoides tienen flagelos y nadan hasta la célula huevo a través de gotitas de agua. En las coníferas y en la mayoría de las demás gimnospermas, el polen se transmite de machos a hembras por el viento. En algunos de los otros grupos que producen polen, como las cícadas, las gnetofitas y las angiospermas, muchas especies se polinizan mediante la ayuda animal, en particular de los insectos.

Cuando estudiamos estas observaciones en un contexto evolutivo, aparecen varias pautas importantes. Recordarás del Capítulo 30 que los científicos han comparado las secuencias de DNA de varios genes que se encuentran en todas las plantas y han usado las similitudes y diferencias para averiguar qué grupos de plantas están más relacionados y cuáles son más diferentes entre sí. El árbol filogenético más reciente derivado de este tipo de análisis se muestra en la **Figura 40.11.** Observa cómo los musgos y otras especies que no forman polen son los grupos más basales del árbol y aparecen también en el primer lugar del registro fósil. Las coníferas y otros grupos que son es-

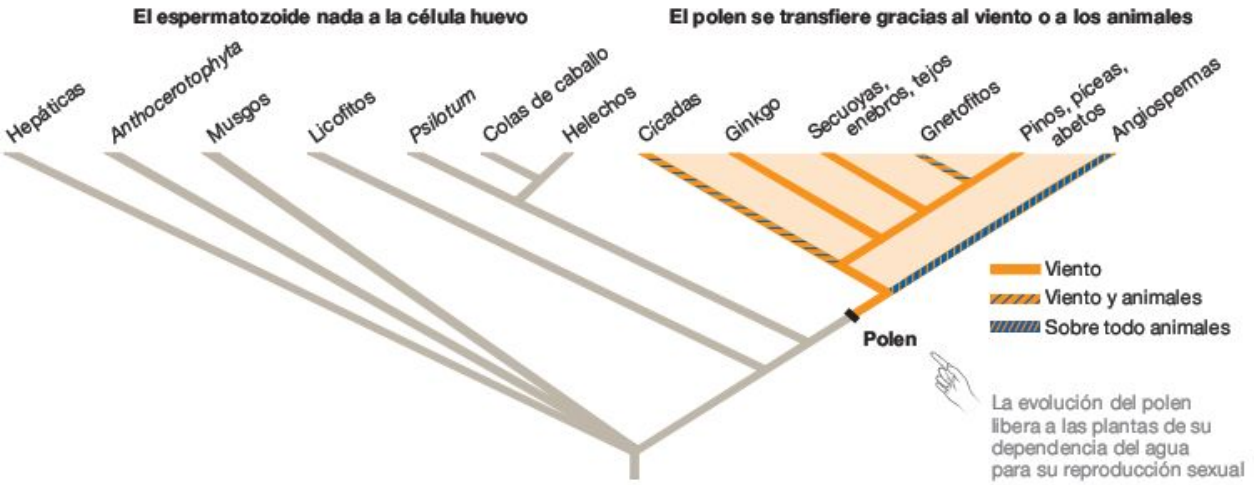


FIGURA 40.11 El polen es una innovación relativamente reciente en la evolución de las plantas terrestres. Relaciones evolutivas entre los grupos de plantas principales. Los descendientes de los primeros grupos que evolucionaron no tienen polen, y sus espermatozoides nadan hasta las células huevo. Los grupos que evolucionaron más tarde poseen polen que se transfiere a las estructuras reproductivas femeninas por la acción del viento o de los animales.

tricta o principalmente polinizadas por el viento evolucionaron más tarde, pero antes que las angiospermas.

La primera característica importante que hay que destacar es que el grupo más joven, el que ha evolucionado más recientemente, no necesita agua para reproducirse sexualmente. Como resultado, la evolución de su polen ha permitido a estas especies ser mucho menos dependientes de los hábitats húmedos. La evolución del polen, junto a la de la semilla, que se detallará en la Sección 40.4, ha allanado el camino para la colonización de los entornos más secos.

La segunda característica destacable es que la polinización se volvió mucho más precisa cuando las plantas se valieron de los animales como agentes polinizadores. Los granos de polen que viajan por el aire tienen una probabilidad muy baja de aterrizar con éxito sobre el estigma de una flor, justo al contrario de lo que ocurre con los granos de polen que transportan los insectos. En efecto, las plantas «pagan» con néctar y polen a los insectos por trabajar para ellas. El viento es libre, pero los insectos son más precisos. La polinización mediante insectos es una adaptación importante porque hace que la reproducción sexual sea mucho más eficiente.

¿Favorece la polinización por animales la aparición de nuevas especies? Recientemente, los biólogos han comenzado a estudiar otra de las consecuencias de la polinización por insectos u otros animales: la evolución de nuevas especies. Además de favorecer a las plantas existentes, ¿hace este tipo de polinización más probable el desarrollo de nuevas especies?

Un ejemplo de cómo la polinización por insectos podría conducir a la evolución de nuevas especies puede verse en la **Figura 40.12.** Un biólogo ha constatado que en una especie montañosa llamada *alpine skypilot* existen dos poblaciones diferentes con flores distintas. Las plantas de *alpine skypilots* que crecen en hábitats forestales tienen flores pequeñas, tallos cortos y un aroma desagradable. Las que crecen en la tundra, por encima de hábitats forestales, poseen flores grandes, con tallos largos y olor dulce. Estas diferencias son interesantes, porque las especies de insectos que polinizan las dos poblaciones son distintas.

FIGURA 40.12 La interacción entre las angiospermas y los polinizadores puede conducir a la aparición de nuevas especies. Las flores de *Polemonium viscosum* de los hábitats forestales y de la tundra tienen características muy diferentes. Como las flores atraen a polinizadores diferentes en cada hábitat, el cruce de razas es muy difícil y las dos poblaciones variarán hasta convertirse en especies diferentes.

La variedad forestal es polinizada por moscas pequeñas, mientras que son los abejorros grandes los que polinizan la variedad de la tundra. Ciertos experimentos en estas poblaciones han demostrado que los abejorros prefieren polinizar flores grandes. Así, debido a que las moscas y los abejorros tienen preferencias de polinización diferentes, las dos razas de *skypilots* están desarrollando características distintas. Es previsible que finalmente se conviertan en especies diferentes.

La conclusión es que los cambios evolutivos en el tamaño o en los métodos de búsqueda de comida de un polinizador afectarán a la población de las plantas angiospermas a las que poliniza. Al contrario, los cambios en el tamaño y forma de la flor afectan a la población de los insectos polinizadores. Dado que las mutaciones introducen variaciones de rasgos continuamente, las especies de insectos y angiospermas cambian, divergen y forman nuevas especies. Por eso, no es sorprendente que tanto los insectos como las angiospermas sean grupos con una gran variedad de especies.

Es evidente que la polinización es un elemento crucial en la innovación y evolución de las plantas. Ahora vayamos a la mecánica. ¿Qué ocurre una vez que el grano de polen se deposita en el estigma?

Fertilización

Después de aterrizar en el estigma de una flor madura de la misma especie, el grano de polen absorbe el agua y germina. La **germinación** es una reanudación del crecimiento. El gametofito masculino produce un largo filamento llamado **tubo polínico,** que crece a lo largo del estilo (**Figura 40.13**). Este crecimiento se debe a la acción de agentes químicos liberados por las células **sinérgidas:** células del gametofito femenino que se encuentran cerca de la célula huevo. En las especies que se ilustran aquí, la célula generativa viaja a lo largo del tubo y se divide para formar dos espermatozoides. Cuando el tubo de polen llega al micróporo del óvulo, lo atraviesa y entra en el interior del gametofito femenino. Es aquí cuando se produce la fertilización.

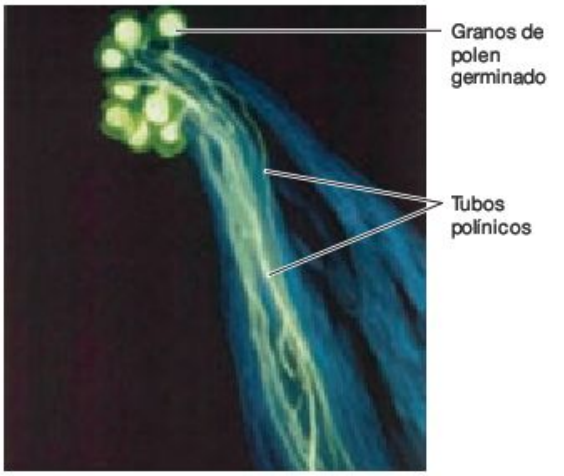


FIGURA 40.13 El tubo polínico crece hacia la célula huevo. El gametofito masculino germina en el estigma y crece hacia la célula huevo. El esperma formado al dividirse el núcleo polínico baja hacia el gametofito femenino.

Recuerda que la fecundación es la fusión del espermatozoide y la célula huevo para formar un cigoto diploide. En la mayoría del resto de grupos de plantas, la fertilización es sencilla: el espermatozoide y la célula huevo simplemente se combinan, y se forma un núcleo diploide. Sin embargo, en las angiospermas, ocurre un proceso inusual llamado **doble fertilización** (**Figura 40.14**). Uno de los núcleos espermáticos se une con el óvulo para formar el cigoto. El otro núcleo espermático se desplaza por el gametofito femenino hasta fusionarse con el núcleo polar de la célula central. En la mayoría de los casos, hay dos núcleos polares y se forma una gran célula triploide ($3n$). Si entiendes la doble fertilización, debe-

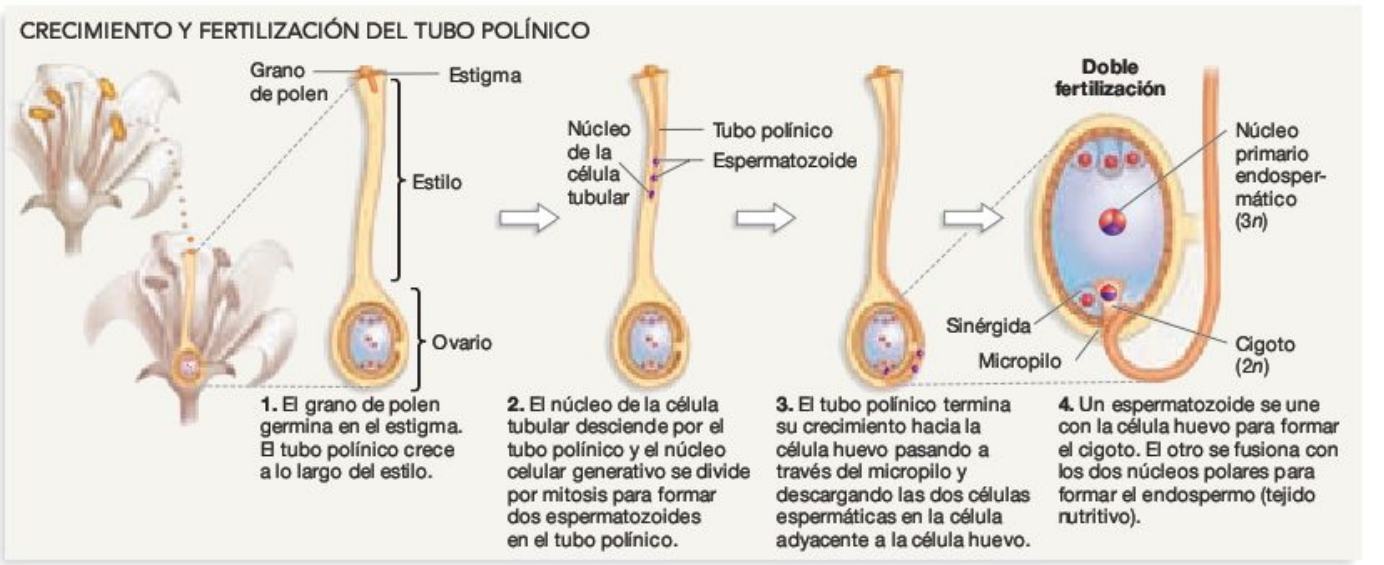


FIGURA 40.14 La doble fertilización produce un cigoto y un núcleo endospermático. Cuando el tubo polínico alcanza el gametofito femenino, un núcleo espermático fertiliza a la célula huevo mientras que el otro se fusiona con el núcleo polar.

rías ser capaz de dibujar un gametofito femenino justo después de la fertilización e identificar qué células son haploides, diploides y triploides.

La célula triploide resultante de esta segunda fertilización se denomina núcleo primario del endospermo. Este se ve sometido a una serie de divisiones mitóticas que producen un tejido llamado **endospermo** («dentro-semillas»). En la mayoría de las especies, el endospermo es triploide y su función es la de almacenar nutrientes. Las células del endospermo se cargan con almidón, fécula o aceites (lípidos), además de con proteínas y otros nutrientes que necesitará el embrión una vez que germine. Pero antes de la germinación, las semillas deben desarrollarse y dispersarse.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los granos de polen son transportados de una planta a otra mediante viento, agua o acción animal.
- Cuando un grano de polen se posa sobre un estigma, germina. Se forma un tubo polínico que crece hasta alcanzar el óvulo.
- Las células espermáticas producidas por el gametofito masculino fertilizan la célula huevo y el núcleo polar, formando un cigoto diploide y en la mayoría de los casos un endospermo triploide.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué los insectos visitan las flores y cómo transportan el polen hasta los estigmas de otras flores.
2) Hacer un diagrama que muestre cómo crece el tubo polínico a lo largo del estilo y cómo se produce la doble fertilización. Asegúrate de señalar la ploidía de las estructuras que dibujes.
3) Describir la función de las células producidas por la doble fertilización.

40.4 La semilla

La fertilización provoca el desarrollo de una esporofita joven. En las angiospermas, la primera etapa de la vida de la esporofita es la maduración de la semilla. Al madurar esta, el embrión y el endospermo se desarrollan en el interior del óvulo, y se ven envueltos por una capa llamada **cubierta seminal.** Al mismo tiempo, el ovario que rodea al óvulo se convierte en fruto, que encierra y ayuda a proteger a la semilla (o las semillas, si dentro de un solo ovario hay muchos óvulos). Además de dar protección, a veces los frutos ayudan también en la dispersión de las semillas fuera de la planta madre.

La semilla madura se compone de un embrión, una reserva alimenticia (que proviene del endospermo) y una cubierta seminal. Junto con el polen, la evolución de esta estructura fue crucial para la diversificación de las plantas terrestres. Dado que las semillas contienen nutrientes, permiten a los embriones colonizar hábitats secos con más éxito que aquellos embriones procedentes de esporas, que son células simples. Como la planta nace de la semilla, puede subsistir, alimentándose de nutrientes almacenados hasta que esté lo suficientemente preparada para absorber el agua de la tierra y alimentarse a través de la fotosíntesis. Vamos a analizar las etapas de una semilla, comenzando con un examen más detallado de cómo se desarrolla el embrión.

Embriogénesis

Como recordarás del Capítulo 23, la **embriogénesis** es el proœso por el cual un cigoto unicelular se convierte en un embrión multicelular. Cuando el cigoto de una angiosperma se divide, se producen las dos células hijas que se pueden ver en el paso 1 de la **Figura 40.15.** La célula hija inferior, llamada célula basal, se divide sucesivamente hasta formar un conjunto de células. Este grupo de células se llama suspensor y sirve como ruta para la transferencia de nutrientes desde la planta madre al embrión en desarrollo. A partir de la célula

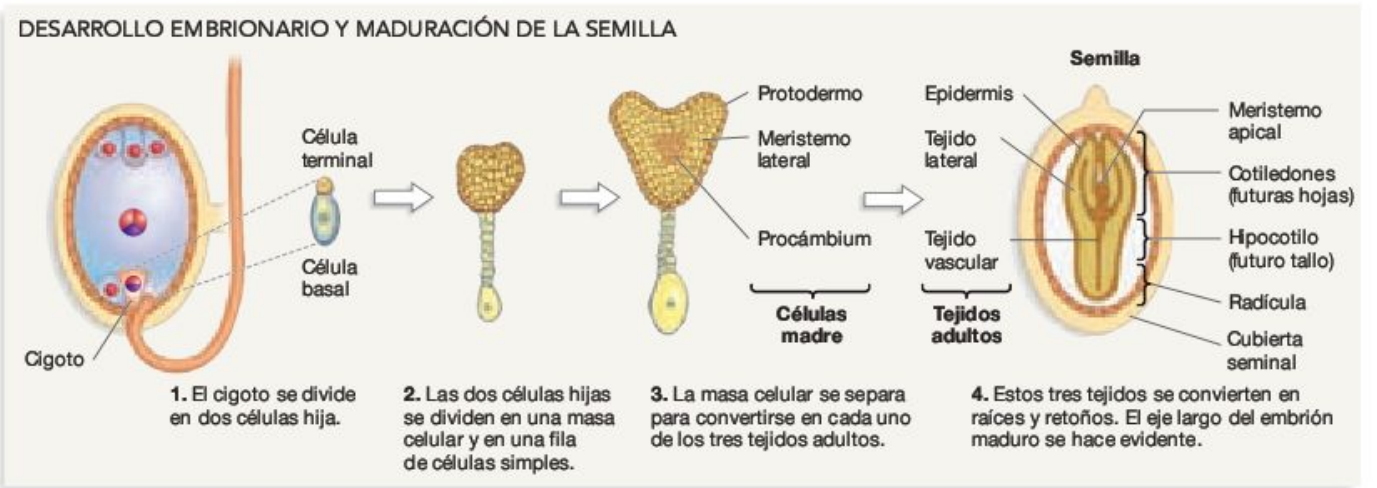


FIGURA 40.15 Tejidos embrionarios y desarrollo de las partes de la semilla. Del embrión del interior de la semilla se desarrollan las primeras raíces, los retoños y las hojas, o cotiledones. En la epidermis, las paredes y los tejidos vasculares, se distinguen varias capas.

hija superior, o célula terminal, se desarrollan casi todas las células del embrión.

Cuando la célula terminal y sus hijas se dividen, se forma la masa de células que se ve en el paso 2 de la Figura 40.15. Como se aprecia en el paso 3 de la figura, estas células se separan entonces en tres grupos, cada uno conforme a uno de los tres tipos de tejidos adultos introducidos en el Capítulo 36. A partir de la capa exterior de las células embrionarias, llamada **protodermo,** se formará el tejido cutáneo adulto, o epidermis. Los **meristemas laterales** (en el interior del protodermo) darán lugar a los tejidos de las raíces. El **procámbium** es un grupo de células situado en el núcleo del embrión que se convertirá en el tejido vascular. Si entiendes este paso crítico del desarrollo embrionario, deberías ser capaz de explicar la relación entre los grupos de células señalados en el paso 3 de la Figura 40.15 y los tejidos señalados en el paso 4.

Como el embrión sigue desarrollándose, del eje mayor de la planta comienzan a surgir y a tomar forma varias estructuras importantes (Figura 40.15, paso 4). Destacan los **cotiledones,** o las semillas de las hojas. Como recordarás del Capítulo 30, uno de los grupos destacados de las angiospermas se llama monocotiledóneas, que tienen un solo cotiledón, mientras que las dicotiledóneas tienen dos. En la mayoría de estas últimas, los cotiledones toman los nutrientes del endosperma y lo almacenan. En estas especies, no hay endosperma cuando la semilla madura, a cambio, los cotiledones actúan como almacén de nutrientes. Otra de las estructuras a destacar es el **hipocotilo** («bajo-cotiledón»), o semilla del tallo, que es el tallo embrionario. El hipocotilo termina en la **radícula,** o raíz embrionaria. Algunos embriones también tienen un **epicotilo** («encima-cotiledón»), que es una parte del tallo embrionario que se extiende por encima de los cotiledones. En la **Figura 40.16** se compara la estructura de las semillas de los frijoles y del maíz, que son estructuras típicamente dicotiledóneas y monocotiledóneas, respectivamente.

Cuando una semilla madura, los tres tejidos principales están claramente diferenciados en el embrión. Ya se han formado los sistemas de raíces y tallos, junto con las primeras hojas. Cuando esto ocurre, los tejidos seminales se secan y el embrión deja de crecer.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Reproduction in Flowering Plants

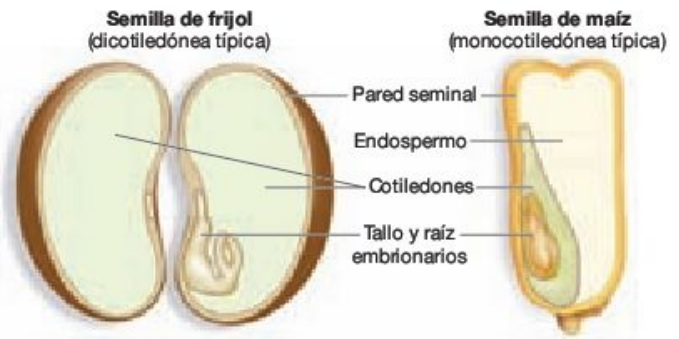


FIGURA 40.16 Las semillas contienen un embrión y una reserva alimenticia rodeados de una capa rígida. En los frijoles (izquierda), los nutrientes del endospermo son absorbidos por los cotiledones y almacenados. En el maíz (derecha), el endospermo permanece intacto.

El papel que desempeña el secado en la maduración de las semillas

Las semillas de muchas especies se secan a medida que maduran. El agua forma parte de hasta el 90 por ciento de las células de una planta normal, pero las semillas secas solo contienen entre un 5 y un 20 por ciento de agua. Esta pérdida de agua se interpreta como una adaptación que impide la germinación de las semillas cerca de la planta madre, donde debería competir con ella por la luz, el agua y los nutrientes. Además, el hecho de que las semillas se sequen asegura que, una vez que se han dispersado, no germinen hasta que no haya agua disponible en el medio ambiente, ya que la disponibilidad de agua es crucial para la supervivencia de plántulas germinadas. Las semillas secas son también menos susceptibles a la congelación que las semillas húmedas, y son más ligeras y fáciles de transportar.

Sin embargo, el estado seco de las semillas plantea una cuestión importante: ¿cómo sobreviven las membranas plasmáticas y las proteínas del embrión y el endospermo? Cuando los científicos reducen la cantidad de agua en membranas plasmáticas y proteínas aisladas hasta los niveles observados en los ambientes extremadamente secos, algunas de estas se desintegran. Evidentemente, algo pasa a nivel molecular para que las semillas mantengan estos componentes intactos.

Los científicos han establecido que uno de los factores que ayudan a que esto suceda son los azúcares. A medida que el agua sale de la semilla durante el secado, los azúcares actúan como su sustituto, manteniendo íntegras las membranas plasmáticas y las proteínas. Si el secado es extremo, los azúcares forman un líquido viscoso que contiene poco o nada de agua. Las sustancias de este tipo se consideran vitrificadas, o cristalinas (solución líquida con la viscosidad de un sólido). Los biólogos han determinado que este estado vidrioso y azucarado ayuda a mantener la integridad de las membranas y proteínas en situaciones extremadamente secas (el **Cuadro 40.3** detalla algunas de las implicaciones prácticas de este hecho). Los investigadores han demostrado también que, cuando las semillas absorben agua, el líquido vidrioso azucarado se disuelve y empieza la germinación.

Pero el secado es solo una parte del proceso de maduración de las semillas. Igualmente importante es el desarrollo de los tejidos circundantes de la semilla misma. En muchos casos, estos tejidos son necesarios para que las semillas puedan dispersarse lejos de la planta madre.

Desarrollo del fruto y dispersión de la semilla

En las angiospermas, la fertilización no solo inicia el desarrollo de la semilla y el embrión, sino también el desarrollo del fruto. Los frutos se dividen en varios tipos (**Figura 40.17**). Los **frutos simples** como el albaricoque se desarrollan a partir de una sola flor que contiene un único carpelo o varios carpelos que se funden juntos. Los **frutos agregados,** como la frambuesa también se desarrollan a partir de una sola flor, pero una que contiene muchos carpelos separados. Los **frutos múltiples,** como las piñas se desarrollan a partir de muchas flores y, por tanto, muchos carpelos.

Cuando una fruta madura, las paredes del ovario se compactan para formar una estructura llamada pericarpio (**Fi-**

FIGURA 40.17 Los tres grupos principales de frutos. La forma de un fruto depende del número de óvulos que haya en cada carpelo y de si los ovarios se fusionan durante la maduración del fruto.

PREGUNTA Cuando los frutos maduran, su color cambia con el fin de hacerse más apetecibles para los animales. Establece una hipótesis que explique por qué el cambio de color puede afectar al estado físico del fruto. Haz un experimento que pruebe tu hipótesis.

gura 40.18). El **pericarpio** es la parte de la fruta que rodea y protege las semillas o semillas. Los frutos pueden secarse cuando están maduros, como los frutos secos, o carnosos, como los tomates o las cerezas.

Los frutos tienen dos funciones: proteger a las semillas del daño físico y los depredadores de semillas, y ayudar a la dispersión de las semillas (véase Figura 30.20). La dispersión es importante para la salud de la esporofita joven. Este hecho es especialmente importante en las especies de larga vida, en las que las descendientes pueden competir con la planta madre por la luz, el agua y los nutrientes. Aunque a veces los frutos se abren y las semillas se liberan dispersándose directamente, lo normal es que las semillas se dispersen hasta nuevos lugares mientras se encuentran encerradas todavía en el fruto.

Los frutos secos se dispersan por la acción del viento, de los animales, o por acciones mecánicas (simplemente, el fruto cae al

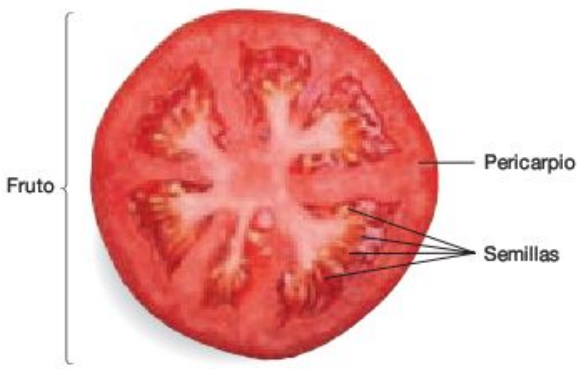


FIGURA 40.18 Cuando el fruto madura, las paredes del ovario se convierten en un pericarpio que rodea a la semilla o semillas. Un fruto consiste en un pericarpio que rodea a la semilla o semillas.

CUADRO 40.3 Ciencia pura y aplicada

A veces se establece una clara distinción entre investigación pura e investigación aplicada. Una característica importante de la ciencia pura es que esta está inspirada únicamente por la curiosidad acerca de cómo funciona el mundo natural, sin tener en cuenta la amortización comercial. La ciencia aplicada se describe como la investigación que se centra en la solución de un problema específico de los negocios, la tecnología, la agricultura o la medicina.

El descubrimiento de que los azúcares pueden entrar en un estado vítreo como ocurre en las semillas secas demuestra lo difusa que puede ser la línea entre la investigación pura y la aplicada. El apoyo financiero inicial para la investigación sobre las semillas secas se centró en un argumento práctico: si los biólogos descubren por qué hay determinadas semillas que tienen una vida útil larga, este conocimiento tendrá un beneficio práctico comercial para los productores que quieren conservar ciertas semillas durante periodos largos de tiempo. Sin embargo, los experimentos que se hicieron sobre semillas secas se llevaron a cabo en plena naturaleza. Los investigadores simplemente querían saber cómo las moléculas que normalmente se hallan en soluciones acuosas mantienen su integridad estructural cuando el agua se elimina. Al margen de estos investigadores, otros biólogos descubrieron que la formación de azúcares vidriosos ayuda también a ciertos insectos a soportar temperaturas muy frías.

El giro de la historia es que el descubrimiento de los azúcares vidriosos tiene aplicaciones prácticas importantes que son completamente diferentes a las previstas inicialmente. Ya que las proteínas pueden conservarse en un estado extremadamente seco al encerrarse en azúcares, es posible preservar ciertos medicamentos, vacunas y suplementos alimenticios sin refrigeración.

Una de las primeras aplicaciones de este descubrimiento fue proteger la insulina fabricada para personas con diabetes. En lugar de inyectarse la insulina en su torrente sanguíneo, algunos diabéticos pueden ahora tomar medicina como un medicamento inhalado. Una vez que las moléculas de insulina recubiertas de azúcar alcanzan la superficie húmeda de las células pulmonares, los azúcares se disuelven y la insulina pasa rápidamente al torrente sanguíneo.

¿Cuál es la moraleja de esta historia? Por un lado, son pocos los programas de investigación que se pueden considerar auténticas investigaciones puras o aplicadas. Es más, la ciencia ha demostrado que es prácticamente imposible predecir las implicaciones prácticas de una investigación.

suelo). Los frutos que se dispersan mediante la acción del viento suelen estar dotados de estructuras para facilitar su arrastre y llegar más lejos. Los frutos de los dientes de león y los arces son claros ejemplos de frutos que se dispersan por el viento. Hay frutos secos que tienen pelos o ganchos que se adhieren a los animales, mientras que otros son dispersados por depredadores de semillas. Además, hay un tipo de frutos secos que se dispersan propulsados por la misma planta. El árbol molinillo, por ejemplo, produce una vaina que se contrae al secarse. Finalmente, la vaina se divide violentamente, lanzando sus semillas en todas direcciones. El fruto estalla con tanta fuerza que también se llama a la planta árbol de la dinamita. El sonido de la ruptura de la vaina se asemeja al del disparo de una pistola, y las semillas llegan a más de 40 m de la planta madre. Del mismo modo, el muérdago enano se llena de azúcares al madurar. Con una cantidad suficiente de agua y mediante ósmosis hace explotar el fruto, y se dispersa la semilla hasta los 5 m.

Los animales son los agentes de dispersión más comunes para los frutos carnosos. En la dispersión animal de frutos, la pared seminal tiene que ser lo suficientemente dura como para resistir la fuerza mecánica y las condiciones químicas de la boca y el aparato digestivo del animal, de modo que la semilla llegue ilesa hasta las heces. En casos como este, la dispersión de semillas es un ejemplo de mutualismo. La planta proporciona un fruto rico en azúcares y otros nutrientes y, a cambio, el animal lleva dicho fruto a una nueva ubicación y excreta la semilla junto con un suministro de fertilizantes.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Fruit Structure and Development

Latencia de semillas

Una vez que se han dispersado a partir de la planta madre, las semillas pueden no germinar durante un periodo de tiempo. Este hecho se conoce como **latencia.** La latencia es por lo general una característica de las semillas de las especies que habitan en ambientes estacionales, donde las condiciones pueden ser demasiado frías o secas para que las plantas de semillas puedan prosperar durante periodos largos de tiempo. Basándonos en esta observación, la latencia se interpreta como una adaptación que permite a las semillas permanecer en buen estado hasta que mejoren las condiciones. En contraste, la latencia es rara o inexistente en las semillas producidas por plantas que habitan en los bosques húmedos tropicales u otras áreas donde las condiciones son adecuadas para la germinación durante todo el año.

Consideremos dos preguntas sobre la latencia: ¿qué mecanismos moleculares son los responsables de la situación? ¿Cómo finaliza la latencia para que comience la germinación?

¿Qué papel desempeña ABA en la latencia? En el Capítulo 39 se introdujo la hormona de ácido abscísico (ABA) y se describió su papel en la prevención de la germinación. En algunas especies, las semillas que entran en latencia tienen una concentración muy alta de esta hormona. Las de las plantas del desierto, por ejemplo, tienen altas concentraciones de ABA en sus cubiertas seminales. Cuando estas semillas se ven sometidas a grandes cantidades de agua durante la temporada de lluvias u otras ocasiones excepcionales, la hormona desaparece literalmente de los tejidos más externos de la semilla. Una vez que la concentración de ABA se reduce, comienza la germinación.

Sin embargo, no hay una relación directa entre la concentración de ABA y el grado de latencia de la semilla. En los guisantes y en muchas otras especies, las semillas contienen niveles altos de ABA y, sin embargo, no se mantienen latentes. En *Arabidopsis,* las concentraciones de ABA se incrementan a medida que la semilla madura y parecen imponer la latencia. Sin embargo, los niveles de ABA disminuyen repentinamente, por lo que las semillas latentes maduras contienen solo pequeñas cantidades de la hormona.

Basándose en observaciones como estas, los investigadores han llegado a la conclusión de que no hay un solo mecanismo universal para iniciar y mantener la latencia. En algunos casos, la variación en los niveles de ABA o de giberelina provoca la apertura de la semilla o la permanencia en el estado latente. En otros casos, lo realmente importante son los cambios en la sensibilidad al ABA, en lugar de la cantidad presente de la hormona. Es probable también que queden por descubrir nuevos mecanismos para mantener la latencia en una semilla.

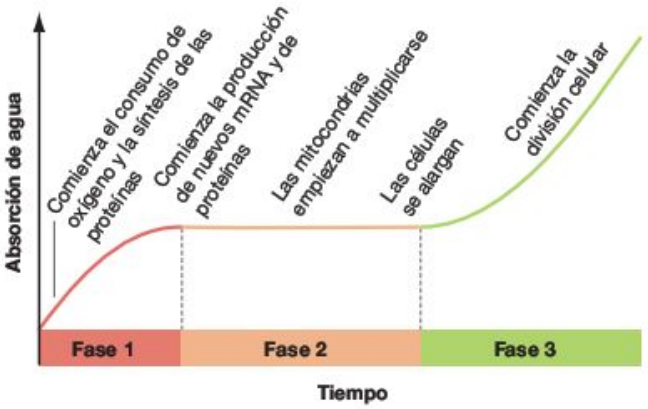


FIGURA 40.19 El comienzo de la germinación tiene tres fases distintas. El gráfico representa la tasa de absorción de agua cuando una semilla típica germina. (El gráfico es conceptual, lo que significa que representa un modelo general a partir de los datos obtenidos de muchas especies, por lo que los ejes no tienen unidades).

¿Cómo se rompe la latencia? La cáscara de algunas semillas es lo suficientemente dura como para evitar que el agua y el oxígeno lleguen físicamente hasta el embrión. Para que se produzca la germinación, la capa seminal debe romperse o **escarificarse.** Las semillas de cultivos que requieren escarificación se colocan entre tambores rotatorios con pedazos de papel de lija. La abrasión de la lija escarifica las semillas. En la naturaleza, las capas seminales pueden verse afectadas por un incendio, por el paso de las semillas a través de un tubo digestivo del animal, o por la abrasión del viento o el agua al ser arrastradas por el suelo. El principio básico es que la capa seminal debe romperse para que el agua entre en la semilla.

Hay otros tipos de semillas que deben experimentar condiciones medioambientales particulares además de la exposición al agua. Las especies nativas de las latitudes más septentrionales o de hábitats alpinos tienen que soportar condiciones duras de frío y humedad antes de germinar. Nadie sabe cómo estas semillas perciben el frío o cualquier mecanismo molecular implicado en la ruptura de la latencia cuando los periodos de frío y humedad terminan.

Dado que las semillas pequeñas tienen pocas reservas de nutrientes en sus cotiledones o endospermo, muchas especies de semilla pequeña necesitan germinar lo más cerca posible de la superficie del suelo, de modo que quedan así expuestas a la luz y se alimentan a través de la fotosíntesis. Como se indicó en el Capítulo 39, las semillas de lechuga y otras semillas pequeñas tienen que ser expuestas a luz roja para salir de la latencia y germinar. La luz roja es una señal del medio ambiente muy importante, ya que son las longitudes de onda de la porción roja del espectro de luz las que ayudan a la fotosíntesis. La luz roja y la luz azul indican que la luz del sol es abundante.

Por último, muchas de las semillas producidas por las especies nativas de hábitats en los que los incendios son frecuentes, como el chaparral de California o el fynbos de Sudáfrica, presentan un requisito químico inusual para romper la latencia. Estas semillas deben ser expuestas al fuego o al humo antes de germinar. De hecho, el llamado «humo líquido» las induce a la germinación de la misma manera que el humo real. Una vez más, es lógico que en este hábitat las semillas germinen después de que los incendios hayan eliminado la vegetación, los viejos árboles existentes y los arbustos.

La conclusión es que la latencia puede romperse como respuesta a multitud de factores externos. En general, la causa que provoca la germinación es una señal constatable de que las condiciones de crecimiento para la semilla son favorables para cada especie en su hábitat particular.

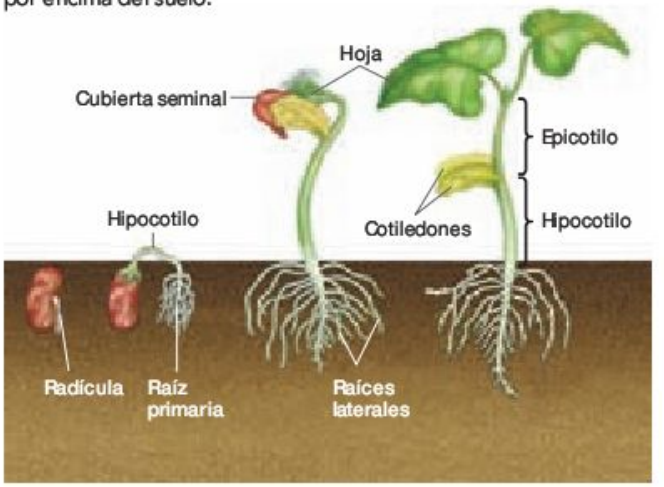
La germinación de las semillas

Incluso si se dan las señales ambientales específicas necesarias para romper la latencia, las semillas no germinan sin agua. La absorción de agua es el primer requisito de la germinación. Una vez que el tegumento permite la penetración del agua, el agua entra a presión, ya que la semilla está muy seca.

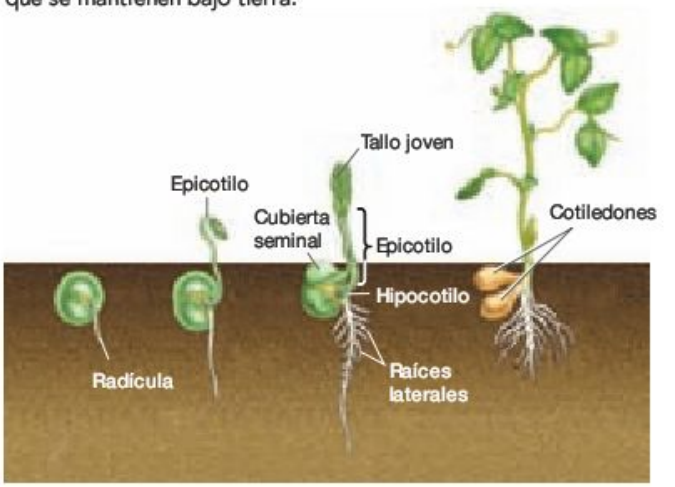
En la **Figura 40.19** se muestra la captación de agua de una semilla típica de las angiospermas. Lo más destacable es que la curva que describe la absorción de agua cuenta con tres fases distintas. La germinación comienza con un flujo de agua rápido. Esta afluencia se sigue de un largo periodo de tiempo en el que no se produce absorción de agua alguna. La fase 3 se caracteriza por la puesta en marcha de nuevo de la ingesta de agua, que aumenta constantemente.

Durante la primera fase de la absorción de agua, se incrementan, de manera importante, el consumo de oxígeno y la síntesis de proteínas en la semilla, pero no se detectan RNA mensajeros nuevos. Basándose en estas observaciones, los biólogos han llegado a la conclusión de que las primeras fases de la germinación están impulsadas por mRNA que se almacenan en las semillas antes de la maduración. En la segunda fase, cuando se detiene la absorción de agua, aparecen nuevas transcripciones de mRNA que se traducen en proteínas. Las mitocondrias empiezan también a multiplicarse. En efecto, las semillas absorben el agua suficiente como para hidratar sus proteínas y membranas actuales y, a continuación, empiezan a fabricar las proteínas y mitocondrias necesarias para apoyar el crecimiento. La absorción de agua se reanuda

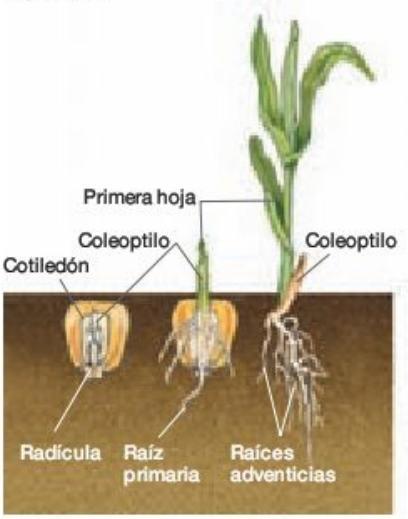
(a) Las judías son dicotiledóneas con cotiledones que emergen por encima del suelo.



(b) Los guisantes son dicotiledóneas con cotiledones que se mantienen bajo tierra.



(c) El maíz es una monocotiledónea con un cotiledón que permanece bajo tierra.



(d) La cebolla es una monocotiledónea con un cotiledón que emerge por encima del suelo.

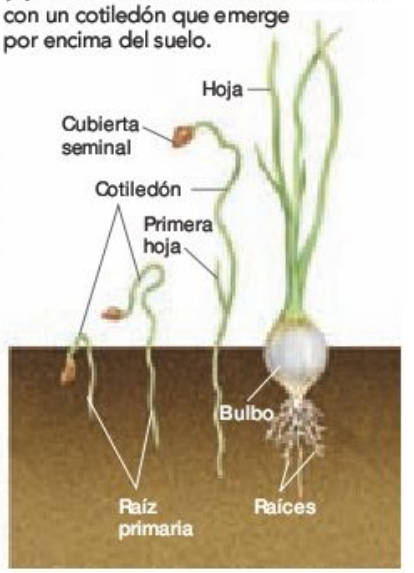


FIGURA 40.20 La secuencia de la germinación varía según la especie.

PREGUNTA ¿En cuál de estas cuatro especies hay fotosíntesis cotiledónea?

cuando el crecimiento comienza. La segunda fase de absorción del agua permite a las células desarrollarse con la suficiente turgencia como para crecer. Finalmente, el embrión rompe la cubierta seminal.

La **Figura 40.20** muestra lo que sucede cuando un embrión dicotiledóneo y otro monocotiledóneo emergen desde la semilla. El proceso comienza con la aparición de la radícula, que posteriormente se convierte en el sistema de raíces. En las dicotiledóneas, el sistema de tallos con sus cotiledones surge normalmente poco después de que la radícula aparezca. En el maíz, la radícula y el coleóptilo, que cubre los tallos jóvenes, surgen al mismo tiempo. Ten en cuenta que en las dicotiledóneas, el tallo emergente tiene forma de gancho. Al igual que el coleóptilo de las monocotiledóneas, esta característica tiene como objetivo proteger el meristema apical y evitar que se dañe cuando los tallos se abran paso en su camino ascendente a través de las partículas del suelo.

El próximo paso importante en la vida de la plántula se produce cuando los cotiledones o las primeras hojas producidas por el crecimiento de la semilla comienzan la fotosíntesis. Se dice que la plántula está establecida cuando no depende de las reservas alimenticias de su endospermo o sus cotiledones, sino que recibe todos los nutrientes de su propia fotosíntesis. Una vez que se cumple esto, la nueva generación está en marcha.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Muchas plantas se reproducen tanto asexual como sexualmente. La reproducción asexual, o clonación, se basa en la mitosis y su descendencia tiene una composición genética idéntica a la de los padres. La reproducción sexual se basa en la meiosis y su descendencia se diferencia genéticamente de los padres.

Las plantas están sometidas a la alternancia de generaciones, en la que una fase esporofita diploide se alterna con una fase gametofita haploide. Los esporofitos producen esporas por meiosis y los gametófitos producen gametos por mitosis.

El tamaño y la esperanza de vida del gametofito y la esporofita varían mucho entre los grupos de plantas. En la mayoría de los grupos basales de plantas terrestres, la vida del gametofito es mayor que la del esporofito, y las esporofitas dependen de las gametofitas para la nutrición. Ocurre lo contrario en las angiospermas, o plantas con flores, en las que las esporofitas son las que tienen la vida más larga y en las que tiene lugar la fotosíntesis.

Deberías ser capaz de dibujar un esquema general del ciclo de vida de una planta, señalar el esporofito, el gametofito, la espora, los gametos y el cigoto e indicar la ploidía de cada uno de ellos.

En las angiospermas, los gametofitos masculino y femenino son microscópicos y se producen dentro de las flores. Los gametofitos masculinos (granos de polen) son móviles. Los gametofitos femeninos están encapsulados en un ovario y se mantienen en la flor. Cuando los granos de polen aterrizan en una flor, liberan las células de esperma que fertilizan la célula huevo aportada por el gametofito femenino.

Las angiospermas inician la floración y la reproducción sexual en respuesta a señales externas del medio ambiente, y a señales internas basadas en la condición del individuo. Con frecuencia, estas señales son las que permiten a los individuos florecer solo cuando las condiciones ambientales son favorables.

Las flores están formadas por sépalos, pétalos, estambres y uno o más carpelos. La parte inferior del carpelo se llama ovario y contiene uno o muchos óvulos. En el óvulo, un megasporcito se somete a la meiosis, y produce una megaspora que se desarrolla en el gametofito femenino. Del mismo modo, en las anteras los microsporcitos de los estambres sufren meiosis. Las microsporas resultantes se convierten en gametofitos masculinos, que quedan encerrados en los granos de polen. La polinización se produce cuando los granos de polen son transportados al estigma del carpelo.

Si se le permite germinar en el estigma, el grano de polen se alarga formando un tubo polínico a lo largo del estilo. Se producen dos núcleos espermáticos por mitosis, y se lleva a cabo una doble fertilización: un espermatozoide se fusiona con el óvulo para formar un cigoto, mientras que el otro se fusiona con los núcleos polares del gametofito femenino. La fusión del esperma y los núcleos polares produce el endospermo, que es un tejido nutritivo que en la mayoría de las especies es triploide.

Deberías ser capaz de dibujar un esquema con todos los pasos de la formación de un gametofito masculino y femenino en las angiospermas. Modifica después el dibujo para mostrar lo que sucedería si tres de los cuatro productos meióticos *no* degeneraran en el megasporangio.

Las semillas contienen un embrión y una reserva alimenticia, rodeados por una capa. En las angiospermas, las paredes del ovario se convierten en un fruto que contiene la semilla o semillas.

El desarrollo del embrión de las angiospermas se inicia con la formación de tejido dérmico (epidermis), el tejido fundamental y el tejido vascular. A continuación se desarrollan la radícula, el hipocotilo y los cotiledones. Al desarrollarse el embrión, las células endospermáticas se dividen para formar un tejido de células rico en nutrientes. Además, las células externas al óvulo forman una capa protectora, y el ovario se convierte en fruto. En muchos casos, el fruto maduro contiene estructuras que ayudan a la dispersión de la semilla madura mediante viento, agua, propulsión o la acción de los animales.

Muchas semillas no germinan de inmediato, sino que experimentan un periodo de latencia. En algunas especies, la latencia se inicia o se mantiene por la hormona ABA. Una variedad de condiciones, que van desde la escarificación hasta la exposición a luz roja, puede romper esta latencia. En muchos casos, el evento que desencadena la germinación se asegura de que cuando la semilla germine las condiciones medioambientales sean favorables. La germinación comienza cuando la semilla toma agua y se traducen los mRNA presentes en la semilla. La germinación termina cuando la radícula rompe el tegumento y comienza a penetrar en el suelo.

Deberías ser capaz de explicar (1) la relación entre los productos resultantes de la doble fertilización y las estructuras interiores de una semilla madura, y (2) las relaciones entre carpelos, ovarios, óvulos, frutas y semillas.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Reproduction in Flowering Plants; Fruit Structure and Development

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál es la principal tendencia evolutiva en los ciclos de vida de las plantas terrestres?
   a. En lugar de ser aproximadamente del mismo tamaño y forma, gametofitas y esporofitas empezaron a ser diferentes.
   b. Las esporofitas se hicieron más grandes y con una vida más larga, mientras que las gametofitas se redujeron drásticamente.
   c. En los linajes que se desarrollaron más recientemente, como es el caso de las angiospermas, ya no se producen esporas.
   d. Las esporofitas empezaron a depender de las gametofitas a la hora de cubrir sus necesidades nutricionales.

2. ¿Qué ocurre cuando se produce la doble fertilización?
   a. Se forman dos cigotos, pero solo uno sobrevive.
   b. Dos células espermáticas fertilizan a la célula huevo, formando un cigoto triploide.
   c. Un espermatozoide fertiliza a la célula huevo, mientras que otro se fusiona con los núcleos polares.
   d. Un espermatozoide fertiliza a la célula huevo, mientras que otros dos espermatozoides se fusionan con un núcleo polar.
3. ¿Qué es un fruto?
   a. Una estructura formada por la pared del ovario que contiene una semilla o varias semillas.
   b. Una estructura que consta de un embrión y una reserva alimenticia, y que está rodeada por una capa dura.
   c. Un gametofito femenino.
   d. Un gametofito masculino.
4. ¿Cuál de los siguientes acontecimientos es clave durante la embriogénesis?
   a. La pared seminal absorbe agua para que la germinación comience.
   b. El almidón se hidroliza, proporcionando azúcares que sirven de alimento en las primeras etapas de la germinación.
   c. El megasporcito se divide por mitosis, formando las células que se convertirán en el gametofito femenino.
   d. Se forman grupos de células que se convertirán en tejidos dérmicos, vasculares y fundamentales.
5. ¿Por qué se llama mutualismo a la interacción entre las angiospermas y los polinizadores?
   a. Porque se podrían formar nuevas especies si las flores mutaran y atrajeran otro tipo de polinizadores.
   b. Porque las flores pueden tener una serie de rasgos, como la forma de la corola, el color, el olor y la presencia de néctar, para atraer a un tipo específico de polinizadores.
   c. Porque la polinización mediante viento es mucho más sencilla, pero la polinización animal es mucho más precisa.
   d. Porque las angiospermas consiguen dispersar su polen, mientras que los polinizadores obtienen alimentos.
6. ¿Qué ocurre cuando hay polinización cruzada?
   a. La planta poliniza y fertiliza su propia descendencia.
   b. Las proteínas producidas por los alelos del grupo de genes *S* impiden que los granos de polen alcancen el estigma.
   c. Gametos que proceden de individuos diferentes se unen para formar un cigoto.
   d. Gametos del mismo individuo se fusionan.

Respuestas: 1. b; 2. c; 3. a; 4. d; 5. d; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Enumera tres mecanismos de reproducción asexual en las plantas. Para maximizar el éxito reproductivo, ¿cuál es la ventaja de la reproducción sexual? ¿Cuál es la desventaja?
2. En el ciclo de vida de las angiospermas, ¿qué células se someten a meiosis? ¿Qué células son esporas? ¿Qué estructuras son gametofitos?
3. Dibuja una flor. Indica la función de cada una de las partes durante la reproducción. Detalla mediante diagramas las estructuras que producen los gametofitos masculino y femenino. Dibuja a continuación flores que sean polinizadas por viento, colibríes y abejorros. ¿En qué se diferencia cada una de estas flores del esquema general? ¿Por qué?
4. ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de la autofertilización frente a la fertilización cruzada?
5. Explica la diferencia entre un carpelo, un ovario y un óvulo. Asegúrate de explicar la relación física entre ellos (quién encierra a quién) e indica quiénes son los responsables de producir el gametofito femenino y el pericarpio del fruto. Estas estructuras ¿forman parte de un gametofito, una esporofita o de una combinación de los dos?
6. Haz un esquema detallado de una semilla de frijol y otra de maíz. ¿Cuál es la relación entre el endospermo del maíz y los cotiledones de los frijoles? Desarrolla una hipótesis que explique cómo se rompe la pared seminal de estas especies para que comience la germinación.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Imagina que se descubre una especie nueva de angiospermas. Esta crece en una isla cercana al ecuador. La isla tiene un clima seco durante diez meses al año y dos meses de lluvia abundante. Intenta predecir cuáles serán las señales externas de activación para la floración y la germinación. Diseña un experimento para probar tus hipótesis.
2. Algunas plantas con flores engañan a sus polinizadores, ya que no ofrecen alimentos como recompensa. Asimismo, algunos polinizadores engañan a las flores recogiendo su néctar pero no su polen. (En algunos casos, rompen a mordiscos los pétalos que cubren el néctar). Especula sobre los tipos de mutaciones que podrían modificar el comportamiento de insectos y/o la estructura de las plantas para evitar el engaño y hacer cumplir el mutualismo.
3. Normalmente, los polinizadores depositan el polen de más de una flor sobre el estigma. Cuando lo hacen, los granos de polen de individuos masculinos diferentes compiten por fertilizar el óvulo. Haz un experimento que pruebe la hipótesis de que (a) los granos de polen producen una toxina que retarda el crecimiento de tubos polínicos de otras flores, y (b) los tubos polínicos crecen más rápido cuando lo hacen en presencia de polen de otras flores.
4. Considera los siguientes frutos: una bellota, una cereza, un cardo y una semilla de algodón. Basándote en su estructura, explica cómo se dispersan estas semillas. ¿Cómo comprobarías que estás en lo cierto? Establece una hipótesis que estime la distancia media que se aleja cada semilla de la planta madre al dispersarse.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Forma y función de los animales

41

Los oryx están adaptados a la vida en el desierto. Tienen una capacidad excepcional para soportar el calor, y obtienen toda el agua que consumen.

CONCEPTOS CLAVE

- Los biólogos analizan la forma y función de los animales en diferentes niveles: moléculas, células, tejidos, órganos y sistemas.
- El tamaño del cuerpo tiene gran influencia en el funcionamiento de los animales. Por ejemplo, debido a que los animales pequeños tienen una superficie del área bastante grande en relación a su volumen, pierden el calor más rápido que los grandes. La relación entre la superficie del área y el volumen desempeña también un papel importante en el proceso de difusión mediada, como el intercambio de gases, la absorción de la nutrición y la excreción de desperdicios.
- Los animales mantienen un entorno relativamente constante dentro de sus cuerpos, ya que tienen sistemas que cambian las sensaciones en condiciones internas y provocan respuestas que restituyen las condiciones a su estado normal.

Los desiertos arábigos y los del Sáhara que abarcan la mayor parte del norte de África y de la península arábiga son entornos extremos. En algunas partes del Sáhara, no es raro que pasen varios años sin que llueva. En un único día la temperatura puede oscilar entre los –0,5 °C y los 37,5 °C. En verano, la temperatura a mediodía puede llegar a más de 50 °C. Aún hay pocos lugares en los desiertos arábigos y del Sáhara en los que no viva nadie. Incluso los animales más grandes, como los oryx, crecen en algunas partes de ambos desiertos.

¿Cómo hacen los organismos autóctonos para apañárselas en estas áreas? Las plantas pueden aguantar en forma de semillas durante meses o años; luego germinan, florecen, y producen generaciones nuevas de semillas inmediatamente después de que llueva. Los animales pequeños evitan el calor del mediodía refugiándose en madrigueras profundas que se encuentran bajo tierra donde no hace calor o a la sombra de un pequeño arbusto, donde esperan hasta que la temperatura se modere a últimas horas de la noche. Los grandes mamíferos están más tiempo escondidos del sol pero poseen rasgos que les permiten mantener el frío y conservar el agua. Los oryx arábigos, por ejemplo, no beben nunca ya que obtienen el 86 por ciento del agua que necesitan de la vegetación que comen y el otro 14 por ciento del agua sintetizada como subproducto de la respiración celular, a lo que los biólogos llaman **agua metabólica.** Para conservar el agua que tiene, el oryx arábigo produce una orina extremadamente concentrada y de manera excepcional excrementos fecales secos. Además, los oryx no sudan cuando se meten en agua caliente. Sin embargo dejan que la temperatura de su cuerpo suba desde una normal de 37 °C hasta más de 40 °C cuando la temperatura aumenta durante el día. El exceso de calor en el cuerpo se emite más tarde a medida que la temperatura disminuye durante las frías noches del desierto, y la temperatura de su cuerpo vuelve a la normalidad.

Al contrario que los oryx, los seres humanos se mueren de deshidratación cuando están solo una semana sin beber agua. Y para ellos, una temperatura corporal de 40 °C supone una amenaza para la vida. ¿Cómo sobreviven los oryx? En concreto, ¿qué aspectos de su anatomía y de su fisiología les permiten prosperar en un ambiente tan extremo? La **anatomía** es el estudio de la estructura física de un organismo. La **fisiología** es el estudio de cómo funcionan las estructuras físicas en un organismo. La anatomía y la fisiología de un oryx son claramente distintas de las de los seres humanos, o también la de los tiburones, ranas, atunes, moscas de la fruta o de los cangrejos. Este capítulo es una introducción de cómo los biólogos abordan el estudio de la anatomía y de la fisiología en los animales.

Los biólogos que estudian la anatomía y la fisiología de los animales están investigando **adaptaciones,** rasgos hereditarios que permiten a las personas sobrevivir y reproducirse en un entorno dado, de mejor manera que a aquellas personas que no tengan esos rasgos (véase Capítulo 24). Los capítulos que forman esta sección exploran los rasgos que les permiten a los animales digerir los alimentos, respirar, moverse, escuchar, ver y luchar contra las infecciones. Este capítulo introduce algunos elementos básicos de la anatomía individual e identifica temas fundamentales que unifican la diversidad de los rasgos anatómicos y fisiológicos que se observan en los animales. Su objetivo es ayudarte a que veas a los animales desde otro punto de vista, como los sistemas eficaces para reunir recursos y producir crías. Después de millones de años de evolución a través de una selección natural, los animales están sincronizados con precisión para prosperar dentro de una diversidad de hábitats.

41.1 Forma, función y adaptación

Recuerda que en el Capítulo 24 la adaptación era el resultado de la evolución por medio de la selección natural. La selección natural, a su vez, tiene lugar siempre y cuando los individuos con varios alelos abandonan a más crías que los individuos con alelos distintos. Debido a esta diferencia en el éxito de la reproducción, la frecuencia de los alelos seleccionados aumenta de generación en generación. Los oryx con alelos que les permiten extraer más agua de sus heces sobreviven mejor y producen más crías que los oryx con alelos que permiten que el agua se pierda con las heces. La capacidad para producir excrementos fecales extremadamente secos es una adaptación que ayuda a los oryx a prosperar en entornos en los que no hay mucha agua.

Sin embargo, como se explica en el Capítulo 25, la selección natural no es solo el proceso que lleva a los cambios en la frecuencia de los alelos a lo largo del tiempo. La evolución también tiene lugar a través de cambios aleatorios en las frecuencias de los alelos llamados cambios genéticos, por medio del flujo genético; esto se refiere al movimiento de los alelos dentro y fuera de una población debido a migraciones, y a través de introducciones constantes de alelos nuevos por medio de mutaciones. No obstante, de entre estos procedimientos, la selección natural es el único mecanismo que aumenta la capacidad de un organismo para sobrevivir y reproducirse en un entorno determinado.

El papel de la capacidad de los elementos de compensación

La inadaptación es «perfecta». Sin embargo, las adaptaciones están limitadas por aquellos alelos que están presentes en una población y por la naturaleza de los rasgos que ya existían, puesto que todas las adaptaciones se derivan de los rasgos que ya existían. Por ejemplo, la columna vertebral humana ha modificado mucho su forma si la comparamos con la de nuestros antepasados que caminaban a gatas (véase Capítulo 34). Las modificaciones en la columna vertebral pueden considerarse adaptaciones para mantener nuestra postura erguida, pero están aún lejos de ser perfectas (el 85 por ciento de los adultos estadounidenses de menos de 50 años dicen que han sufrido dolor de espalda). La columna vertebral humana no es un rasgo óptimo o una adaptación perfecta. Su evolución ha sido constreñida por la naturaleza de los rasgos que ya existían en nuestros antepasados y por la falta de alelos que mejorasen su forma y su función.

Quizá sea la restricción más importante de la adaptación, aunque engloban el fenómeno conocido como elemento de compensación. Un **elemento de compensación** es un compromiso ineludible entre rasgos. Por ejemplo, todas las hembras tienen una cantidad limitada de tiempo y energía disponible para producir crías. En las especies que no se preocupan por su descendencia, toda la inversión que muestra la hembra sobre sus crías consiste en los huevos que pone. Dado que la cantidad total de energía disponible en la producción de huevos está limitada, debería haber un elemento de compensación entre el número de huevos que produce una hembra y la calidad de dichos huevos. La calidad del huevo se determina por su tamaño, específicamente por la cantidad de la yema o del citoplasma rico en nutrientes.

¿Cómo han podido los biólogos estudiar los elementos de compensación en la anatomía y fisiología de los animales? Para responder a esta pregunta, tengamos en cuenta el trabajo experimental en el tamaño de los huevos y en su número dentro de *Uta stansburiana,* un reptil que vive en los desiertos del noroeste africano (**Figura 41.1**). Como muchos animales, *Uta stansburiana* pone huevos en grupos llamados nidadas. La teoría predice que tiene que haber un elemento de compensación entre el número de huevos y su tamaño en una nidada. ¿Puede en realidad este elemento de compensación estar documentado en una población de la naturaleza?

Para empezar este trabajo, los biólogos se propusieron crear una gran cantidad de variaciones en tamaño y número de huevos. Por ejemplo, indujeron la producción de huevos pequeños tomando hembras, quitaron quirúrgicamente la yema de sus huevos a los comienzos de su desarrollo, reemplazaron los huevos y pusieron de nuevo en libertad a las madres. Para crear nidadas con un pequeño número de huevos, los biólogos cogieron hembras y les quitaron todos los huevos salvo dos o tres que estaban comenzando a desarrollarse. Como un control experimental, los investigadores realizaron «operaciones falsas». Cogieron un gran número de hembras y les realizaron operaciones quirúrgicas para exponer sus huevos, pero dejaron a los huevos solos. Estas manipulaciones les permitieron estudiar una población con una gran variedad de tamaño y número de huevos.

Experimento

Pregunta: ¿Existe algún elemento de compensación entre la calidad y la cantidad de las crías que produce una hembra?

Hipótesis 1: Las hembras pueden producir o bien muchos huevos pequeños o muy pocos grandes.

Hipótesis nula 1: No existe ninguna relación entre el tamaño y el número de huevos.

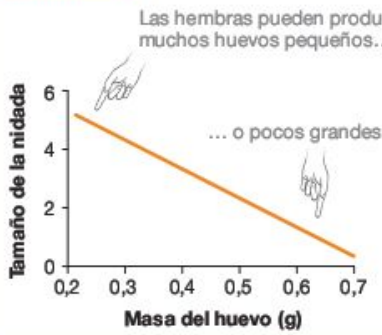
Diseño del experimento 1:

Variar el tamaño y el número de huevos cogiendo a las hembras y quitando la yema de los huevos o quitando todos los huevos menos 2 ó 3. Realizar también operaciones falsas con huevos abandonados. Registrar el tamaño y el número de huevos que se hayan producido.

Predicción 1: Las hembras con huevos pequeños producen un número más alto que las que producen huevos más grandes.

Predicción de la hipótesis nula 1: A medida que el tamaño medio del huevo aumenta, el tamaño medio de una nidada no varía.

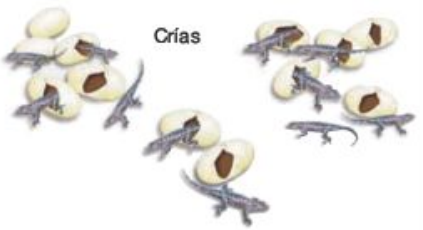
Resultados 1:



Hipótesis 2: La calidad de las crías aumenta cuanto más grande sea el tamaño de los huevos.

Hipótesis nula 2: No existe ninguna relación entre la calidad de una cría y el tamaño del huevo.

Diseño del experimento 2:

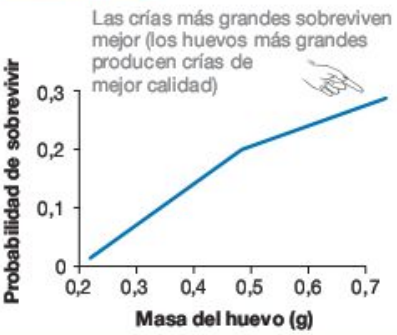


Coger y marcar gran número de crías incubadas del experimento 1. Volver a cogerlas un mes más tarde.

Predicción 2: Las crías más grandes sobreviven mejor que las pequeñas.

Predicción de la hipótesis nula 2: No existe ninguna diferencia entre la supervivencia de una cría grande y la de una pequeña.

Resultados 2:



Hipótesis 3: Hay un tamaño de nidada óptimo basado en el elemento de compensación que se halla entre la calidad y la cantidad de las crías que una hembra puede producir.

Hipótesis nula 3: No existe ningún tamaño de nidada óptimo.

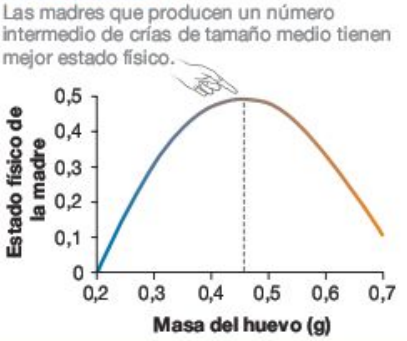
Estudio del diseño 3:

Calcular el número de crías que sobreviven por cada hembra basándose en los resultados de los experimentos 1 y 2.

Predicción 3: El número de crías que sobreviven es el máximo en huevos con tamaño intermedio y las nidadas con tamaño intermedio.

Predicción de la hipótesis nula 3: A medida que el tamaño del huevo aumenta, el número de crías no cambia.

Resultados 3:



Conclusión: Hay un elemento de compensación entre la calidad de la cría (tamaño del huevo) y la cantidad (número de huevos).

FIGURA 41.1 Elementos de compensación entre el tamaño de las nidadas y el de los huevos en los lagartos.

El gráfico de «Resultados 1» de la Figura 41.1 muestra la media de masa de los huevos que fue depositada frente al tamaño de la nidada, así como el número de huevos depositados por cada hembra. De los datos se infiere que, a medida que el tamaño del huevo aumenta, el tamaño de la nidada disminuye. El modelo confirma que hay un elemento de compensación entre el tamaño y el número de huevos en esta especie. No es posible que una hembra lagarto produzca muchos huevos grandes.

¿Qué pasa con la predicción que dice que las crías grandes y de calidad superior sobreviven mejor? Para comprobar esta idea, los investigadores marcaron a 1.668 lagartos nuevos incubados en la población del experimento, liberados y muchos de ellos recogidos de nuevo un mes más tarde. El gráfico de «Resultados 2» de la Figura 41.1 confirma la predicción de que las crías grandes sobreviven mucho mejor que las pequeñas.

Teniendo en cuenta estos elementos de compensación entre la cantidad de crías y su calidad, ¿favorece la selección natural a la madre que produce un número mayor de crías o a la que produce un número más pequeño de crías grandes? El gráfico de «Resultados 3» de la Figura 41.1 muestra los efectos combinados del número de huevos y las crías que sobrevi-

ven. En esta población, las madres que producen un número intermedio de crías de tamaño intermedio generan el total más alto del número de crías que sobreviven.

Los elementos de compensación como el ineludible compromiso entre el tamaño y el número de huevos están generalizados en la naturaleza. Los animales desérticos que sudan para enfriarse están amenazados con deshidratarse. El pico de un águila está estupendamente adaptado para desgarrar carne pero no es útil para tejer juntos materiales anidados. En el estudio sobre la anatomía y la fisiología de los animales, los biólogos están investigando el compromiso y la cohibición, así como la adaptación.

Adaptación y aclimatación

Aunque la adaptación es un concepto clave en la comprensión de la forma y función de los animales, el término se usa a menudo de forma incorrecta. El problema es que la palabra *adaptación* se utiliza para describir a corto plazo respuestas reversibles para fluctuaciones medioambientales. En Biología, los cambios fisiológicos y bioquímicos como estos se conocen como **aclimatación.** La aclimatación es un cambio del fenotipo en una respuesta individual a cambios medioambientales a corto plazo. La adaptación se refiere solo a los cambios genéticos en la respuesta de la población a una selección natural ejercida por el entorno.

Si te mudas al Tíbet, tu cuerpo se aclimatará a alturas elevadas al producir más pigmentos de hemoglobina que trasportan el oxígeno y más glóbulos rojos. Pero las poblaciones que han vivido en el Tíbet durante muchas generaciones se han adaptado a este entorno. Para aumentar las capacidades en alturas elevadas, tienen lugar cambios genéticos. Entre los tibetanos nativos, por ejemplo, un alelo que aumenta la capacidad de la hemoglobina para mantener el oxígeno ha aumentado a una frecuencia más alta. En las poblaciones que no viven en alturas tan elevadas, este alelo no es muy común o ni siquiera existe.

Además para comprender la distinción entre adaptación y aclimatación, es importante darse cuenta de que la capacidad para aclimatarse es una adaptación. Los humanos de piel blanca, por ejemplo, varían en su capacidad para broncearse como respuesta a la luz del sol. Algunas personas se broncean fácilmente ya que tienen alelos que les permiten aclimatarse de manera eficaz a entornos con sol intenso. En estos y muchos otros casos, la capacidad para aclimatarse es un rasgo genético variable que puede responder a la selección natural.

41.2 Tejidos, órganos y sistemas: ¿cómo están correlacionadas forma y función?

Si la forma de los animales tiene una capacidad de adaptación, lo que significa que esto ayuda a los individuos a sobrevivir y tener descendencia, es común observar que el tamaño, la estructura o la composición de la forma están correlacionados de cerca con su función. Por ejemplo, podrías recordar del Capítulo 24 que los biólogos han documentado importantes cambios en el tamaño y la forma de los picos en pinzones de terrenos normales de las islas Galápagos. Tales cambios se

FIGURA 41.2 En anatomía y fisiología animal, la forma correlaciona a menudo con la función.

deben a la selección natural. Los individuos con picos profundos son más capaces de resquebrajar las grandes frutas que predominan durante los años de sequía, mientras que los que tienen picos pequeños son más capaces de recolectar los granos pequeños que predominan durante los años lluviosos. Como muestra la **Figura 41.2,** una fuerte correlación entre la alimentación y la estructura del pico se halla también *entre* las especies de los pinzones de las islas Galápagos. Las especies con picos grandes y con forma de cono comen granos grandes mientras que las especies con picos pequeños y con forma de cono comen granos pequeños. Las especies con picos largos y con forma de pinzas arrancan insectos de los troncos de los árboles o de otras superficies.

El mecanismo responsable de este tipo de correlaciones estructura-función es sencillo: si un alelo mutante cambia el tamaño o la forma de una estructura de una manera que hace que funcione de forma más eficaz, después los individuos que tengan esos alelos producirán más crías que otros individuos. Como resultado, el alelo aumentará su frecuencia en las poblaciones a lo largo del tiempo.

La correlación entre la forma y la función es un tema generalizado en las investigaciones sobre la anatomía y la fisiología de los animales, y este es uno de los caminos más básicos que los biólogos tienen para estudiar la adaptación. Las correlaciones entre la forma y la función empiezan a nivel molecular. Por ejemplo, los capítulos anteriores enfatizan que la cadena de proteínas está relacionada con su papel como enzimas, componentes estructurales de la célula, o transportadores. Puede que recuerdes del Capítulo 6 que la membrana de proteínas llamada canales forma poros que permite que iones o moléculas específicas entren o salgan de las células (véase Figura 6.25). El final y el interior de un canal son los hidrófilos, que permiten que las proteínas se relacionen con la solución de alrededor y del interior de la célula, mientras que por fuera la mitad de la porción es hidrofóbica, lo que le permite relacionarse con la bicapa lipídica. La estructura de la proteína encaja con su función.

En el interior de las células tienen lugar correlaciones similares. Las células que fabrican y segregan hormonas o enzimas

digestivas están llenas de ER rugoso y Golgi; las que almacenan energía están dominadas por grandes gotas mientras que las células que buscan, ingieren y destruyen las bacterias invasoras tienen numerosos lisosomas. La forma de la célula también puede tener relación con su función. Por ejemplo, las células que se encargan de transportar materiales dentro y fuera del cuerpo tienen a menudo áreas muy grandes de membrana de plasma. Como resultado, tienen espacio para acomodar los cientos de canales de membranas, transportadores y bombas sanguíneas necesarias para transportes de consideración.

Sin embargo, las correlaciones entre la estructura y la función no están limitadas al nivel celular y molecular. También existen en los niveles de tejidos, órganos y sistemas.

Tejidos

Los animales son **multicelulares,** lo que significa que sus cuerpos contienen distintos tipos de células que están especializadas para realizar diferentes funciones. Se considera que las esponjas son los animales más simples de todos en toda su morfología, pero incluso ellas contienen células que son distintas estructuralmente y que desarrollan funciones especializadas. En una esponja, algunos de los tipos de sus células son los responsables de cubrir el cuerpo; otras son las responsables de segregar materiales para apoyar al cuerpo, para alimentarlo o para la reproducción.

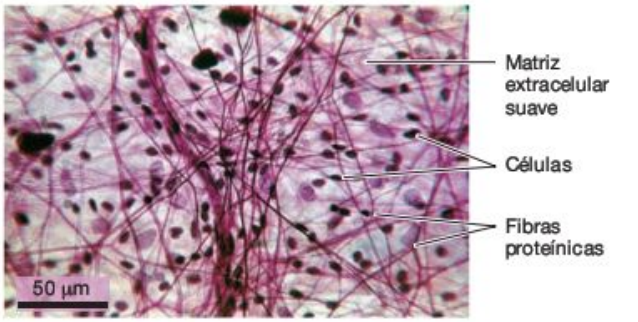
Frecuentemente, las células animales que son parecidas en la estructura y función están físicamente acopladas las unas a las otras y forman un tejido. Un **tejido** es un grupo de células similares que funcionan como una unidad. Las esponjas tienen solo un tipo de tejidos: un tejido epitelial que forma la superficie interior y exterior del individuo.

Los tejidos del embrión llamados ectodermos, mesodermos y endodermos se encuentran en la mayoría de los animales y fueron presentados en los Capítulos 22 y 32. Al evolucionar un individuo, los tejidos del embrión dan origen a cuatro tipos de tejidos: (1) tejido conectivo, (2) tejido nervioso, (3) tejido muscular y (4) tejido epitelial. En cada caso, la estructura del tejido establece una correlación cercana con su función. Consideremos a cada uno por separado.

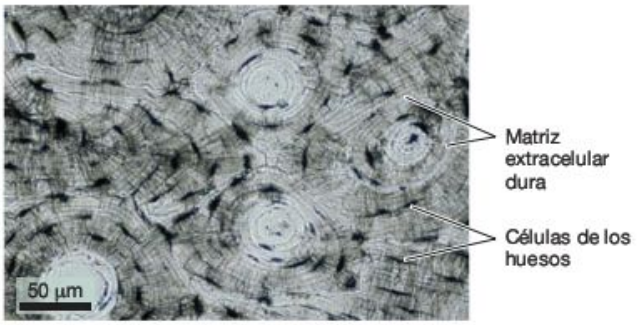
Tejido conectivo

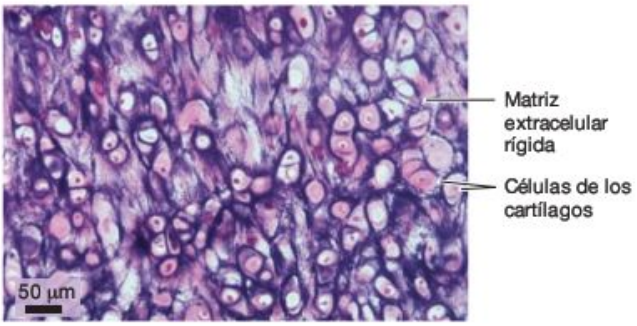
El **tejido conectivo** consiste en células que colocadas libremente en una matriz extracelular líquida, gelatinosa o sólida, que es segregada por las mismas células del tejido conectivo. Cada tipo de tejido conectivo segrega un tipo distinto de matriz extracelular. Como resultado, la estructura y la función de varios tejidos conectivos varían ampliamente. Por ejemplo, el **tejido conectivo laxo** contiene una serie de proteínas fibrosas en una matriz suave y sirve como material de embalaje entre los órganos o relleno bajo la piel (**Figura 41.3a**). Otros tejidos conectivos, como el **cartílago** o el **hueso,** tienen una matriz extracelular más sólida (**Figura 41.3b**). El cartílago y el hueso proporcionan un apoyo estructural para el cuerpo vertebrado o recintos de protección para el cerebro y otros componentes del sistema nervioso. La **sangre** es un tejido conectivo que tiene células rodeadas por una matriz extracelular líquida llamada plasma; la sangre funciona en el transporte de materiales a través del cuerpo (**Figura 41.3c**).

(a) El **tejido conectivo laxo** tiene una matriz extracelular suave; esto le proporciona relleno.



(b) El **hueso** y el **cartílago** tienen una matriz dura (hueso) o rígida (cartílago); estos sostienen al cuerpo.





(c) La **sangre** tiene una matriz extracelular líquida; su función es el transporte.

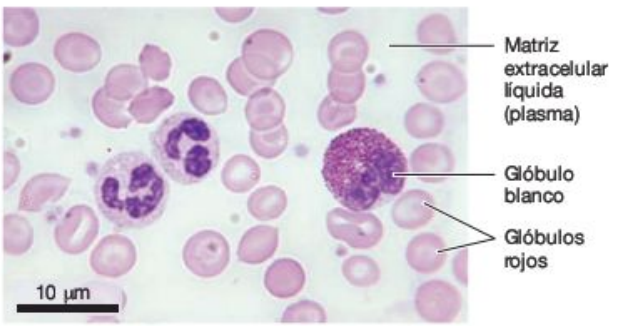


FIGURA 41.3 Los tejidos conectivos están formados por células colocadas libremente en una matriz extracelular.

PREGUNTA ¿Cómo se correlaciona la rigidez de la matriz extracelular que se halla en el tejido conectivo con la función de dicho tejido?

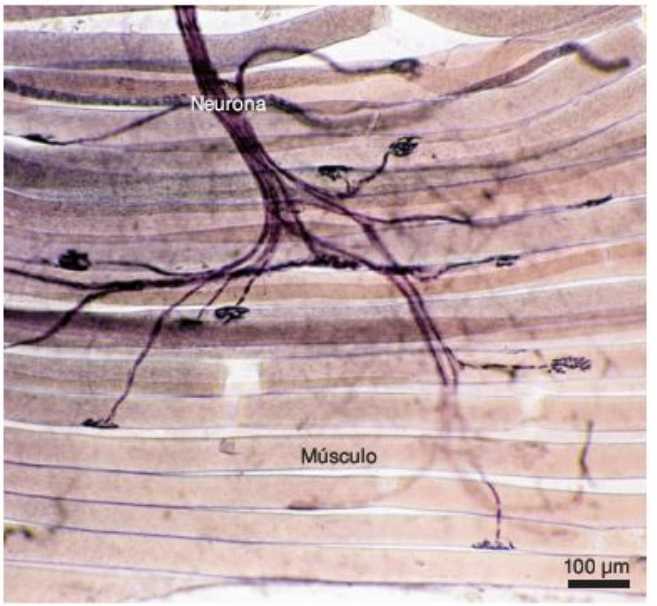


FIGURA 41.4 Los tejidos nerviosos contienen células con grandes proyecciones. Las proyecciones de las células de los nervios transmiten señales eléctricas, en este caso, al músculo. Aunque algunas proyecciones de las células de los nervios son extremadamente pequeñas, otras tienen más de un metro de longitud.

PREGUNTA ¿Cómo mantiene la presencia de proyecciones en las células nerviosas su función en la emisión de señales eléctricas?

Tejido nervioso El **tejido nervioso** está formado por células nerviosas, que son conocidas como **neuronas,** y varios tipos de células de apoyo. Aunque no todas tienen la misma forma, todas las neuronas tienen proyecciones que adquieren otras células (**Figura 41.4**). Estas proyecciones emiten señales electroquímicas, que son producidas por cambios en la permeabilidad de la membrana plasmática de la neurona hasta los iones. Aunque hay muchas más células de apoyo que neuronas en el sistema nervioso, estas no llevan señales eléctricas como las neuronas. En lugar de ello, las células de apoyo regulan las concentraciones de iones en el espacio que rodea a las neuronas, suministran neuronas con nutrientes o sirven como andamios o apoyos para las neuronas.

Tejido muscular El **tejido muscular** funciona principalmente en los movimientos. Hay tres tipos de tejidos musculares:

1. La mayor parte del tejido muscular es **músculo esquelético,** que está formado por células grandes llamadas **fibras musculares** (**Figura 41.5a**). Las fibras musculares están empaquetadas con grandes filamentos de proteínas que se mueven deslizándose de unas a otras. Como se verá en el Capítulo 45, los músculos esqueléticos se contraen en respuesta a series complejas de eventos provocados por señales eléctricas que llegan de las células nerviosas.
2. El **músculo cardiaco** cubre las paredes del corazón. Aunque es parecido al músculo esquelético en algunos aspectos, cada célula del músculo cardiaco se bifurca y da en el blanco, en contacto físico y eléctrico de punta a punta con otras células de los músculos cardiacos (**Figura 41.5b**). Estas conexiones ayudan a transmitir señales de una célula del músculo cardiaco a otra durante un latido del corazón.
3. Las células de los **músculos lisos** terminan en punta y forman un tejido muscular que cubre las paredes del tracto intestinal y las paredes de los vasos sanguíneos (**Figura 41.5c**). Diferentes tipos de neuronas controlan la contracción de las células de los músculos lisos frente a las células de los músculos estriados. El músculo es responsable de los movimientos involuntarios como el del paso de los alimentos por el tracto digestivo o la dilatación (apertura) de las arterias cercanas a la piel en temperaturas cálidas.

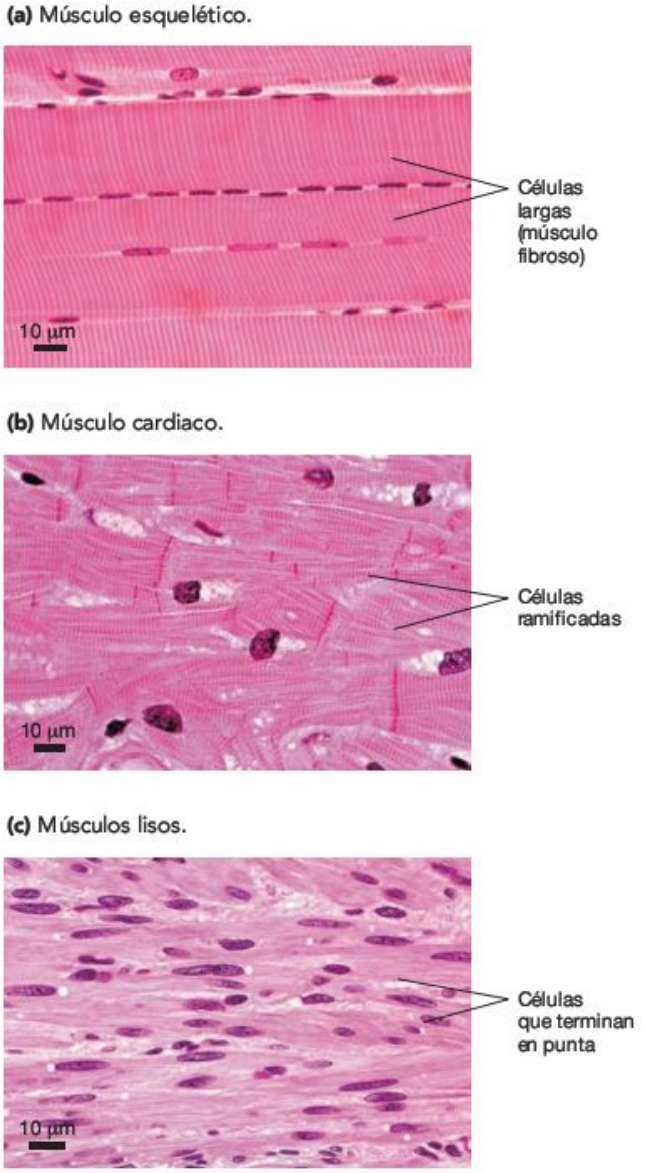
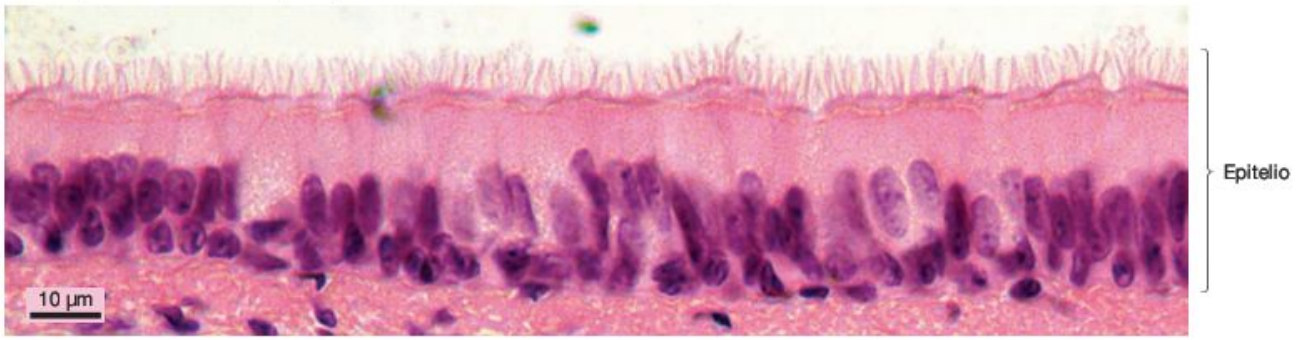


FIGURA 41.5 Los tejidos musculares están formados por células con fibras que se contraen. Los tres tipos de tejidos musculares tienen estructuras y funciones características.

(a) El epitelio forma una capa superficial.



(b) Las células en los tejidos epiteliales están unidas firmemente y tienen polaridad.

FIGURA 41.6 Las células epiteliales proporcionan protección y regulan qué materiales pasan por la superficie del cuerpo.

PREGUNTA Las superficies internas de los pulmones, estómago e intestino delgado están cubiertas por el epitelio. ¿Cuál es la naturaleza del ambiente revestida por la superficie apical de esos epitelios?

PREGUNTA ¿Crees que los fosfolípidos, los glucolípidos, las glucoproteínas y las proteínas que se encuentran en las membranas apical y basolateral de las células son similares o diferentes? ¿Por qué?

Tejidos epiteliales Los **tejidos epiteliales** se conocen también como **epitelios.** El epitelio cubre la parte exterior del cuerpo, recubre la superficie de los órganos y forma glándulas. Un **órgano** es una estructura que utiliza una función especializada y está formada por varios tejidos; una **glándula** es un grupo de células que segregan moléculas o soluciones específicas. Los epitelios forman el interfaz entre la parte interior de un órgano u organismo y la exterior. Además de proporcionar protección, estos son como guardianes. Los epitelios regulan la transmisión de calor entre el interior y el exterior de las estructuras, así como la trasmisión de agua, nutrientes y otras sustancias.

Debido a que la función principal del epitelio es la de actuar como barrera y capa protectora, no es sorprendente observar que las células epiteliales forman por regla general capas de células empaquetadas juntamente (**Figura 41.6a**). En muchos casos, las células epiteliales adyacentes están unidas por estructuras que las mantienen firmemente juntas, como las uniones estrechas y los desmosomas (presentados en el Capítulo 8).

La **Figura 41.6b** muestra la situación de uniones estrechas en las células epiteliales que cubren la superficie de la tráquea e ilustran un segundo punto clave sobre el epitelio: no importa dónde se encuentre en el cuerpo, el tejido epitelial tiene polaridad. En concreto, un epitelio tiene un lado apical y un lado basolateral. El lado **apical** recubre desde otros tejidos hasta el ambiente, mientras que el lado **basolateral** reviste el interior del animal y está conectado con otros tejidos. Los lados apicales y basolaterales de un epitelio tienen estructuras y funciones distintas. Algunos ejemplos ayudarán a subrayar este punto:

- El espacio interior de los órganos huecos, como por ejemplo el intestino delgado, se conoce como **lumen.** Las células epiteliales que cubren el lumen del intestino delgado tienen una superficie apical que está plegada dentro de proyecciones con forma de dedo. Estas proyecciones están salpicadas de membranas de proteínas que recogen la glucosa y otros nutrientes de los alimentos que has digerido. La membrana basolateral de estas células epiteliales contiene diferentes proteínas de las que se encuentran en el lado apical. En la superficie basolateral, la glucosa y otros nutrientes son entonces transportados a lo largo de la membrana del plasma hasta cerca de los vasos sanguíneos, que los distribuyen por todo el cuerpo.
- En la tráquea, el lado apical de las células epiteliales segrega mucosa y está cubierto con cilios que ayudan a eliminar el polvo, las bacterias y los virus. El lado basolateral no segrega mucosa ni contiene cilios.
- Las células glandulares epiteliales producen secreciones que son liberadas dentro de la superficie apical del epitelio o a lo largo de la superficie apical dentro de la corriente sanguínea. La secreción es unidireccional y no tiene lugar a lo largo de la superficie basolateral.

Otra gran característica del epitelio es que sus células tienden a tener una vida corta. Las células que cubren el esófago, el tubo que conecta la boca con el estómago, viven durante dos o tres días, mientras que las células que cubren el intestino grueso viven un máximo de seis días. Las células epiteliales tienen estos periodos cortos de vida porque están expuestas a

ambientes desfavorables, donde es probable que mueran o sean desechadas. Sin embargo, el tejido al completo no se desgasta, ya que contiene células que de forma activa experimentan la mitosis y la citocinesis, y se producen células nuevas que reemplazan aquellas que se han perdido en el lado que se enfrenta al entorno.

Órganos y sistemas

Las células con funciones parecidas están organizadas en tejidos, y los tejidos están organizados en estructuras especializadas conocidas como órganos. Recuerda que un órgano es una estructura que utiliza una función especializada y hay varios tipos de tejidos. El corazón, por ejemplo, está formado por tejidos de los músculos cardiacos, tejidos nerviosos, tejidos conectivos y tejidos epiteliales. Los cuatro tipos de tejidos básicos se encuentran también en el intestino delgado, como muestra la **Figura 41.7a.**

Los órganos como el corazón o el intestino delgado son también parte de grandes unidades funcionales llamadas sistemas. Un **sistema** está formado por grupos de tejidos y órganos que trabajan juntos para desarrollar una o más funciones. Utilizando el sistema digestivo como ejemplo, la **Figura 41.7b** muestra cómo la estructura de los órganos tiene correlación con sus funciones y cómo los componentes de un sistema trabajan juntos de un modo integrado.

Debido a que el organismo de un animal contiene moléculas, células, tejidos, órganos y sistemas, los biólogos que estudian la anatomía y la fisiología de los animales deben trabajar en varios niveles de organización para conseguir comprender cómo opera ese organismo a fondo. La **Figura 41.8** ilustra esos niveles de organización. El punto clave es que, ya que la estructura y la función de cada componente están integradas junto con otros componentes en el organismo, y ya que cada nivel de organización está integrado con otros niveles de organización, el organismo como conjunto es más grande que la suma de sus partes. En otras palabras, un organismo es más que una colección de células, tejidos o incluso órganos tomados individualmente.

Como consecuencia, cada capítulo posterior en esta unidad se centra en un sistema diferente de los animales, empezando con el sistema excretor y acabando con el sistema inmunológico. Presentan las estructuras que se encuentran en cada sistema y exploran cómo se investigan sus funciones. Cada uno de estos sistemas puede interpretarse como un grupo de adaptaciones y elementos de compensación. Cada sistema lleva a cabo una tarea específica necesaria para la supervivencia y la reproducción, y cada uno trabaja junto a otros sistemas.

Antes de profundizar en los diversos sistemas, es necesario estudiar el fenómeno general que afecta a todos los sistemas de los animales. Empecemos examinando cómo el tamaño del organismo afecta a la fisiología de los animales.

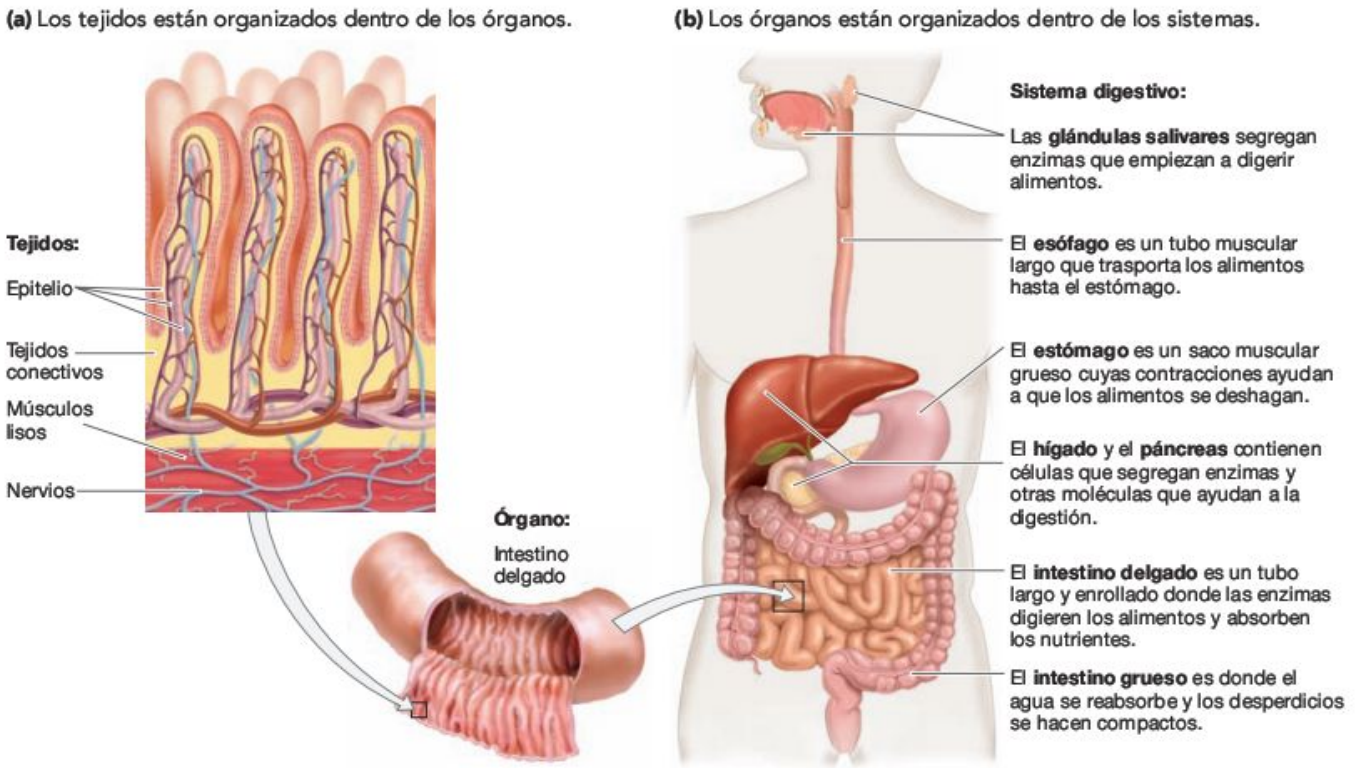


FIGURA 41.7 Los órganos están compuestos por tejidos. Los sistemas están formados por órganos. (a) El intestino delgado humano es un órgano compuesto por los cuatro tipos más importantes de tejidos: el epitelio, los tejidos conectivos, los músculos lisos y los nervios. **(b)** El sistema digestivo humano es básicamente un tubo largo dividido en partes donde se procesan los alimentos y se absorben los nutrientes. Las glándulas salivares, el hígado y el páncreas son órganos que segregan enzimas específicas o compuestos dentro del tubo.

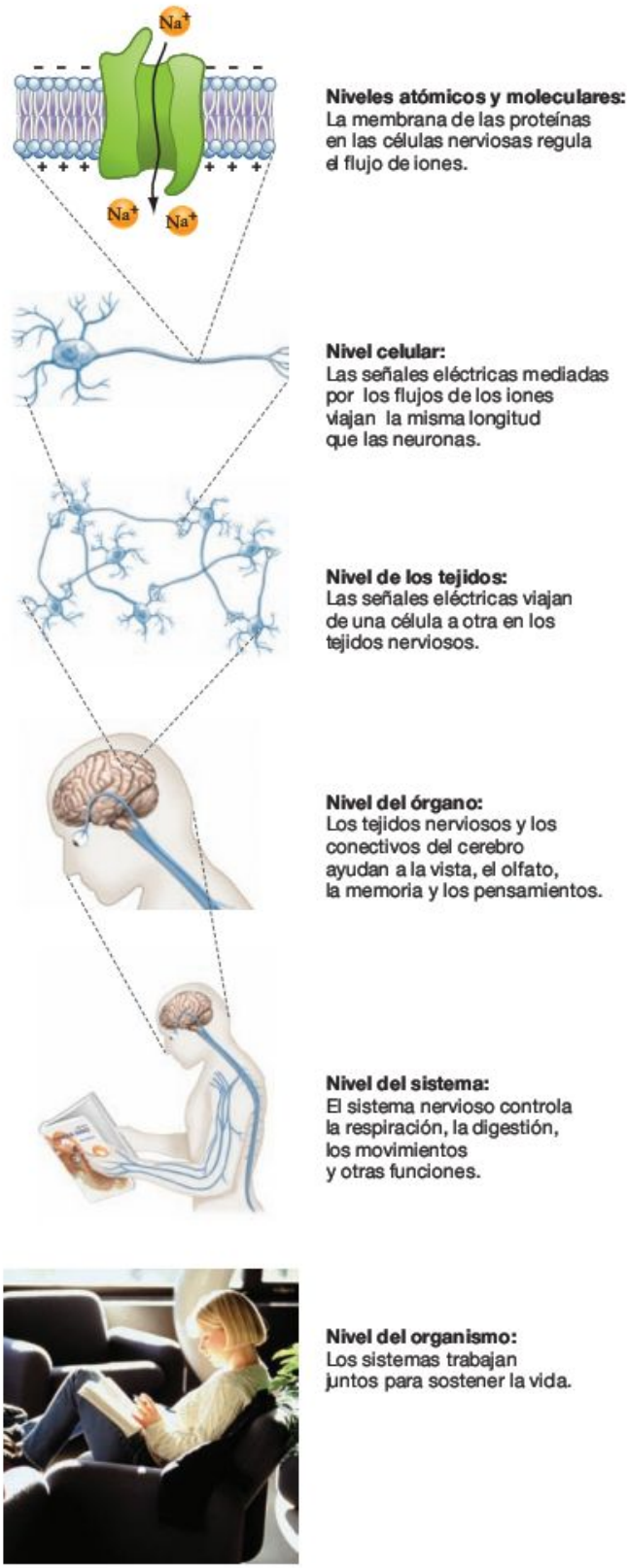


FIGURA 41.8 Los biólogos estudian la anatomía y la fisiología en muchos niveles. Los niveles de organización dentro de un organismo no son independientes los unos de los otros, sino que están firmemente integrados.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los biólogos estudian la anatomía y la fisiología a nivel molecular, celular, de tejidos, de los órganos y del sistema.
- Los sucesos en cada nivel de organización en un ser interaccionan para formar un conjunto integrado que responde al entorno de maneras apropiadas.

Deberías ser capaz de...

1) Dar un ejemplo de una molécula que es parte de una célula, nombrar el tejido donde esa célula se halla, el órgano que contiene ese tejido y el sistema que incluye ese órgano.
2) Comparar y contrastar la estructura y la función de los cuatro tipos más importantes de los tejidos de los animales.
3) Explicar por qué la polaridad de las células del epitelio es importante.

41.3 ¿Cómo afecta el tamaño del organismo a la fisiología animal?

Las leyes de la física afectan a la anatomía y la fisiología de los organismos. La fuerza de la gravedad limita el tamaño que puede tener un animal para que se pueda mover sin ningún inconveniente. Es decir, hay que considerar las fuerzas del medio en el que vive el animal. Puesto que el agua es más densa que el aire, resulta más difícil para los animales moverse sin problemas. Basándonos en esta observación, no es sorprendente que los peces y los mamíferos acuáticos tengan cuerpos mucho más aerodinámicos que los animales terrestres.

Las leyes físicas afectan al tamaño del cuerpo. El tamaño del cuerpo tiene efectos decisivos en el funcionamiento de los animales. Los animales grandes necesitan más comida que los pequeños y producen también más desperdicios, tardan más en madurar, se reproducen más lentamente y viven más tiempo. Al contrario, los pequeños son más propensos a que el frío o la deshidratación les afecte, ya que pierden calor y agua más rápido. Los jóvenes y los adultos de la misma especie afrontan retos distintos porque el tamaño de su cuerpo es diferente.

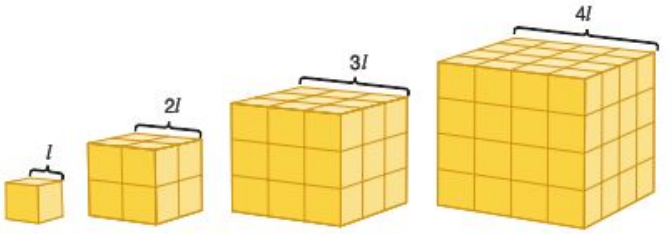
¿Por qué es el tamaño del cuerpo un factor tan importante? ¿Cómo estudian los biólogos las consecuencias del tamaño? Consideremos cada pregunta por separado.

Relación entre la superficie del área y el volumen

De la microscópica lombriz intestinal a la gigantesca ballena azul, los animales abarcan una increíble variedad de masas corporales, un total de doce niveles de magnitud. Muchos retos representados por el tamaño cada vez mayor están basados en la relación asimétrica entre la superficie del área y el volumen.

Para comprender el porqué de la importancia de la relación entre la superficie del área y el volumen, recuerda que en el Capítulo 6 la difusión sucede a lo largo de la superficie de la membrana plasmática. El oxígeno y los nutrientes como la

(a) ¿Cuál es el total de la superficie del área y del volumen de cada cubo?



Superficie del área total:

$6l^2$ $6(2l)^2 = 24l^2$ $6(3l)^2 = 54l^2$ $6(4l)^2 = 96l^2$

Volumen total:

l^3 $(2l)^3 = 8l^3$ $(3l)^3 = 27l^3$ $(4l)^3 = 64l^3$

Radio de la superficie del área/volumen:

6:1 l **3:1** l **2:1** l **1,5:1** l

(b) La superficie del área y el volumen de un cubo frente a la longitud de un lado.

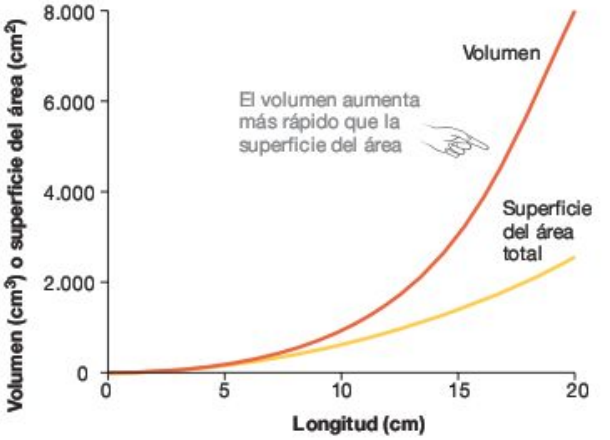


FIGURA 41.9 La superficie del área y el volumen cambian como una función del total del tamaño. **(a)** La superficie del área total de un objeto aumenta como el cuadrado de la longitud (l). El volumen aumenta como el cubo de una dimensión lineal. **(b)** El volumen aumenta mucho más rápido que la superficie del área en comparación con el aumento de las dimensiones lineales.

PREGUNTA ¿Qué animales tienen un ratio de la superficie del área/volumen más grande: los grandes o los pequeños?

glucosa deben difundirse dentro de la célula, y los desperdicios como la urea y el dióxido de carbono deben difundirse fuera. El ritmo al que estas y otras moléculas e iones se difunden depende en parte de la superficie de área disponible para la difusión. Al contrario, el ritmo al que se usan los nutrientes y se producen desperdicios depende del volumen de la célula.

El contraste entre los procesos que dependen de la superficie del área y los que dependen del volumen es importante por una simple razón: a medida que la célula se hace más grande, su volumen aumenta más rápido que su superficie del área. Si revisas los conceptos básicos de geometría sabrás por qué. Como muestra la **Figura 41.9a,** la superficie del área de un cubo aumenta como una función de su *cuadriculada* dimensión lineal. Como los cubos tienen seis lados, la superficie del área de un cubo de longitud l es $6l^2$ (seis veces el área de cualquier lado). El volumen de la misma estructura, sin embargo, aumenta como una función de su dimensión *cúbica* lineal. Así, el volumen de un cubo de longitud l es l^3. El área tiene dos dimensiones; el volumen tiene tres. Generalmente:

$$\text{Superficie del área} \propto (\text{longitud})^2$$

$$\text{Volumen (o masa)} \propto (\text{longitud})^3$$

$$\text{Superficie del área} \propto (\text{volumen})^{2/3}$$

La **Figura 41.9b** muestra las consecuencias de estas relaciones. A medida que un cubo crece, su superficie del área aumenta más despacio que su volumen (o masa); la superficie del área aumenta solo 2/3 de la potencia de su volumen. La misma relación mantienen las células, los tejidos, los órganos y los sistemas. Lo más importante es que las cantidades basadas en el volumen, como la masa corporal, aumentan desproporcionadamente rápido con el incremento de las dimensiones lineales.

Si entiendes la relación entre la superficie del área y el volumen, deberías ser capaz de predecir cuál de los siguientes tiene un ratio de superficie del área o de volumen myor: un recién nacido frente un adulto; un platelminto frente a una lombriz intestinal; una lombriz intestinal frente a una anémona (véase Capítulo 32); el pulmón simple (desplegado) de una rana frente al pulmón alveolar (muy plegado) de un ratón.

La relación entre la superficie del área y el volumen es fundamental. ¿Cómo afectan los cambios en esta relación a la forma y función de los animales?

Comparación de ratones y elefantes Un ejemplo de cómo la relación entre la superficie del área y el volumen afecta a la fisiología de los animales es la tasa metabólica de los mamíferos. La **tasa metabólica** es el ritmo total del consumo de energía de un individuo. Debido a que el consumo y la producción de energía en los mamíferos dependen en gran medida de la respiración aeróbica, la tasa metabólica se mide a menudo en términos de consumo de oxígeno, y está normalmente presentada en unidades de mililitros de O_2 consumidos por hora.

Como es mucho más grande, un elefante consume una cantidad mucho más elevada de oxígeno por hora que un ratón. Pero, ¿qué pasa en los niveles de las células y de los tejidos? Para facilitar la comparación de tasas metabólicas en especies diferentes, los biólogos la dividen por el total de la masa e indican una tasa metabólica de masa específica en unidades de ml O_2/gramos/hora. Esta tasa metabólica de masa específica otorga la tasa del consumo de oxígeno por gramo de un tejido. [Ya que la tasa metabólica de un individuo varía de forma drástica con su actividad, lo adecuado es indicar la **tasa metabólica basal (BMR),** el ritmo al que un animal consume oxígeno mientras descansa, con el estómago vacío, en condiciones de temperatura y humedad normales].

Basándonos en los gramos, los animales pequeños tienen BMR más grandes que los grandes (**Figura 41.10**). Un elefante tiene mucha más masa que un ratón, pero 1 g de un tejido de un elefante consume mucha menos energía que 1 g de un tejido de un ratón. La principal hipótesis para explicar este modelo está basada en los ratios de la superficie del área y del volumen. Muchos aspectos del metabolismo, incluido el oxígeno,

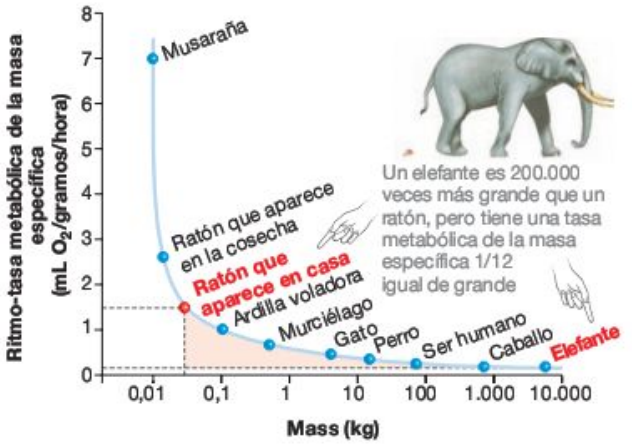


FIGURA 41.10 Los animales pequeños tienen mayores tasas metabólicas que los grandes. El total de la masa corporal, trazada en una escala logarítmica, frente a la tasa metabólica por gramo de tejido.

PREGUNTA ¿Qué mamífero tiene que comer más para mantener cada gramo de tejido: un perro o un ser humano?

el consumo, la digestión, el reparto de nutrientes a los tejidos y el traslado de desperdicios y el exceso de calor, dependen del intercambio en la superficie. Al tiempo que el tamaño de un organismo aumenta, su tasa metabólica de masa específica debe disminuir, o el área de la superficie disponible para el intercambio de materiales no sostendrá la demanda metabólica generada por las enzimas del organismo. Los animales pequeños pueden «vivir rápido» porque poseen una superficie del área suficiente para mantener un metabolismo rápido; los animales más grandes no poseen suficiente área de la superficie para mantenerse a ese ritmo y tienen que «vivir despacio».

Los mismos tejidos influyen en el desarrollo de un individuo a lo largo de su vida. Un salmón rey, por ejemplo, pesa unos pocos miligramos cuando sale del huevo pero de adulto pesa 50 kg o más. Esto representa un aumento de más de un millón en la masa corporal. Para explorar las consecuencias de este cambio, los biólogos han estudiado cómo el intercambio de gases,

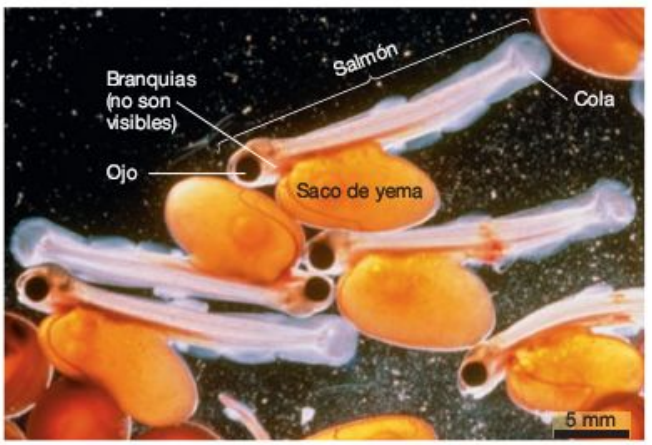


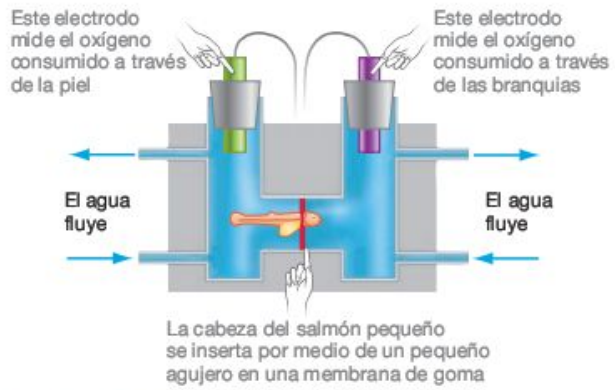
FIGURA 41.11 El salmón recién salido del huevo puede respirar a través de su piel y sus branquias. Las branquias del salmón recién salido del huevo son tan rudimentarias que no son visibles aquí.

Experimento

Pregunta: El salmón recién salido del huevo puede respirar a través de su piel y sus branquias. ¿Qué predomina?

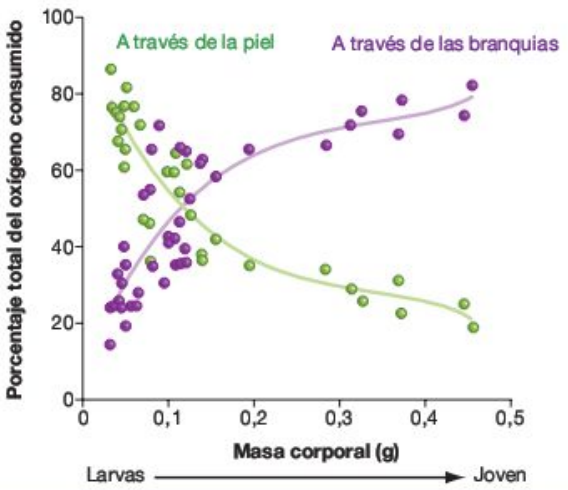
Hipótesis: No se ha evaluado ninguna hipótesis explícita. El experimento es de carácter exploratorio.

Diseño del experimento:



Predicción: No existen predicciones explícitas.

Resultados:



Conclusión: La respiración cambia de la piel a las branquias por el crecimiento. Interpretación: estas proporcionan una superficie del área más grande relativa al volumen del cuerpo que está en aumento.

FIGURA 41.12 ¿El salmón joven respira principalmente por sus branquias o por su piel?

el consumo de oxígeno y la expulsión del dióxido de carbono tienen lugar en el salmón del Atlántico recién salido del huevo. Los salmones jóvenes tienen branquias rudimentales pero también intercambian gases a través de su piel y de su saco de yema (**Figura 41.11**). Para documentar la cantidad del intercambio de gases en las branquias frente a la superficie del cuerpo, los investigadores insertaron las cabezas de salmones en una membrana de goma suave (**Figura 41.12**). Después de esperar a que el pez se ajustase a su aparato, los biólogos grabaron el ritmo de oxígeno consumido en cualquier lado de la membrana.

El gráfico de la Figura 41.12 muestra los resultados. Los datos indican que las larvas recién salidas del huevo toman la mayoría del oxígeno que necesitan por difusión a través de la superficie del cuerpo. A medida que un individuo crece la superficie del área de la piel disminuye en relación con su volumen. Para evitar ahogarse, los peces deben desarrollar branquias que se encarguen del intercambio de gases. El individuo respira a través de sus branquias durante el resto de su vida. Este resultado plantea una pregunta interesante: ¿qué hace que las branquias sean tan efectivas como lugar de consumo de oxígeno?

Adaptaciones que aumentan el área de la superficie

En los animales acuáticos, las branquias son órganos que permiten el intercambio de gases y sustancias disueltas entre la sangre de los animales y el agua que los rodea. La **Figura 41.13a** muestra un primer plano de una branquia. Los puntos importantes son que la branquia está formada por una estructura con forma de hoja llamada **lamela.** Esto es importante, ya que las hojas de las células del epitelio le suministran una superficie del área extremadamente alta en relación a su volumen. Debido a estos rasgos, los gases pueden esparcirse por las branquias lo suficientemente rápido para sostenerse con el crecimiento en el volumen de los peces en desarrollo.

En general, si la función de una célula o de un tejido depende de la difusión, su estructura tiene una forma que aumenta su superficie del área frente al volumen. Además nivelar, doblar y ramificar son maneras efectivas para que las estructuras tengan ratios altos de superficie del área/volumen:

- La **Figura 41.13b** ilustra el plegado extensivo observado en las porciones del tracto digestivo donde se difunden los nutrientes dentro del cuerpo. Estos pliegues y las proyecciones estrechas y con forma de tubo llamadas **vellosidades** hacen que la superficie del área esté disponible para una difusión extensa. Las superficies plegadas son comunes en la difusión que depende de los órganos.
- La red altamente ramificada de la **Figura 41.13c** es un sistema de vasos sanguíneos pequeños y con una pared delgada llamados **capilares.** Estos tienen un área de la superficie grande disponible para que los gases, nutrientes y desperdicios se difundan dentro y fuera de la sangre. En general, las estructuras altamente ramificadas aumentan el área de la superficie disponible para la difusión.

En casi todos los casos, las estructuras involucradas en la difusión son también delgadas. Como detallará el Capítulo 44, las superficies delgadas hacen que la difusión sea más eficaz, ya que las sustancias tienen que viajar en distancias más cortas.

Las relaciones entre la superficie del área y el volumen influyen de manera esencial en la estructura y función de los animales. Esta cuestión se tratará en casi todos los capítulos de esta unidad.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El tamaño total de un animal es importante porque la masa corporal está afectada por una serie de fuerzas físicas.
- Además, la cantidad de calor y desperdicios que un animal produce y la cantidad de alimentos y oxígeno que necesita son proporcionales a su masa.
- La cantidad de área de la superficie disponible relativa a esa masa es crítica, ya que el intercambio de calor y otros procedimientos importantes suceden en las superficies.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué los animales grandes tienen un ratio de la superficie del área/volumen relativamente pequeño.
2) Explicar la relación entre la masa corporal y la tasa metabólica basal.
3) Hacer un esquema de las tres estructuras que aumentan el área de la superficie.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Surface Area/Volume Relationships

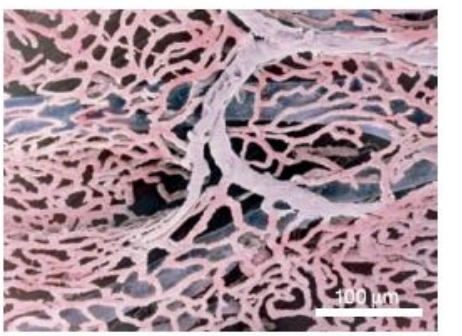
(a) Estructuras aplanadas.

Lamelas branquiales de peces

(b) Superficies dobladas con proyecciones.

Revestimiento del intestino delgado, mostrando las vellosidades

(c) Estructuras altamente ramificadas.



Capilares

FIGURA 41.13 Varias estructuras tienen altos ratios de la superficie del área/volumen. (a) Aplanado, **(b)** doblado y **(c)**ramificado: estas estructuras tienen áreas de la superficie relativa a su volumen extremadamente altas.

EJERCICIO Dibuja y marca flechas que indiquen el procedimiento basado en la difusión que sucede en cada estructura.

41.4 Homeostasis

Al analizar la relación entre la forma y la función de los animales, los biólogos se centran en la comprensión de las adaptaciones como un producto de la selección natural, explorando las restricciones de la adaptación, e interpretando la influencia de los principios generales que los investigadores utilizan al analizar la fisiología animal llamada homeostasis.

La **homeostasis** («posición similar») es el conjunto de las condiciones químicas y físicas relativamente estables en una célula, tejido y órgano animal. Es todo lo relacionado con la constancia. Aunque las condiciones internas pueden variar, al igual que el entorno de un animal, los estados químicos y físicos están sostenidos dentro de un alcance tolerable.

Muchas estructuras y procedimientos observados en los animales pueden ser interpretados como mecanismos para conseguir la homeostasis con respecto a algunas cantidades, como la concentración de iones de pH o calcio. Es importante comprender, aun así, que la constancia del estado psicológico puede conseguirse de dos modos: (1) estructura o (2) regulación. La temperatura corporal del bacalao del Antártico es un ejemplo de homeostasis estructural. La temperatura del cuerpo de este pez se ajusta muy de cerca al agua marina que lo rodea, que es normalmente de –1,9 °C. El bacalao no regula su temperatura corporal para ajustarse a esa agua marina. En su lugar, su temperatura corporal se mantiene constante simplemente porque se adapta a la temperatura de sus alrededores. La homeostasis reguladora, al contrario, está basada en mecanismos que se ajustan al estado interno. Estos ajustes mantienen el estado interno dentro de los límites que pueden ser tolerados, no importa las condiciones externas. Por ejemplo, un perro mantiene su temperatura corporal en unos 38 °C, no importa si la temperatura es fría o caliente. Si la temperatura de su cuerpo empieza a aumentar, podría hacer que se enfriase y mantener la homeostasis. Si la temperatura de su cuerpo empieza a caer, podría tiritar hasta llegar a su temperatura anterior.

Ya que el epitelio es el interfaz entre los entornos internos y externos, desempeña un papel importante en el alcance de la homeostasis. Es responsable de la creación de un entorno interno muy diferente del externo, y mantener las condiciones físicas y químicas dentro de un animal relativamente constantes. Una de sus funciones más básicas es la de controlar el intercambio de materiales por su superficie de un modo consecuente con la homeostasis. Como mostrarán los capítulos siguientes, muchas células del epitelio están salpicadas con proteínas de la membrana que regulan el transporte de iones, agua, nutrientes y desperdicios. Ninguna molécula puede entrar o dejar el cuerpo sin cruzar por un epitelio. La homeostasis es posible porque el epitelio controla este intercambio.

¿Por qué es importante la homeostasis? La mayor parte de esta respuesta está basada en la función de las enzimas. Recuerda del Capítulo 3 que las enzimas son proteínas que catalizan reacciones químicas en las células. También podrías recordar que la temperatura, el pH y otras condiciones físicas y químicas tienen efectos espectaculares en la estructura y la función de las enzimas. De forma más específica, la mayoría de las enzimas funcionan mejor bajo un alcance bastante estrecho de condiciones. Otros procedimientos dependen también de la homeostasis. Los cambios en la temperatura afectan a la permeabilidad de la membrana en la rapidez con la que se expanden en lo soluble. La expansión del agua cuando se congela puede rasgar células si los tejidos bajan por debajo de los 0 °C. Por otro lado, las temperaturas muy altas pueden hacer que las proteínas se desnaturalicen, lo que significa que pierden su estructura terciaria y dejan de funcionar. Cuando la homeostasis tiene lugar, las condiciones del interior del cuerpo permiten que las moléculas, células, tejidos, órganos y sistemas funcionen a un nivel óptimo.

El papel de la regulación y la realimentación

Para alcanzar la homeostasis, los animales tienen sistemas reguladores que constantemente controlan las condiciones internas como la temperatura, la presión sanguínea, el pH de la sangre y la glucosa en sangre. Si aparece alguno de estos cambios variables, un sistema de la homeostasis actúa rápidamente para modificarlo. Al igual que un termostato en un sistema de calefacción, cada uno de estos sistemas tiene un **punto de partida,** un valor normal o meta para controlar la variable. Los animales tienen un punto de partida para el pH de la sangre, la concentración de oxígeno en la sangre, la disponibilidad de nutrientes y otros parámetros. En la mayoría de los mamíferos, el punto de partida para la temperatura está entre 35 y 39 °C. ¿Cómo mantiene un individuo sus tejidos en el punto de partida frente a los cambios en el entorno?

La clave para responder a esta pregunta es reconocer que el sistema de la homeostasis está basado en tres componentes generales mostrados en la **Figura 41.14.** Un **sensor** es una estruc-

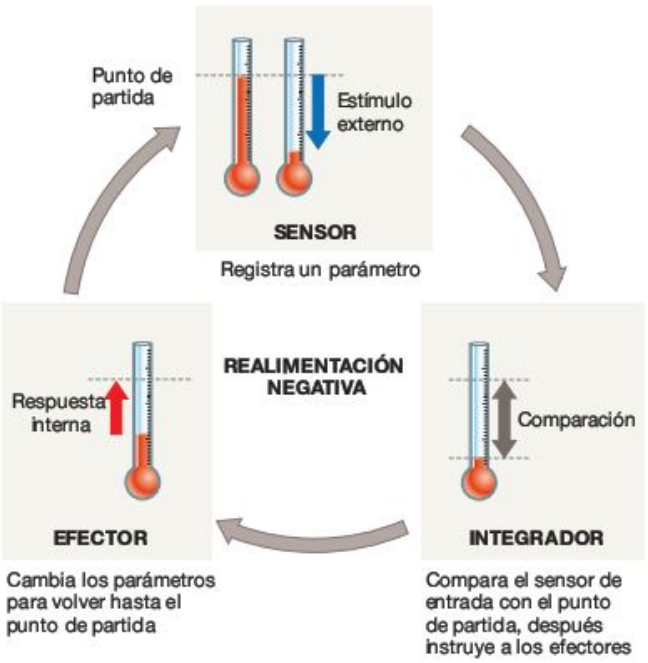


FIGURA 41.14 Los animales consiguen la homeostasis a través de la realimentación negativa. Las interacciones ocurren entre estos tres componentes de un sistema generalizado para lograr la homeostasis. Muchos animales utilizan sistemas de homeostasis similares a estos para mantener una variedad preferida de hidratación (concentración de agua), pH de la sangre, presión sanguínea, concentración de iones de calcio, temperatura corporal, etc.

tura que siente algunos aspectos del entorno tanto internos como externos. Un **integrador** es un componente que evalúa la información sensorial que entra y «decide» si la respuesta es necesaria para conseguir la homeostasis. Un **efector** es cualquier estructura que ayuda a restituir la condición interna deseada. Sin estos tres elementos, los sistemas de control de la homeostasis son incapaces de mantener un punto de partida deseado y la homeostasis es imposible.

Los sistemas de la homeostasis están basados en una realimentación negativa. Cuando tiene lugar la **realimentación negativa,** los efectores reducen o combaten los cambios en las condiciones internas. Por ejemplo, un aumento del pH en la sangre provoca que los efectores actúen para reducir ese aumento. El pH de la sangre vuelve hasta el punto de partida como respuesta a esta realimentación negativa.

Los capítulos siguientes de esta unidad investigan cómo los animales utilizan los sistemas sensor-integrador-efector para llegar a la homeostasis con respecto a las concentraciones solubles de sus células y tejidos, su suministro de oxígeno, y la disponibilidad de nutrientes. Para investigar el concepto más adelante, concentrémonos en las diferencias en cómo los animales consiguen la homeostasis con respecto a la temperatura.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Homeostasis

41.5 ¿Cómo regulan los animales la temperatura del cuerpo?

Todos los animales intercambian calor con el entorno. El calor fluye «cuesta abajo», desde las regiones con temperaturas más altas hasta las regiones con temperaturas más bajas. Si un individuo está más caliente que lo que lo rodea, perderá calor; si está más frío que su entorno, ganará calor.

Como muestra la **Figura 41.15,** los animales intercambian el calor con el entorno de cuatro maneras: conducción, convección, radiación y evaporación. La **conducción** es el traspaso directo de calor entre dos cuerpos físicos que están en contacto. Por ejemplo, cuando te sientas en una roca fría, el calor se traspasa de tu cuerpo a la roca. El ritmo en el que la conducción tiene lugar depende de la superficie del área de traspaso, lo pronunciado de la diferencia de temperatura entre los dos cuerpos y lo bien que conduce cada cuerpo el calor. El agua conduce el calor mucho mejor que el aire. Como resultado, una persona sumergida en agua que esté a 15 °C pierde calor mucho más rápido que una persona expuesta al aire a la misma temperatura.

La **convección** es un caso especial de conducción. Durante la conducción, el calor se traslada entre dos sólidos, pero durante la convección, el calor se intercambia entre un sólido y un líquido o un gas. Por ejemplo, la pérdida de calor que ocurre cuando el viento golpea tu piel se debe a la convección. Al tiempo que la velocidad del aire o del flujo del agua aumenta, el ritmo de traspaso de calor también lo hace.

La **radiación** es el traspaso de calor entre dos cuerpos que no están en contacto físico directo. Todos los objetos, incluidos los animales, irradian energía, como una función de su temperatura. Una hoguera irradia calor, así como tu cuerpo,

FIGURA 41.15 Cuatro métodos para intercambiar calor. Las flechas indican la dirección del intercambio del calor desde el cuerpo caliente hasta el frío.

EJERCICIO Dibuja un diagrama parecido que muestre una mariposa en verano.

aunque en un grado mucho más pequeño. La fuente más importante de irradiación energía es el sol.

La **evaporación** es la fase de cambio que tiene lugar cuando agua líquida se convierte en gas. La conducción, la convección y la radiación pueden causar la pérdida o la adquisición de calor, pero la evaporación lleva solo a la pérdida de calor. Pierdes calor cuando el agua se evapora de tu piel. Debido a la amplia vinculación de hidrógeno en agua líquida, se necesita una gran cantidad de energía para calentar el agua y que se produzca la evaporación. Si un día de verano te calienta demasiado el sol, el agua de tu piel y el sudor absorberán una gran cantidad de calor y te enfriarán. Al contrario, mojarse puede ser mortal en un día frío, ya que el agua de tu piel absorbe mucho más calor de tu cuerpo.

El intercambio es crítico en la fisiología de los animales ya que los individuos que se calientan o enfrían mucho podrían morir. El exceso de calor puede causar que enzimas y otras proteínas se desnaturalicen y dejen de funcionar, y esto podría llevar a una pérdida excesiva de agua y a la deshidratación. Una gran bajada de temperatura corporal, al contrario, puede ralentizar la función de la enzima y la producción de energía. En los seres humanos, un golpe de calor y la hipotermia («poco calor») ponen en peligro la vida.

Aunque la mayoría de los organismos no pueden regular la temperatura de su cuerpo, algunos animales tienen esta capacidad. Veámoslo más a fondo.

Temperatura del cuerpo y homeostasis

El control de la temperatura del cuerpo se llama **termorregulación** y es un aspecto importante de la homeostasis en algunos animales. La **Figura 41.16** ilustra cómo los componentes de los mamíferos sensor-integrador-efector regulan la temperatura del cuerpo. La información sobre la temperatura del

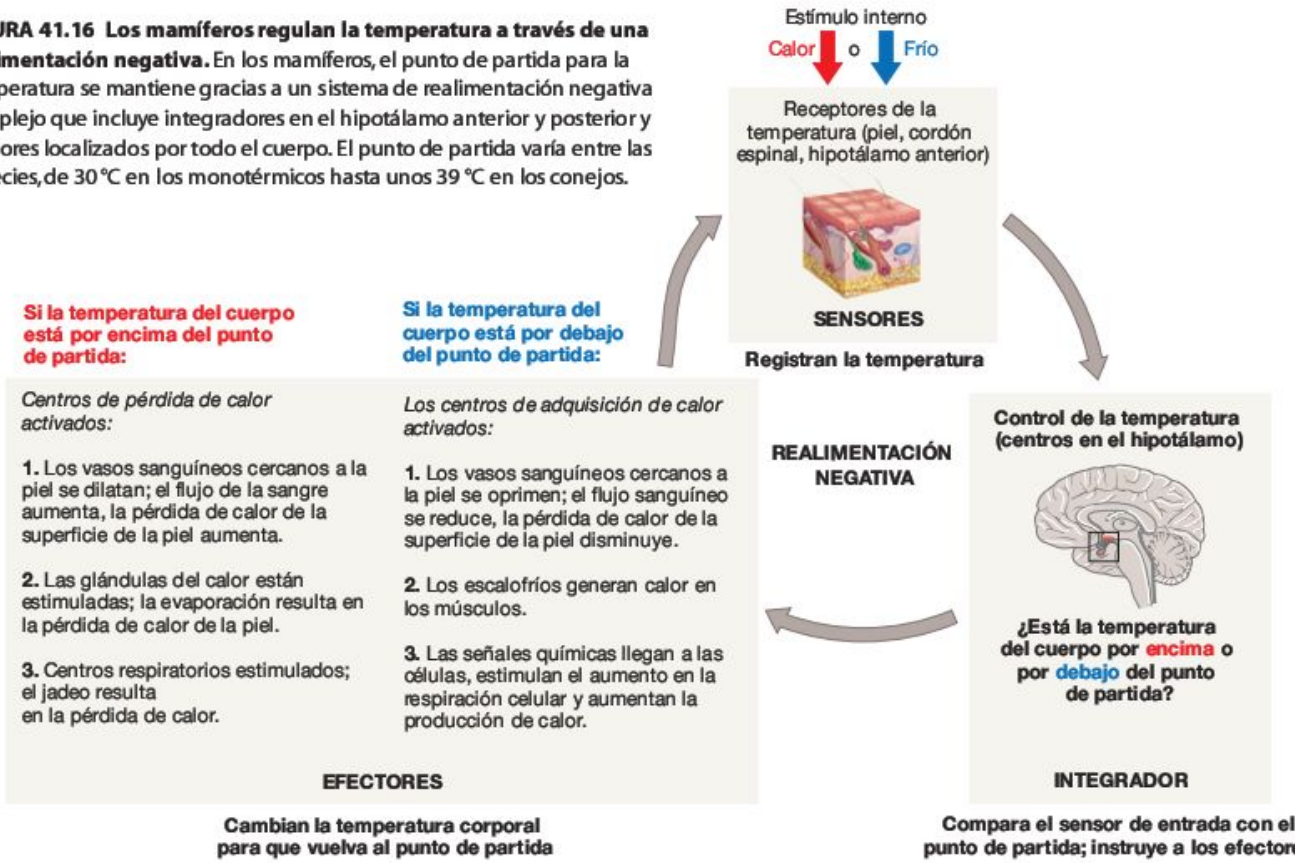


FIGURA 41.16 Los mamíferos regulan la temperatura a través de una realimentación negativa. En los mamíferos, el punto de partida para la temperatura se mantiene gracias a un sistema de realimentación negativa complejo que incluye integradores en el hipotálamo anterior y posterior y sensores localizados por todo el cuerpo. El punto de partida varía entre las especies, de 30 °C en los monotérmicos hasta unos 39 °C en los conejos.

cuerpo está controlada constantemente por receptores localizados por todo el cuerpo. Por ejemplo, los que se encuentran en la piel responden al enfriamiento o al calentamiento. Como respuesta, estos sensores de frío y de calor cambian el modelo de las señales eléctricas que envían a neuronas adyacentes. Los receptores que están en la región del cerebro llamada el **hipotálamo** anterior responden de forma similar a los cambios en la temperatura de la sangre.

Las señales eléctricas que se originan con los receptores de temperatura que están en la piel, el cordón espinal y el hipotálamo anterior son trasmitidas a un integrador en el cerebro. Las pruebas actuales indican que los centros separados en el hipotálamo del cerebro integran y responden a un aumento o disminución en la temperatura corporal. Si un mamífero se enfría, las células de la región del cerebro del hipotálamo posterior envían señales a los efectores que ponen la temperatura corporal en su punto de partida. Por ejemplo, las señales del hipotálamo posterior podrían inducir escalofríos para generar calor, y el pelo de la piel o las plumas para aumentar el aislamiento y retener el calor. Las señales de las mismas células o de células cercanas pueden aumentar el ritmo de la respiración celular, generando así más calor corporal. Pero si un individuo se calienta demasiado, un integrador en el hipotálamo anterior envía señales para iniciar la sudoración o el jadeo, respuestas que enfrían el cuerpo. Las señales de las mismas células o de células cercanas pueden también inducir cambios en el comportamiento que ralenticen la producción de calor, como la búsqueda de la sombra o de una madriguera fría.

Las respuestas del comportamiento y fisiológicas tanto al enfriamiento como al calentamiento hacen retroceder la temperatura corporal hacia el punto de partida a través de una realimentación negativa. Los sistemas de la homeostasis que aparecen en la Figura 41.16 muestran varios puntos generales sobre los efectores que mantienen la homeostasis:

- Es normal observar excesos en los sistemas de realimentación; existen varias maneras de aumentar o disminuir un parámetro.
- Los sistemas de realimentación trabajan en «parejas antagónicas»: un grupo de respuestas aumenta un parámetro mientras que otro grupo lo disminuye.
- La entrada los sensores e integradores es constante, por lo que los sistemas de realimentación están constantemente haciendo regulaciones relativas al punto de partida.

Ganancia y pérdida de calor

Para comprender la regulación de la temperatura en los animales, es fundamental reconocer que poseen muchos mecanismos para obtener calor. Por ejemplo, un **endotermo** («calor interno») produce el calor adecuado para calentar sus propios tejidos, mientras que un **ectotermo** («calor externo») depende principalmente del calor adquirido del entorno.

Los endotermos y los ectotermos representan dos extremos opuestos a lo largo de unas fuentes de calor continuas. Muchos animales son parcialmente endotérmicos y parcialmente ectotérmicos. También hay dos extremos en un continuo que

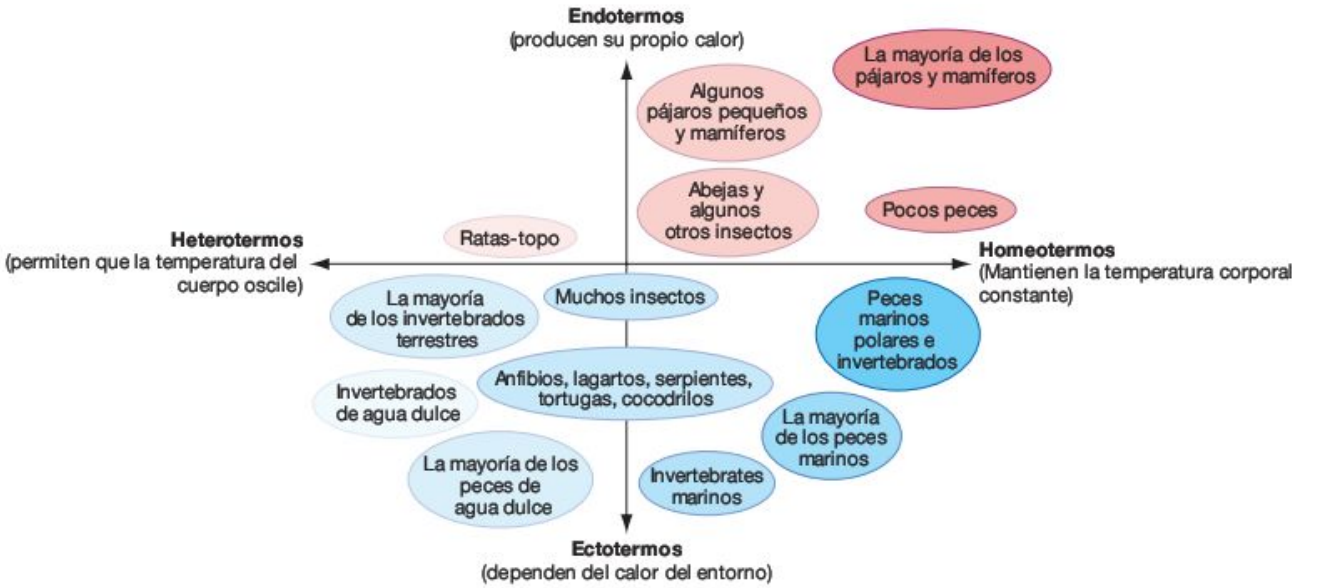


FIGURA 41.17 Tipos de termorregulación. Muchos tipos de termorregulación actúan en los animales. La mayoría de los mamíferos son endotermos y homeotermos. La mayoría de los invertebrados son ectotermos y heterotermos.

EJERCICIO Añade etiquetas al gráfico que indiquen la localización de los animales presentados en este capítulo, incluyendo oryx, *uta stansburiana*, abejorros y pinzones de las Galápagos.

muestra si los animales mantienen su temperatura corporal constante: los **homeotermos** («parecido-calor») mantienen su temperatura constante, mientras que los **heterotermos** («distinto-calor») permiten que la temperatura aumente o disminuya según las condiciones medioambientales.

Estas fuentes de calor que un animal utiliza y el grado al que su temperatura corporal varía pueden tratarse como ejes en un gráfico, como se muestra en la **Figura 41.17.** Como homeotermos endotérmicos, los seres humanos y otros mamíferos, junto con muchas aves, ocupan la esquina superior derecha del gráfico. Estas especies producen su propio calor de forma metabólica y mantienen una temperatura corporal constante. Como heterotermos ectotérmicos, las larvas de mosquitos y otros invertebrados de agua dulce ocupan la esquina inferior izquierda del gráfico. Sin embargo, muchas especies animales se encuentran entre estos extremos:

- Algunos mamíferos adaptados al desierto, como los oryx, permiten que las temperaturas de su cuerpo aumenten durante la parte más calurosa del día, lo que significa que son de alguna manera heterotermos.
- Los mamíferos pequeños que viven en climas fríos pierden rápidamente el calor porque la superficie del área es relativamente más grande que su volumen. Para sobrevivir cuando las temperaturas son frías, las especies como las ardillas terrestres reducen su ritmo metabólico y permiten que la temperatura de su cuerpo disminuya. Esta característica se conoce como **torpor.** Si el torpor se prolonga durante meses o semanas, se conoce como **hibernación** (**Figura 41.18a;** véase también **Cuadro 41.1**).
- Las ratas topo desnudas son mamíferos pero no tienen aislamiento porque no tienen pelo (**Figura 41.18b**). Viven en

(a) Las ardillas terrestres como la ardilla listada utilizan el torpor para ahorrar energía cuando los alimentos escasean.

(b) La temperatura corporal de los topos sin pelo coincide con la de las madrigueras subterráneas.

(c) Los abejorros tiritan para calentarse en las mañanas frías.

FIGURA 41.18 Estrategias diferentes de termorregulación.

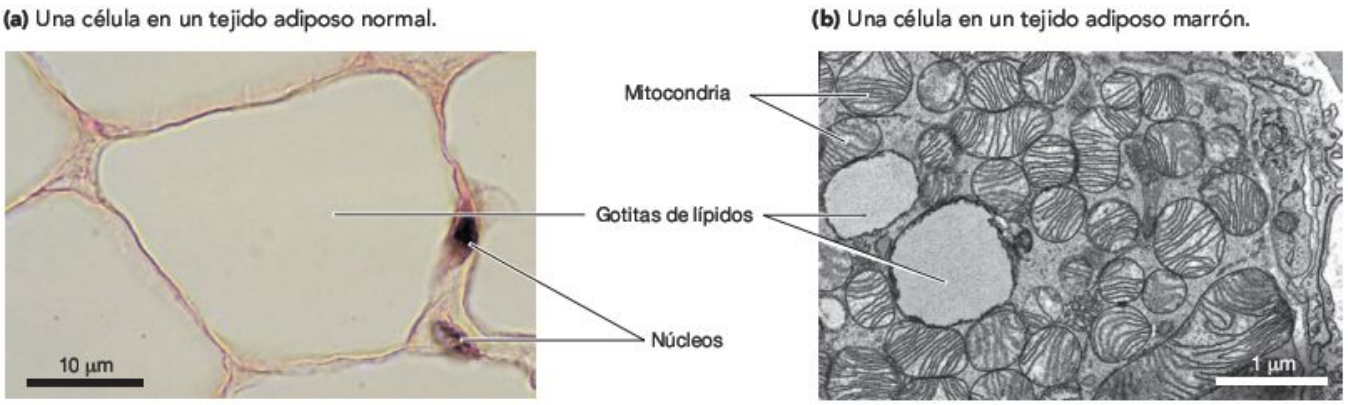


FIGURA 41.19 La estructura de las células en los tejidos adiposos marrones tienen correlación con su función. (a) Las células en un tejido adiposo normal almacenan grasa. **(b)** Las células en un tejido adiposo marrón almacenan grasa, pero están también empaquetadas con la mitocondria. En lugar de producir ATP, estas mitocondrias producen principalmente calor.

túneles subterráneos y consiguen que la temperatura de su cuerpo aumente o disminuya dependiendo de la temperatura de la madriguera. Son heterotermas y son las intermediarias entre los ectotermos y los endotermos.

- En las mañanas frías, los abejorros «tiritan» al contraer los músculos que utilizan para volar. (Durante el vuelo, estos mismos músculos se contraen alternando el modo de batir las alas). Los escalofríos generan bastante calor para aumentar la temperatura corporal en la preparación para el vuelo (**Figura 41.18c**).

Incluso en un endotermo homeotérmico como los mamíferos o las aves, la temperatura del cuerpo puede variar ampliamente en las diferentes regiones del cuerpo. Cuando un ganso canadiense está sobre el hielo, sus pies pueden estar a una temperatura de solo 9 °C, incluso si el centro de su cuerpo está a 35 °C. Existen tipos similares de variación en los atunes y las caballas, que son ectotermos pero generan calor para calentar varias secciones de sus cuerpos, como sus ojos o los músculos responsables de nadar rápido.

¿De dónde viene el calor corporal? Además de ganar calor al tomar el sol o tumbarse sobre rocas o sobre la tierra, los ectotermos generan parte de calor como un subproducto del metabolismo. La cantidad de calor que generan es pequeña si la comparamos con la de los endotermos, ya que los ectotermos tienen tasas de metabolismo bajas. Los endotermos, al contrario, pueden calentarse ellos mismos, ya que sus ritmos metabólicos basales son extremadamente altos. También pueden mantener temperaturas corporales altas porque han desarrollado estructuras aislantes como las plumas o el pelo.

El contraste entre la tasa metabólica y la capacidad para producir calor de los endotermos y ectotermos se refleja en la estructura de sus tejidos. Por ejemplo, los investigadores han observado que la densidad mitocondrial y la actividad de la enzima mitocondrial son tres cuartos más grandes en las células de un endotermo que en las células de un ectotermo del mismo tamaño. Esta comparación es muy importante porque la mayoría de las reacciones que generan los ATP y calor tienen lugar en la mitocondria.

Además, algunos endotermos tienen tejidos especiales para generar calor. El mejor ejemplo es el tejido adiposo marrón que se halla en algunos mamíferos. El **tejido adiposo** es un tejido conectivo cuyas células almacenan grasa (**Figura 41.19a**). El **tejido adiposo marrón** es un tipo de tejido especializado que muestra una gran densidad de mitocondrias y grasa almacenada (**Figura 41.19b**). Cuando la mitocondria oxida las moléculas de grasa en el tejido adiposo marrón, no se produce ATP. En su lugar, toda la energía química almacenada en las grasas se libera como calor. Como resultado, el tejido adiposo marrón produce casi 10 veces más calor que otros tejidos.

El tejido adiposo marrón es particularmente común en animales pequeños y en los de menor tamaño de especies grandes, incluidos los seres humanos. La producción de calor ayuda a los pequeños animales a salir del torpor (véase Cuadro 41.1). En los seres humanos, las manchas de tejido adiposo marrón se encuentran en la región del cuello y del pecho en los recién nacidos. Debido a que los menores de las especies son pequeños, tienen un ratio de área de la superficie/volumen grande y pierden el calor más rápido. Basándonos en tales observaciones, el tejido adiposo marrón se interpreta como una adaptación de los endotermos pequeños para conseguir la homeostasis con respecto a la temperatura.

¿Cómo conservan el calor los animales? En entornos terrestres, el calor se pierde fácilmente por la evaporación, convección y radiación. El aire conduce escasamente el calor, por lo que es un buen aislante. Así, no es una coincidencia que los animales endotérmicos hayan elaborado estructuras externas que atrapan el aire, ralentizan el ritmo de intercambio de calor por la conducción y conservan el calor corporal. Las aves tienen plumas bajas que desarrollan esta función; los mamíferos tienen pelo en la parte inferior que forma una red delgada, atrapa el aire y previene la pérdida de calor por conducción, convección y radiación.

En entornos acuáticos, no se pierde calor debido a la evaporación. Se gana y pierde poco calor debido a la radiación, ya que el agua transmite de manera limitada la radiación. Pero el agua es un conductor del calor tan eficaz que el calor metabólico producido por los organismos acuáticos se pierde rápidamente, especialmente a través de estructuras como las bran-

CUADRO 41.1 Una mirada más cercana al letargo y la hibernación

A medida que las temperaturas caen y los días se hacen más cortos en otoño, los animales que viven en latitudes altas y grandes elevaciones afrontan retos fisiológicos graves. Para que un individuo endotérmico mantenga su temperatura tiene que quemar (oxidar) grandes cantidades de alimentos. Sin embargo para las especies que comieron alimentos de temporada como los insectos, las semillas o el néctar, las reservas de alimentos están disminuyendo a medida que la demanda de alimentos aumenta. El problema es muy grave para las especies que pierden el calor con rapidez debido a que el tamaño de su cuerpo es pequeño. Sin embargo las ardillas, los ratones de campo y los ratones abundan en el norte y en los hábitats montañosos. ¿Cómo se las arreglan los animales? En algunos casos, los mamíferos pequeños se retiran a madrigueras subterráneas que son mucho más calientes que la superficie terrestre y que tienen reservas de hierbas y semillas que han almacenado durante el verano. Pero otras especies resisten al hacerse inactivas y permitir que la temperatura de su cuerpo caiga hasta niveles justo por encima de la temperatura ambiental. Los ratones que hibernan y las ardillas listadas gastan solo la energía necesaria para mantener la temperatura de su cuerpo en unos 2 °C, justo por encima de los límites letales, durante semanas o meses. En las noches frías, los colibrís pueden soportar que su temperatura caiga a por debajo de los 25 °C, hasta un mínimo de 10 °C.

Los animales en letargo reducen espectacularmente el ritmo de su corazón y el consumo de oxígeno y pueden aguantar largos periodos cuando la respiración se suspende temporalmente. El letargo da como resultado un ahorro de energía significativo durante un invierno largo o incluso durante una única noche.

La excitación del letargo o la hibernación diaria es energéticamente costosa. Para que un animal en letargo recobre su temperatura corporal a sus niveles normales, debe o bien activar la producción de calor desde un tejido especializado o temblar intensamente. La cantidad de energía que utiliza un animal durante la excitación desde el letargo puede agotar las reservas de energía hasta niveles peligrosamente bajos. Sin embargo, está claro que el letargo confiere una ventaja saludable en algunas especies de mamíferos y aves, ya que les permite desarrollarse en otras circunstancias en hábitats inhóspitos.

quias, que tienen una gran área de superficie y una gran velocidad de flujo sanguíneo. Como resultado, casi todos los invertebrados acuáticos y los peces son ectotermos. La temperatura de su cuerpo es la misma que la del agua en la que viven.

¿Cómo se enfrentan a la pérdida de calor debido a la conducción los endotermos que viven en hábitats acuáticos? Si has ido alguna vez a nadar en agua fría, puedes comprender el problema al que se enfrentan las focas, nutrias y ballenas. Para conservar el calor, las nutrias tienen una piel densa que repele el agua, lo que hace que mantengan una capa de aire condensado junto a su piel. Las focas y las ballenas están aisladas por capas gruesas de grasa. Algunas ballenas tienen una característica que minimiza la pérdida de calor de su lengua, la cual está expuesta al agua fría cuando se alimenta. Como muestra la **Figura 41.20a,** la lengua de la ballena gris contiene una serie de arterias y venas que están yuxtapuestas. Cada arteria central lleva el calor y la sangre oxigenada desde el centro del cuerpo hasta la lengua, y está rodeada por varias venas pequeñas, que transportan de vuelta la sangre fría de la superficie de la lengua hasta el centro del cuerpo. Como los dos tipos de vasos sanguíneos no están colocados paralelamente, lo que hace que puedan transportar la sangre en direcciones opuestas, el calor

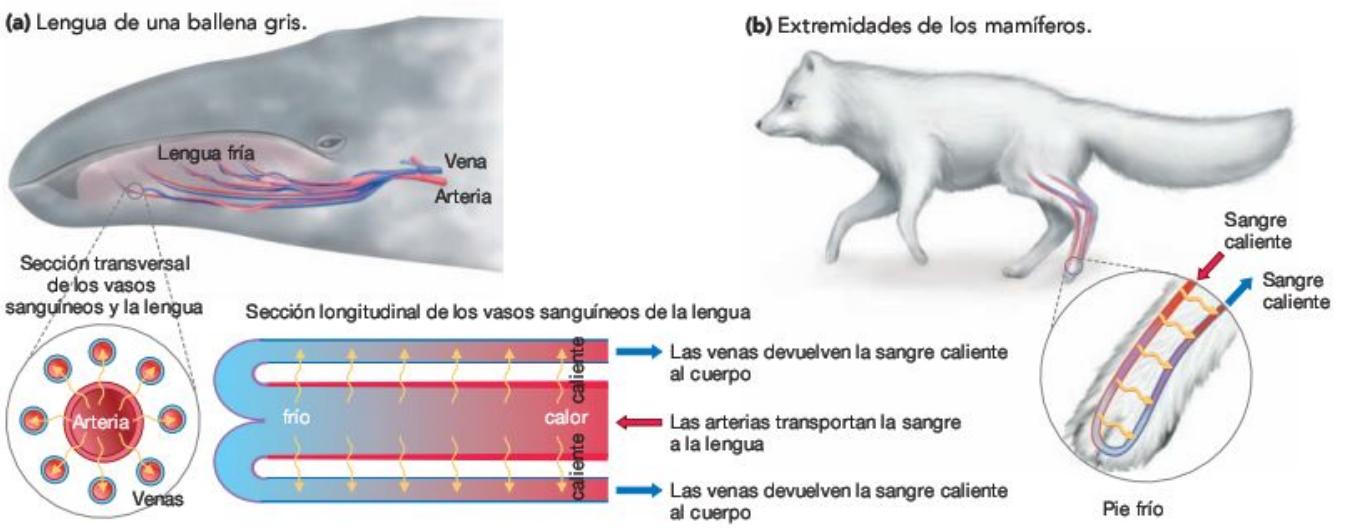


FIGURA 41.20 Los intercambiadores a contracorriente conservan el calor. (a) En la lengua de una ballena gris, la sangre viaja en direcciones opuestas a través de venas y arterias yuxtapuestas. El calor fluye desde las arterias hasta las venas. Ese calor es devuelto al cuerpo en lugar de perderse en el agua de los alrededores. **(b)** Los órdenes a contracorriente son comunes en las piernas de los mamíferos y de las aves que viven en hábitats fríos.

es transferido de forma eficaz entre ellos. Este orden es conocido como intercambiador de calor a contracorriente. Se encuentran órdenes similares que conservan el calor en las arterias y en las venas de las aletas de las ballenas y delfines y en las piernas de los zorros árticos (**Figura 41.20b**).

Los **intercambiadores a contracorriente** son comunes en los animales. El principio de diseño básico es que dos fluidos adyacentes fluyen a través de tubos adyacentes en direcciones opuestas. Como muestra la sección longitudinal de la Figura 41.20a, el fluido que introduce el intercambiador de calor a contracorriente está inicialmente caliente, pero trasfiere el calor al adyacente a un ritmo constante, enfriando el fluido que fluye en dirección opuesta. En un intercambiador de calor a contracorriente, existe una pendiente de más caliente hasta más frío entre las dos corrientes en todos los puntos a lo largo de toda la longitud del intercambiador. El orden contracorriente hace que una pendiente se mantenga entre dos tubos. Si las dos soluciones fuesen a seguir la misma dirección, la pendiente entre las dos soluciones desaparecería a medida que la fuente actual se enfría y el recipiente actual se calienta. En su lugar, existe una pendiente a lo largo de toda la longitud del intercambiador a contracorriente.

Un segundo punto clave sobre los intercambiadores de calor a contracorriente es que, incluso si la temperatura diferencial entre las soluciones en cualquier punto a lo largo de los tubos es relativamente más pequeña, hay una gran temperatura diferencial entre los tubos. En efecto, hay pequeñas diferencias en el calor a lo largo de la longitud del intercambiador recapitulado para crear una gran pendiente de temperatura total. Cuanto más grande sea el sistema, más grande será el total diferencial. Para destacar este fenómeno, los sistemas se llaman a veces multiplicadores a contracorriente.

Si entiendes cómo funcionan los intercambiadores a contracorriente, deberías ser capaz de hacer un diagrama que intercambie iones de sodio (Na^+) por difusión. Tu diagrama debe incluir etiquetas que indiquen áreas de concentración de Na^+ altas frente a bajas y flechas que indiquen (1) la dirección en que las soluciones se están moviendo en el intercambiador y (2) la dirección de la difusión de Na^+. También deberías poder hacer un diagrama de lo que pasaría en estos intercambiadores contracorriente si las dos soluciones involucradas funcionan en la misma dirección, en lugar de en dirección contraria.

Ectotermo frente a endotermo

Analizar la termorregulación de los animales constituye una forma conveniente de examinar algunos de los términos más importantes de este capítulo. Los biólogos interpretan los sistemas homeostáticos como adaptaciones que han aumentado por medio de la selección natural. La estructura de las células y los tejidos involucrados en la homeostasis, como el tejido adiposo marrón rico en mitocondrias y los intercambiadores de calor contracorriente, está relacionada con su función. Debido a que se pierde y se gana calor a través de las superficies, la relación entre la superficie del área y el volumen es importante. Los organismos pequeños pierden calor mucho más rápido que los grandes, de modo que resulta difícil para los pequeños endotermos calentarse sin gastar cantidades prohibitivas de energía. La relación entre la superficie del área y el volumen explica por qué no existen endotermos más pequeños que una musaraña o un colibrí, aunque existan millones de ectotermos del tamaño de unos centímetros o unos milímetros.

Comparar un endotermo con un ectotermo proporciona un ejemplo de adaptación en los elementos de compensación. Debido a que los endotermos mantienen las enzimas a temperaturas óptimas todo el tiempo, los mamíferos y las aves son capaces de seguir activos en el invierno y por la noche. A causa de la alta tasa metabólica y al aislamiento, los endotermos son también capaces de mantener niveles muy altos de actividades aeróbicas, como correr o volar. Estas habilidades tienen un coste: para estimular sus altas tasas metabólicas, los endotermos tienen que conseguir muchos alimentos. La energía utilizada para producir calor no está disponible para otros procedimientos de demanda de energía, como la reproducción y el crecimiento.

Los ectotermos, por el contrario, pueden desarrollarse con un consumo mucho menor de alimentos. Pueden también utilizar una proporción de su consumo de energía total más grande para ayudar en la reproducción. Sin embargo, debido a que las reacciones químicas dependen de la temperatura, la actividad de los músculos y la digestión frenan drásticamente cuando la temperatura del cuerpo de un ectotermo cae. Como resultado, los ectotermos son más vulnerables a los depredadores en temperaturas frías y en general no tienen tanto éxito como los endotermos que viven en entornos fríos o mantienen su actividad en temperaturas nocturnas frías.

Para resumir, cada serie de adaptaciones tiene ventajas y desventajas. Como todas las adaptaciones, los endotermos y los ectotermos implican elementos de compensación. Analizar estos elementos de compensación ha inspirado también un animado debate sobre por qué los endotermos evolucionaron en primer lugar. Las aves evolucionaron a partir de los dinosaurios endotérmicos, y los mamíferos a partir de un linaje de reptiles ectotermos que hoy en día está extinguido. ¿Por qué la selección natural favoreció la evolución del endotermo en cada caso? ¿Fue para posibilitar las actividades necesarias para su supervivencia? ¿O quizá la endotermia permitió que las aves y los mamíferos colonizaran hábitats fríos o permanecer activos por la noche? Estas preguntas están sin resolver. Las investigaciones sobre la forma y la función de los animales y la naturaleza de la adaptación continúan.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los dos aspectos más importantes de la regulación de la temperatura que varían entre las especies animales son: la cantidad de calor generada por los tejidos propios y el grado al que la temperatura del cuerpo varía con el tiempo.

Deberías ser capaz de...

1) Describir tres maneras en las que los animales ganan calor y cuatro maneras en las que los animales pierden calor.
2) Hacer un diagrama de cómo deberían estar colocadas las arterias y las venas en la lengua de una ballena para que no funcionen como intercambiador de calor contracorriente.
3) Hablar de las ventajas y desventajas de los endotermos y ectotermos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Una adaptación es un rasgo hereditario que permite a los individuos que lo tienen producir en un entorno determinado más crías que los individuos que no tienen dicho rasgo. Las adaptaciones son cambios genéticos que tienen lugar en poblaciones a lo largo del tiempo y que resultan de la selección natural empleada por el entorno. Si el fenotipo de un ser cambia durante su vida como respuesta a cambios medioambientales, este cambio se debe a la aclimatación, no a la adaptación. En los rasgos adaptativos, existe a menudo una fuerte correlación entre una estructura y su función.

Los biólogos analizan la estructura y la función de los animales en diversos niveles: moléculas, células, tejidos, órganos y sistemas.

Las células que tienen la misma estructura y una función común están agrupadas juntas en cuatro tipos generales de tejidos: tejido epitelial, tejido conectivo, tejido muscular y tejido nervioso. El epitelio es un tipo de tejido particularmente importante porque define el interfaz entre los entornos internos y externos de los animales. Las células y los tejidos del epitelio tienen una polaridad distinta.

Los órganos son estructuras que están compuestas por varios tejidos que desarrollan tareas específicas. Los órganos están organizados en sistemas que trabajan juntos de forma integrada para desarrollar una función.

Deberías ser capaz de (1) dibujar células en la superficie de la capa de un epitelio, (2) explicar cómo sus estructuras tienen correlación con su función como un interfaz entre el entorno interno y externo, y (3) predecir el efecto de un medicamento que produzca uniones estrechas entre estas células aflojadas.

El tamaño del cuerpo tiene una gran influencia en el funcionamiento de los animales. Por ejemplo, debido a que los animales pequeños tienen una superficie del área bastante grande en relación a su volumen, pierden el calor más rápido que los grandes. La relación entre la superficie del área y el volumen desempeña también un papel muy importante en el proceso de difusión mediada, como el intercambio de gases, la absorción de la nutrición y la excreción de desperdicios.

Muchos de los efectos del tamaño del cuerpo en las formas en las que trabajan los animales resultan de la relación entre el área de la superficie de una estructura y su volumen. Por ejemplo, los animales grandes tienen ritmos metabólicos bajos, porque poseen un área de la superficie relativamente pequeña para intercambiar oxígeno y nutrientes necesarios para mantener el metabolismo. La superficie del área relativamente alta de los animales pequeños, por el contrario, implica que pierden calor extremadamente rápido. Como resultado, no existen animales endotérmicos pequeños.

Deberías ser capaz de explicar por qué sería imposible para un gorila del tamaño de King Kong tener pelo.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Surface Area/Volume Relationships

Los animales mantienen un entorno relativamente constante dentro de sus cuerpos, ya que tienen sistemas que cambian las sensaciones en condiciones internas y provocan respuestas que restituyen las condiciones a su estado normal.

La homeostasis es el mantenimiento de condiciones físicas y químicas relativamente constantes dentro del cuerpo. Los animales tienen un punto de partida, o un objetivo, para el pH de la sangre, la concentración de oxígeno en los tejidos, la disponibilidad de los nutrientes y otros parámetros. Por ejemplo, la mayoría de los mamíferos tienen un punto de partida para la temperatura corporal de unos 37 °C. Si un individuo se empieza a recalentar, jadeará o sudará y buscará un entorno frío como respuesta. Si la temperatura de su cuerpo comienza a disminuir, responderá tiritando, tomando el sol o ahuecando su pelo. Los animales se han adaptado a vivir en entornos «extremos» a medida que han evolucionado mecanismos de regulación de la temperatura que se enfrentan a grandes fluctuaciones en la temperatura del entorno.

Deberías ser capaz de explicar cómo, debido a la aclimatación y a la adaptación, el sistema homeostático de la temperatura del cuerpo en una especie de mamíferos podría cambiar a medida que la temperatura global aumenta.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Homeostasis

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cómo miden los biólogos la tasa metabólica de los animales?
   a. Tomando su temperatura.
   b. Midiendo la velocidad a la que utilizan el oxígeno.
   c. Midiendo la velocidad a la que utilizan la glucosa.
   d. Midiendo la velocidad a la que producen desperdicios.
2. ¿Cómo está correlacionada más estrechamente la estructura de un tejido conectivo con su función?
   a. La densidad de las células en los tejidos está correlacionada con la función del tejido.
   b. La superficie del área está correlacionada con la función del tejido.
   c. El origen del tejido (desde el endodermo, mesodermo o ectodermo) está correlacionado con la función del tejido.
   d. La naturaleza de una matriz extracelular está correlacionada con la función del tejido.
3. A medida que un animal crece en tamaño, ¿qué sucede?
   a. Su superficie del área crece más rápido que su volumen.
   b. Su volumen crece más rápido que la superficie del área.
   c. Su volumen y superficie del área aumentan en una proporción perfecta.
   d. Su volumen aumenta, pero la superficie del área total disminuye.

4. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones describe mejor el punto de partida en un sistema homeostático?
   a. Las células que acumulan y transmiten información sobre el estado del sistema.
   b. Las células que reciben información sobre el estado del sistema y mandan los cambios al sistema.
   c. Los componentes variados que producen cambios apropiados en el sistema.
   d. El valor del objetivo o «normal» para el parámetro en cuestión.
5. ¿Qué significa la afirmación de que un animal es un endotermo heterotérmico?
   a. La temperatura de su cuerpo puede variar, pero produce calor desde sus propios tejidos.
   b. La temperatura de su cuerpo varía porque obtiene la mayor parte de su calor a partir de las fuentes externas a su cuerpo.
   c. La temperatura de su cuerpo no varía porque produce calor de sus propios tejidos.
   d. La temperatura de su cuerpo no varía, aunque obtiene la mayor parte del calor a partir de las fuentes externas a su cuerpo.
6. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones es una ventaja que tienen los ectotermos frente a los endotermos del mismo tamaño?
   a. Necesitan mucho menos alimento.
   b. Pueden ahorrar energía en temperaturas frías hibernando (entrando en torpor durante periodos largos).
   c. Pueden seguir activos en temperaturas frías o durante la noche, cuando las temperaturas son bajas.
   d. Tienen ritmos metabólicos más altos y crecen mucho más rápido.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. b; 4. d; 5. a; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. ¿Por qué es el epitelio un tejido particularmente importante para conseguir la homeostasis?
2. La tasa metabólica de una rana durante el verano (35 °C) es cerca de ocho veces más alta que en invierno (5 °C). Compara y contrasta la capacidad de un individuo para moverse, intercambiar gases y digerir la comida en las dos temperaturas. ¿En qué estación necesitará la rana la energía de la comida y por qué?
3. Piensa en las siguientes células, tejidos y órganos:
   Células nerviosas
   Tejido adiposo marrón
   Tejido de los pulmones en los seres humanos
   Secciones que se absorben en el tracto digestivo
   Capilares
   Picos de los pinzones de las Galápagos
   Branquias de los peces

   En cada caso, ¿cómo se relaciona la estructura con la función?
4. Dibuja una esfera grande y otra pequeña. Explica por qué el ratio de la superficie del área/volumen es diferente en las dos estructuras. Si los materiales se difunden dentro y fuera de cada esfera, ¿en qué caso tendrá lugar la difusión de forma más efectiva en relación al volumen? Explica por qué.
5. Piensa en un día en el que las temperaturas diurnas alcancen los 30 °C y durante la noche caigan hasta los 18 °C. Analiza cómo una hormiga podría ganar y perder calor por conducción, convección, radiación y evaporación para evitar el sobrecalentamiento durante el día y escape del letargo del frío inducido al comienzo de la mañana y de la tarde.
6. Explica cómo funcionan los intercambiadores de calor a contracorriente. (Incluye un diagrama).

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Cuando hay pocos alimentos, los pinzones terrestres más grandes que la media ganan el combate contra las semillas. Los biólogos han documentado que hay una fuerte selección natural a favor del tamaño grande del cuerpo bajo estas condiciones, y que la población de pinzones evoluciona como respuesta a esto. Si es así, ¿por qué no son los pinzones terrestres medios mucho más grandes?
2. ¿Qué datos necesitarías recoger para documentar que la aclimatación y/o adaptación está teniendo lugar en una población de lagartos, como intensificadores del calentamiento global?
3. Un ingeniero tiene que diseñar un sistema para disipar el calor desde un tipo nuevo de motor de un coche que al funcionar está especialmente caliente. Recuerda que el calor se obtiene y pierde como una función de la superficie del área. Sugiere ideas para considerar que está inspirado por estructuras biológicas con ratios excepcionalmente altas de la superficie del área /volumen.
4. Supón que un amigo tuyo está intentando decidir si comprar una tortuga o un ratón como mascota. Al tomar la decisión, todo lo que le preocupa es cuánto cuesta alimentar a un animal. Tu amigo dice que no puede decidir porque los dos animales pesan lo mismo y sus alimentos cuestan lo mismo. Como biólogo, ¿cuál es tu consejo?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

42 Equilibrio hídrico y electrolítico en los animales

CONCEPTOS CLAVE

- Los hábitats de agua dulce, marinos y terrestres presentan diversos desafíos para los animales en lo que se refiere al mantenimiento de su equilibrio hídrico y electrolítico.
- En los animales marinos existen unas células epiteliales especializadas que tienen proteínas en la membrana que eliminan el exceso de sal (NaCl) del organismo para que pueda ser excretada. El mismo tipo de células se encuentran en los riñones de los mamíferos.
- En los insectos terrestres, la pared del intestino y los tubos de Malpighi son los responsables de excretar los desperdicios hidrosolubles y alcanzar la homeostasis respecto a las concentraciones de agua y electrolitos.
- En los vertebrados terrestres, el riñón es el responsable de excretar los desperdicios hidrosolubles y alcanzar la homeostasis respecto a las concentraciones de agua y electrolitos.

Los animales terrestres pierden agua cada vez que respiran y orinan. Para muchos animales, beber es un modo importante de obtener agua y conseguir la homeostasis. Este capítulo explora cómo mantienen el equilibrio hídrico los animales terrestres y acuáticos.

Las reacciones químicas que hacen posible la vida tienen lugar en una solución acuosa. Si se rompe el equilibrio entre agua y solutos, esas reacciones químicas, y la propia vida, pueden detenerse. Por ejemplo, los seres humanos pueden permanecer vivos durante semanas sin comer, pero sobreviven como mucho durante ocho días sin beber agua. De vez en cuando, los huracanes introducen tanta agua dulce en las costas oceánicas que las concentraciones normales de sal se rompen y los animales marinos mueren. El mantenimiento del equilibrio hídrico es una cuestión de vida o muerte.

Un animal alcanza el equilibrio hídrico cuando su ingesta de agua iguala a la pérdida de la misma. El mantenimiento del equilibrio hídrico es un elemento importante en la homeostasis, la habilidad de mantener tanto las células como los tejidos en condiciones favorables. El equilibrio hídrico también está íntimamente asociado con el mantenimiento de una concentración equilibrada de solutos en el interior del organismo. En muchos animales, los solutos más abundantes son los iones: el sodio (Na^+), el cloruro (Cl^-), el potasio (K^+) y el calcio (Ca^{2+}). El conjunto de estas sustancias se conoce como electrolitos. Un **electrolito** es un componente que se disocia en iones cuando se disuelve en agua. Como las células requieren concentraciones precisas de Na^+, Cl^-, K^+ y Ca^{2+} para funcionar con normalidad, el mantenimiento de un equilibrio de electrolitos es crucial para la supervivencia. En el hombre, desequilibrios de electrolitos graves pueden llevar a espasmos musculares, confusión, ritmo cardiaco irregular, fatiga, parálisis e incluso la muerte.

El equilibrio hídrico, el equilibrio iónico y la excreción de productos de desecho están estrechamente ligados a este pro-

ceso. Si el agua entra en un organismo o en una célula, la concentración de iones cae. Cuando el agua se pierde durante la excreción de desperdicios solubles, la concentración de iones aumenta o se puede crear un déficit de agua.

¿Cómo mantienen los animales el equilibrio hídrico y electrolítico? Los animales consiguen agua de cuatro modos distintos: (1) absorbiéndola por ósmosis, (2) bebiendo, (3) comiendo, y (4) como un subproducto de la respiración celular. Pierden agua a través de la orina y las heces, por evaporación o por pérdida osmótica. Para mantener el equilibrio hídrico, las ganancias y las pérdidas deben ser iguales. Las cantidades de iones deben equilibrarse de un modo similar.

Nuestra investigación sobre el equilibrio hídrico y electrolítico empieza con un vistazo a cómo se mueve el agua hacia el interior y el exterior de las células. Veremos por qué los hábitats acuáticos y terrestres afectan a los animales de maneras diferente y luego profundizaremos en la investigación sobre los mecanismos tanto celulares como moleculares responsables del mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico en cada uno de estos medios. Aunque los animales acuáticos y los terrestres se enfrentan a desafíos muy diferentes, en varios casos utilizan mecanismos moleculares comunes.

42.1 Osmorregulación y estrés osmótico

En el Capítulo 6 se presentaron la difusión y la ósmosis. La **difusión** es el movimiento de sustancias desde regiones de mayores concentraciones a regiones con menores concentraciones. Los iones y las moléculas se difunden a través de su **gradiente de concentración.** La **Figura 42.1a** ilustra un ejemplo especialmente importante de difusión. En este caso, dos sustancias disueltas, o **solutos,** rebajan selectivamente sus gradientes de concentración por la vía de la difusión a través de una membrana permeable. Una **membrana selectivamente permeable,** como la bicapa de fosfolípidos, es una membrana que algunos solutos pueden cruzar más fácilmente que otros. Cuando los solutos se distribuyen de manera aleatoria en soluciones a los dos lados de la membrana, se establece un equilibrio. En equilibrio, las moléculas continúan moviéndose hacia el interior o el exterior de la membrana, pero en cantidades iguales.

El agua también puede rebajar su gradiente de concentración. Para comprender cómo funciona esto, fíjate en que a la concentración de solutos, medida en moles por litro, se conoce como **osmolaridad** de la solución. Cuando las sustancias

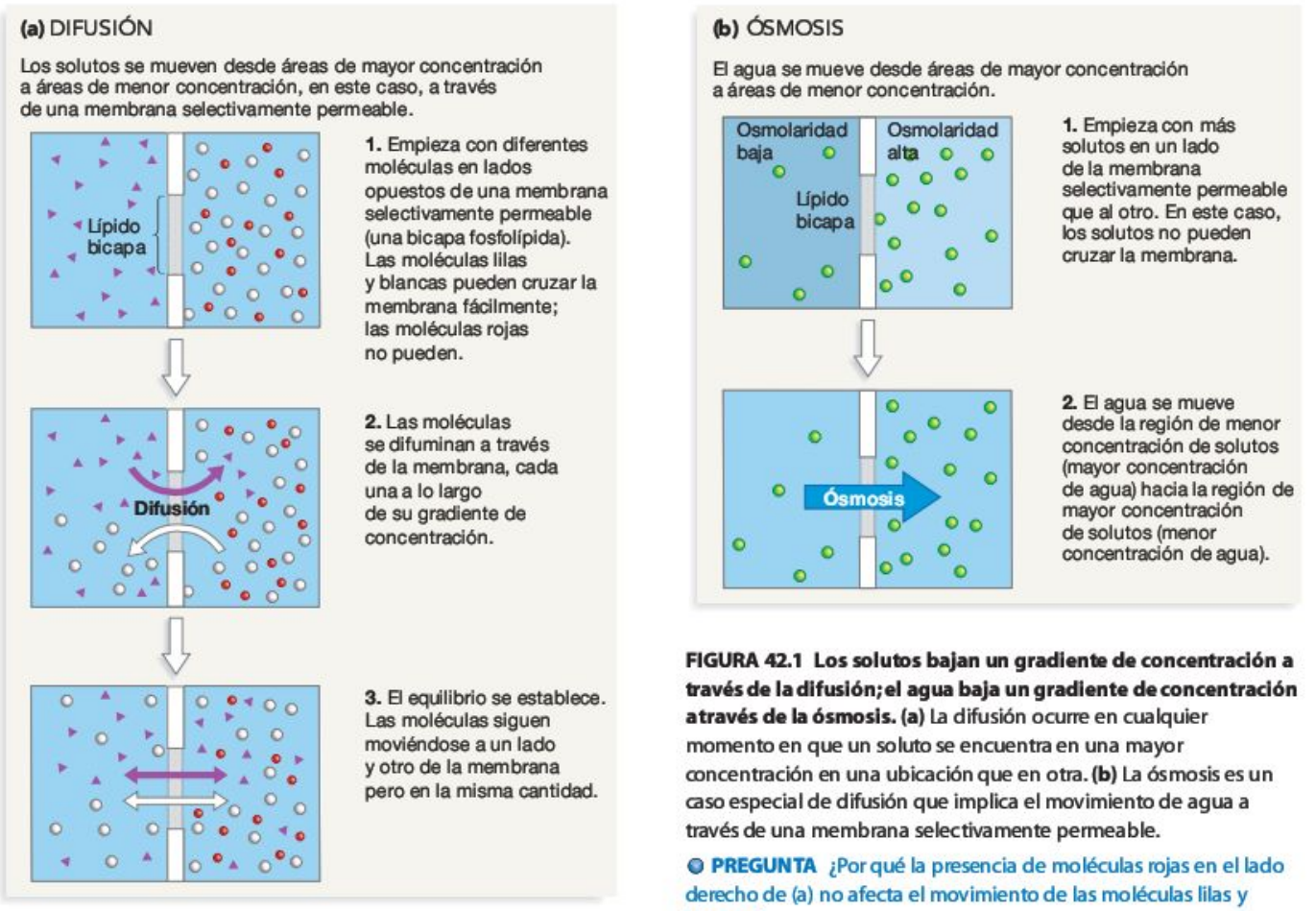


FIGURA 42.1 Los solutos bajan un gradiente de concentración a través de la difusión; el agua baja un gradiente de concentración a través de la ósmosis. (a) La difusión ocurre en cualquier momento en que un soluto se encuentra en una mayor concentración en una ubicación que en otra. **(b)** La ósmosis es un caso especial de difusión que implica el movimiento de agua a través de una membrana selectivamente permeable.

PREGUNTA ¿Por qué la presencia de moléculas rojas en el lado derecho de (a) no afecta el movimiento de las moléculas lilas y blancas?

EJERCICIO En el dibujo superior del apartado (b), etiqueta las regiones de mayor y de menor concentración.

disueltas son separadas por una membrana selectivamente permeable y los solutos no pueden cruzar esa membrana, el agua se mueve desde áreas donde está más concentrada, o sea, donde las concentraciones de solutos son más bajas, a áreas con mayor concentración. Dicho de otro modo, el agua se mueve a través de una membrana selectivamente permeable desde regiones de menor osmolaridad a regiones de mayor osmolaridad. El movimiento del agua desde áreas de mayor concentración de agua a áreas de menor concentración de agua se conoce con el nombre de **ósmosis** (**Figura 42.1b**).

Como la difusión y la ósmosis afectan a los animales de manera diferente dependiendo de si se encuentran en hábitats de agua dulce, de agua salada o terrestres, estos entornos plantean desafíos diferentes a los animales en cuanto al mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico. Por ejemplo, la consecución de la homeostasis en lo que se refiere al equilibrio hídrico y electrolítico es sencilla en invertebrados marinos como las esponjas, las medusas y los gusanos planos. El agua salada es un entorno iónico y osmótico constante y prácticamente coincide con las concentraciones de electrolitos que se encuentran en estos animales. En relación con el agua salada, sus tejidos son **isotónicos:** las concentraciones de solutos en el interior y el exterior de estos animales son iguales (véase Capítulo 6). Como resultado, tanto la difusión como la ósmosis tienen poca importancia. La mayoría de los invertebrados marinos son **osmoconformadores,** no regulan activamente la osmolaridad de sus tejidos, aunque regulan la composición de los solutos en el interior de sus células.

Por el contrario, los peces marinos son **osmorreguladores,** lo que significa que regulan de manera activa la osmolaridad en el interior de sus organismos para alcanzar la homeostasis. La **osmorregulación** es el proceso por el cual los organismos vivos controlan la concentración de agua y sal en su organismo. Los vertebrados marinos precisan de la osmorregulación porque sus tejidos son **hipotónicos** en lo que se refiere al agua salada: la solución en el interior del organismo contiene menos solutos que la solución del exterior. La diferencia en la osmolaridad es importante en las branquias, que son órganos relacionados con el intercambio de gases. Para que tenga lugar el intercambio de gases con el entorno, las células epiteliales de la superficie de las branquias deben estar en contacto directo con el agua salada. Pero como las membranas plasmáticas expuestas son selectivamente permeables, y como hay una gran diferencia entre la concentración de solutos en el interior de cada célula y el agua salada del exterior, el agua tiende a fluir al exterior del epitelio de la branquia (**Figura 42.2a**). Si no se reemplaza esta agua, las células del pez se resecarán y morirán. El pez se enfrenta a una compensación entre el intercambio de gases y el equilibrio hídrico y electrolítico.

Los peces marinos reponen la pérdida de agua bebiendo grandes cantidades de agua salada. Sin embargo, el hecho de beber conlleva exceso de electrolitos. Los iones y otros solutos también se difunden en el pez a través de las branquias, siguiendo un gradiente de concentración desde el agua salada a los tejidos. Para deshacerse del exceso de electrolitos, los peces marinos excretan orina con una concentración de electrolitos mucho mayor que la del agua salada.

Los animales de agua dulce se osmorregulan en un entorno totalmente distinto. Los peces marinos obtienen sal y pierden

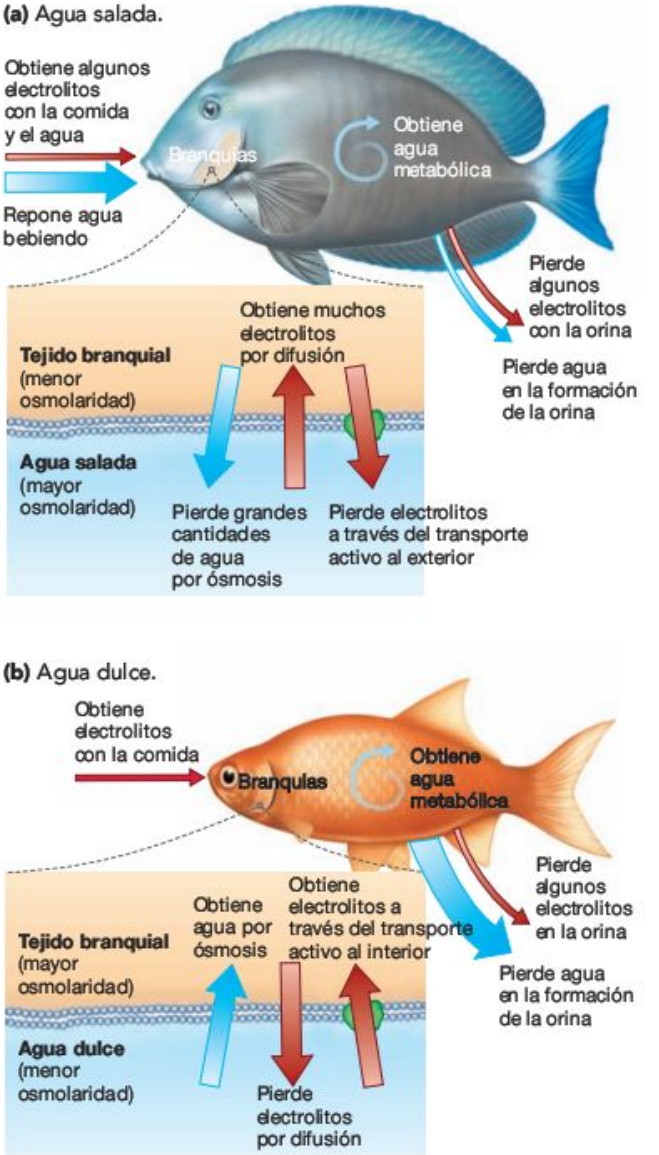


FIGURA 42.2 Los peces de agua dulce y los de agua salada se enfrentan a desafíos diferentes en el mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico. (a) En el agua salada, los peces pierden agua a través de la ósmosis y obtienen electrolitos a través de la difusión. **(b)** En el agua dulce, los peces obtienen agua por ósmosis y pierden electrolitos por difusión.

EJERCICIO Añade etiquetas indicando si cada uno de los entornos es hipotónico, hipertónico o isotónico al organismo ilustrado.

EJERCICIO Dibuja una línea para completar el camino entre cada par grande de flechas azules para cada pez. Haz lo mismo para el par grande de flechas rojas de cada pez. Explica lo que representa cada par de flechas.

agua, pero los animales de agua dulce pierden sal y obtienen agua. Las branquias de los peces de agua dulce, por ejemplo, están expuestas a un gradiente de concentración de 100 a 1.000 veces mayor que el que los peces marinos deben afrontar. Como el epitelio de las branquias de los peces de agua dulce es **hipertónico** en relación con el agua que les rodea, es decir, la solución en el interior de las células contiene más solutos que la solución exterior, las células epiteliales consiguen

agua a través de la ósmosis (**Figura 42.2b**). Luego, esta agua se mueve del epitelio a tejidos adyacentes, poniéndolos bajo estrés osmótico. El estrés osmótico tiene lugar cuando la concentración de sustancias disueltas en una célula o en un tejido es anormal. Si un pez de agua dulce no se deshace del agua que recibe, sus células podrían reventar y el individuo moriría. Para conseguir la homeostasis y sobrevivir, los peces de agua dulce excretan grandes cantidades de agua a través de la orina y no beben.

Además de la obtención de agua, los peces de agua dulce experimentan estrés osmótico porque pierden electrolitos a favor del entorno. El agua dulce es hipotónica respecto al epitelio branquial, así que los iones y otros solutos tienden a difundirse hacia el exterior de las células branquiales. Los animales de agua dulce deben reemplazar los electrolitos que se pierden obteniéndolos a través de la comida o transportándolos de manera activa desde el agua que les rodea, normalmente a través de las branquias.

¿Y qué pasa con los animales terrestres? En lo que se refiere al equilibrio hídrico, los entornos terrestres son similares al océano. Los animales terrestres pierden agua constantemente hacia el entorno (**Figura 42.3**), igual que muchos animales marinos. Sin embargo, en este caso, el proceso implicado no es la ósmosis sino la evaporación (véase Capítulo 41). Las células epiteliales que recubren el pulmón de una tortuga y las estructuras de intercambio de fluidos de una mosca de la fruta tienen una superficie húmeda para proteger la integridad de sus membranas plasmáticas. Como la atmósfera es casi siempre más seca que la superficie húmeda de intercambio de gases, los animales terrestres pierden agua por evaporación. Existe una compensación entre la respiración y el equilibrio hídrico y electrolítico.

A este respecto, el equilibrio hídrico de los animales terrestres se asemeja a la situación de las plantas terrestres. Como se apuntó en el Capítulo 37, las plantas terrestres pierden una gran cantidad de agua mientras consiguen CO_2 a través de sus estomas: como un subproducto inevitable del intercambio de gases. El equilibrio hídrico es bastante más complicado en los animales terrestres porque todas las especies pierden agua en forma de orina y porque algunas especies pierden agua cuando sudan o jadean para bajar la temperatura de su organismo. El agua perdida debe reponerse bebiendo, ingiriendo agua contenida en la comida o produciendo agua metabólica.

FIGURA 42.3 El mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico en los entornos terrestres es un reto.
En los entornos terrestres, los animales pierden agua a través de la evaporación de la superficie de su cuerpo y cuando el agua se evapora durante la respiración. Los electrolitos se pierden básicamente en la orina y las heces.

¿Qué mecanismos moleculares permiten a los animales sobrellevar estos diversos desafíos? Empezaremos respondiendo la pregunta centrándonos en cómo los peces de entornos de agua salada o de agua dulce excretan o consiguen electrolitos a través de sus branquias.

42.2 Equilibrio hídrico y electrolítico en los entornos acuáticos

Ya vivan en agua salada o en agua dulce, casi todas las 26.000 especies de peces que existen hoy día sufren estrés osmótico. Investigaciones recientes sobre cómo mantienen estas especies el equilibrio hídrico y electrolítico se centran en los tiburones como organismos modelo.

A diferencia de la mayoría de los peces marinos, los tiburones y otros peces cartilaginosos tienen tejidos que son isotónicos al agua salada. Sin embargo, la situación es compleja, porque las concentraciones de ciertos electrolitos en sus células y en sus fluidos extracelulares, en especial los iones de sodio, los iones de potasio y los iones de cloruro, son mucho menores que sus concentraciones en agua salada. La sangre de tiburón es isotónica al agua salada porque contiene grandes cantidades de componentes solubles como la urea y el óxido de trimetilamina (TMAO). En combinación, la concentración de TMAO, urea e iones es lo suficientemente alta para igualar la concentración osmótica del agua salada y prevenir la pérdida de agua por ósmosis. Pero los tiburones siguen necesitando excretar sal (NaCl), porque los iones de sodio y de cloruro que se difunden en sus células branquiales desde el agua salada bajan los gradientes de concentración para los iones (**Figura 42.4**).

¿Cómo excretan sal los tiburones? La respuesta a esta pregunta resultó tener dos consecuencias de gran alcance.

1. Las proteínas y los procesos que son responsables del transporte de sal en los tiburones también tienen lugar en una amplia variedad de otros animales marinos, incluyendo los pájaros oceánicos. Cabe destacar que los mismos mecanismos llegaron a ser cruciales para las funciones del riñón en los humanos y en otros animales terrestres.
2. La excreción de sal en los tiburones reveló un concepto general en la fisiología de los animales y las plantas: en muchos casos, las células no transportan iones directamente a sus gradientes electroquímicos. En vez de eso, las células mueven los iones de modo indirecto. Lo hacen utilizando transporte activo para establecer un gradiente electroquímico fuerte para un ion diferente, normalmente el Na^+ en los animales y el H^+ en las plantas. Entonces el sodio o el gradiente de protón se usan para transportar otras muchas sustancias sin un gasto de energía extra.

¿Cómo se osmorregulan los tiburones?

Al estudiar la anatomía de los tiburones, los biólogos descubrieron un órgano llamado **glándula rectal** que secreta una solución de sal concentrada. Para determinar el funcionamiento de esta glándula, los investigadores la estudiaron *in*

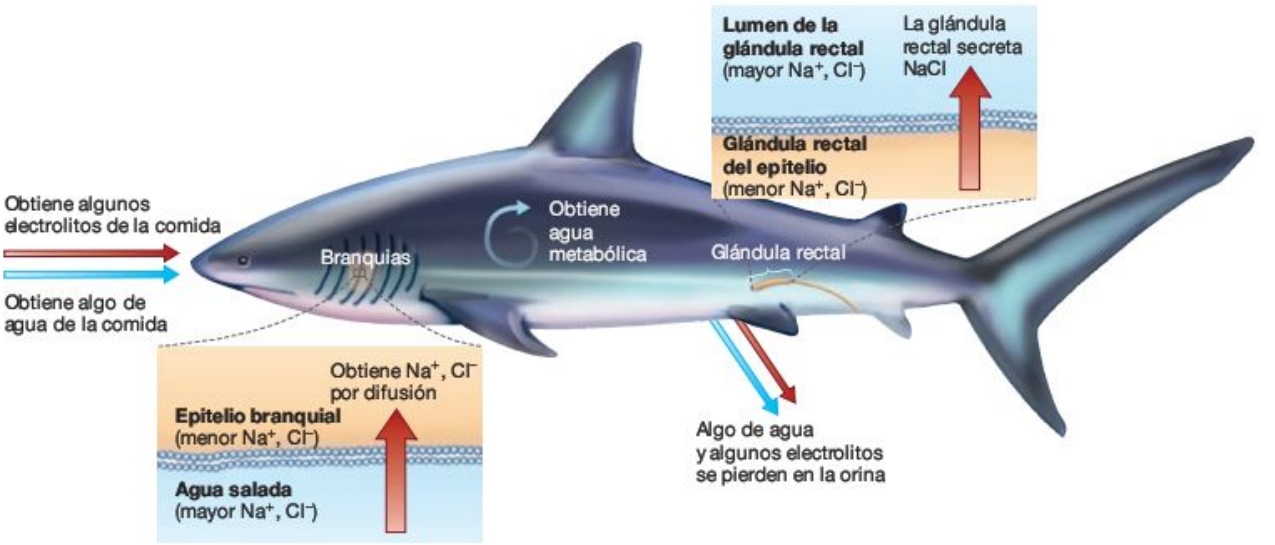


FIGURA 42.4 Los tiburones se enfrentan a un reto inusual en el mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico. Aunque los tejidos de los tiburones son isotónicos al agua salada, los iones de sodio y de cloruro se difuminan al interior de las branquias a lo largo de un gradiente de concentración.

EJERCICIO Añade una etiqueta indicando si el agua salada es hipotónica, hipertónica o isotónica en relación con los tejidos de los tiburones.

vitro, es decir, en el exterior del organismo del tiburón. En concreto, diseccionaron glándulas rectales y las sumergieron en una solución con una composición y una osmolaridad semejantes a la del tejido habitual del tiburón. Entonces los biólogos conectaron un tubo con los vasos sanguíneos que llevan sangre a la glándula rectal. También añadieron un tubo colector al final de la glándula que se vacía en el entorno. Este diseño del experimento les permitió introducir soluciones de una composición determinada y evaluar el fluido que la glándula rectal producía en respuesta.

Para establecer que la glándula rectal funcionaba de manera normal en esta preparación, los biólogos introdujeron una solución que contenía Na^+, K^+ y Cl^- en concentraciones que pueden ser observadas en un animal intacto: 280 mM (milimolares), 5 mM y 270 mM respectivamente. En lugar de eso, el fluido que abandonaba la glándula contenía los mismos iones en concentraciones de 449 mM, 12 mM y 446 mM. Como la solución del producto estaba más concentrada que la solución inicial, el resultado convenció a los investigadores de que el órgano estaba funcionando con normalidad *in vitro*. Y como solo obtuvieron este resultado cuando las moléculas ATP se añadieron a la preparación, los datos apoyaron la hipótesis de que la excreción de sal es una actividad que requería energía. Los iones pueden ser concentrados de este modo solamente cuando se transportan de manera activa contra un gradiente de concentración. (Para revisar cómo se transportan las moléculas a través de las membranas, véase **Cuadro 42.1.**) La pregunta era: ¿cómo tiene lugar la concentración?

El papel de la Na^+/K^+-ATPasa Un mecanismo que requiere energía para la excreción de sal supone que una proteína de la membrana plasmática de las células epiteliales está implicada en el bombeo Na^+, Cl^-, o ambos, al exterior del fluido extracelular hacia el lumen de la glándula, donde son excretados. (Recuerda que la cavidad en el interior de cualquier órgano en forma de tubo o de saco se llama *lumen)*. La bomba de proteína de membrana mejor caracterizada y que está relacionada con estos iones es la **bomba de sodio-potasio,** también conocida como Na^+/K^+-ATPasa.

Para probar la hipótesis de que la bomba de sodio-potasio está involucrada en la excreción de sal de los tiburones, los biólogos añadieron un átomo radiactivo a un compuesto de defensa de las plantas llamado **ouabina,** que envenena la bomba de sodio-potasio. La ouabina es tóxica para los animales porque se adhiere a la Na^+/K^+-ATPasa y le impide funcionar. Los biólogos trataron las células de la glándula rectal de los tiburones con este veneno marcado de forma radiactiva y después examinaron la distribución de las partículas radiactivas. Estos estudios mostraron que la ouabina se adhiere a la Na^+/K^+-ATPasa localizada a lo largo de la membrana basolateral de las células, que están encaradas hacia el interior del organismo y por tanto del suministro sanguíneo. No aparecieron bombas en las membranas apicales de las células, que encaran el lumen de las glándulas, donde de hecho se secreta la sal.

La localización de las bombas fue paradójica, porque la Na^+/K^+-ATPasa bombea Na^+ al exterior de la célula y K^+ al interior. (Tres Na^+ salen por cada dos K^+ que entran.) La paradoja tuvo lugar porque las células de la glándula rectal bombearon Na^+ al lado contrario de la célula y en dirección opuesta a la dirección a la que los iones de sodio se secretan en realidad (**Figura 42.5**). Los investigadores también confirmaron que la Na^+/K^+-ATPasa es esencial para la excreción de la sal tratando la glándula *in vivo* con ouabina. Las glándulas rectales tratadas con este medicamento dejaron de producir una solución de sal concentrada. ¿Qué estaba pasando?

Un modelo molecular para la excreción de sal La paradoja del bombeo de Na^+ en la dirección opuesta a la excreción se solucionó con el modelo mostrado en la **Figura 42.6,**

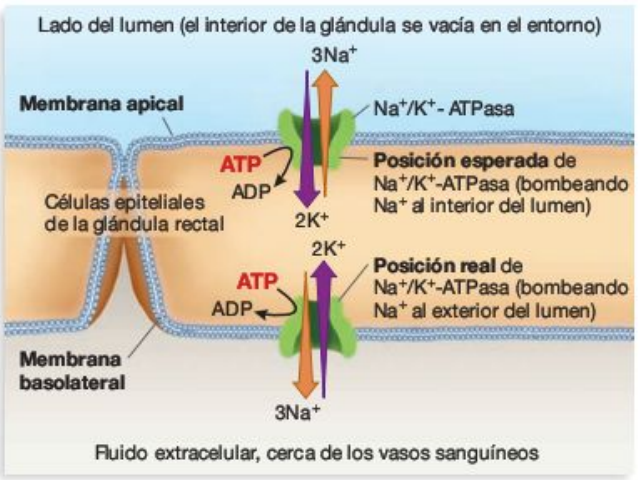


FIGURA 42.5 En las células que excretan sal, la Na^+/K^+-ATPasa tiene una localización inusual.

que depende de la acción coordinada de cuatro proteínas de membrana distintas:

1. La Na^+/K^+-ATPasa bombea iones de sodio al exterior de las células epiteliales a lo largo de la superficie basolateral y al interior del fluido extracelular que lo rodea. La bomba crea gradientes eléctricos y de concentración (electroquímicos) favoreciendo la difusión de Na^+ al interior de la célula y K^+ al exterior de la célula. Estos gradientes se usan para transportar otros tipos de iones y moléculas.
2. Un cotransportador de $Na^+/Cl^-/K^+$, impulsado por el gradiente electroquímico favoreciendo la difusión de Na^+ al interior de la célula, lleva estos tres iones desde el fluido extracelular al interior de las células epiteliales a través de sus membranas basolaterales. Los **cotransportadores** son proteínas de membrana que transportan más de un tipo de ion o molécula cada vez. El cotransportador en la glándula rectal del tiburón es un **simportador** que usa la difusión interior del Na^+ para impulsar el transporte interno de $2Cl^-$ y K^+ contra sus gradientes.
3. Aunque la Na^+/K^+-ATPasa bombea los iones de sodio de nuevo hacia afuera, como resultado de procesos de cotransporte se crean concentraciones de K^+ y Cl^- en el interior de la célula. Un canal de potasio ubicado en la membrana basolateral permite al K^+ difundirse de nuevo a lo largo de la superficie después de que haya sido bombeado en el interior. Un canal de cloruro ubicado en la membrana apical de las células epiteliales permite que el Cl^- rebaje su gradiente de concentración al interior del lumen de la glándula.
4. Los iones de sodio también se difunden al interior del lumen de la glándula, siguiendo su carga y su gradiente de concentración. Pero en vez de pasar a través de las células epiteliales, como hace el Cl^-, el Na^+ se difunde a lo largo de los espacios entre las células.

Un mecanismo molecular común subyace a muchos modos de excreción de sal Una vez que se averiguó el mecanismo de excreción de sal que se ilustra en la Figura 42.6, las siguientes investigaciones mostraron que la misma combinación de proteínas de membrana se encontró en células epiteliales que transportan iones de sodio y cloruro en muchos animales:

- Los animales marinos y los reptiles beben agua salada y deben excretar NaCl. Tienen glándulas de excreción de sal en sus narinas que funcionan básicamente como la glándula rectal del tiburón.

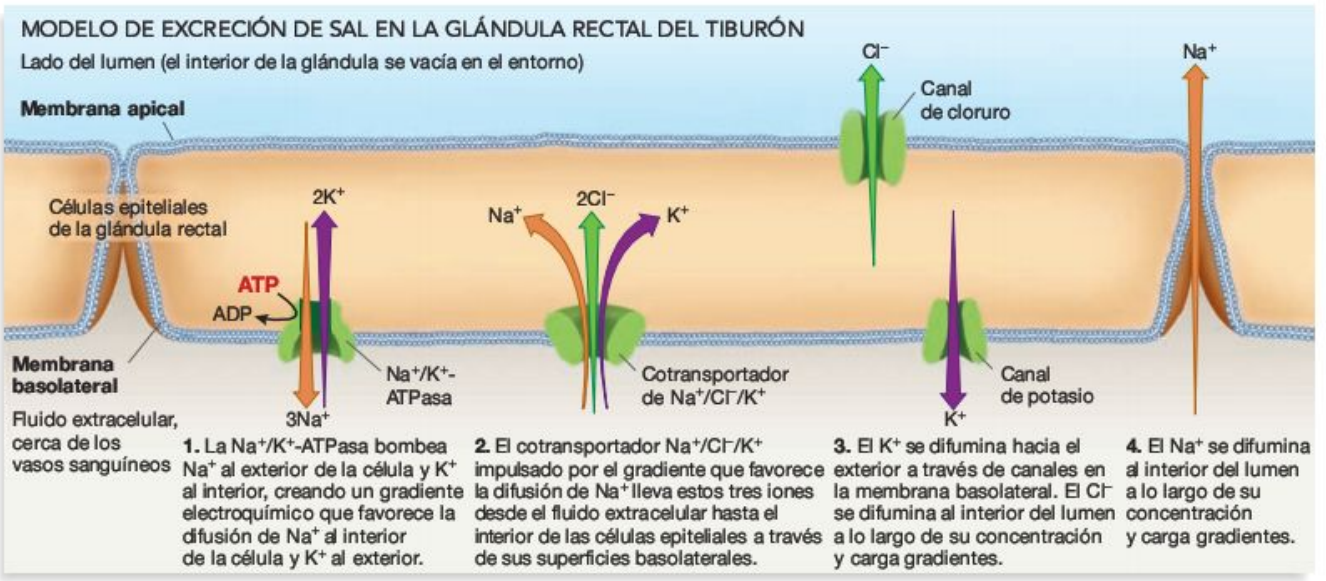


FIGURA 42.6 La glándula rectal del tiburón libera al organismo del exceso de sal.

EJERCICIO Etiqueta las proteínas de membrana que están involucradas en (1) el transporte activo, (2) el transporte activo secundario y el (3) transporte pasivo.

CUADRO 42.1 Transporte pasivo y activo: un repaso rápido

Los solutos se mueven a través de membranas por transporte activo o pasivo. Puede que recuerdes de capítulos anteriores que el transporte pasivo se lleva a cabo por difusión a lo largo de un gradiente electroquímico y no requiere un gasto de energía en forma de ATP. El transporte activo, en cambio, tiene lugar cuando el ATP propulsa el movimiento de un soluto contra su gradiente electroquímico.

Como los iones y las moléculas grandes como la glucosa no cruzan las bicapas fosfolípidas fácilmente, tanto el transporte pasivo como el activo tienen lugar a través de proteínas de membrana. En muchos casos, el transporte activo tiene lugar a través de **canales:** proteínas que forman un poro o una abertura que admite de manera selectiva un ion o iones específicos. El transporte pasivo también se lleva a cabo a través de **portadores,** que son proteínas de transmembrana que se adhieren a iones o membranas específicos sufriendo un cambio en su conformación. Cuando los solutos se mueven a través de portadores, se dice que tiene lugar la **difusión facilitada.**

El **transporte activo** requiere un gasto de energía y se basa en proteínas de membrana denominadas bombas, que cambian su conformación cuando se adhieren al ATP o son fosforiladas. Este cambio de forma, que requiere energía, les permite el transporte de iones o moléculas en contra de su gradiente de concentración. El Capítulo 6 introdujo la bomba sodio-potasio, o la Na^+/K^+-ATPasa, que es el tipo de bomba más importante en los animales; el Capítulo 38 introdujo las bombas de protones, o H^+-ATPasas, que son los más importantes en las plantas. Cuando una bomba ha establecido un gradiente electroquímico, puede tener lugar el **transporte activo secundario.** En concreto, un cotransportador (un simportador o antiportador) puede usar la energía liberada cuando un ion es transportado *a lo largo* de ese gradiente electroquímico para transportar un soluto diferente *en contra de* su gradiente electroquímico.

- Como los animales marinos con esqueleto óseo son hipotónicos al agua salada, la sal entra constantemente a través de sus branquias. Sus branquias contienen células especializadas llamadas células de cloruro, que se configuran básicamente como las células a lo largo de la glándula rectal del tiburón. Estas células de cloruro excretan el exceso de sal y mantienen el equilibrio electrolítico.
- En los mamíferos, las células con la misma configuración de bombas, cotransportadores y canales como los de los tiburones son responsables del transporte de la sal en los riñones.

La investigación sobre la glándula rectal de los tiburones también tuvo un beneficio inesperado para la investigación biomédica. Varios años después de que se aislara y describiera el canal de cloruro del tiburón, los investigadores consiguieron identificar una proteína humana llamada regulador de la conductancia transmembrana de la fibrosis quística (CFTR). La fibrosis quística es la enfermedad genética más común en poblaciones de origen noreuropeo. Aunque se sabía que la enfermedad estaba asociada con defectos en la proteína CFTR, nadie sabía lo que hacía la molécula. Cuando los investigadores se dieron cuenta de que la secuencia de aminoácidos de CFTR era idéntica en un 80 por ciento a la del canal de cloruro del tiburón, fue su primera pista de que el CFTR estaba implicado en el transporte de Cl^-. Estudios posteriores apoyaron la hipótesis de que la fibrosis quística resultaba de un defecto en el canal de cloruro. Así, los estudios sobre el equilibrio hídrico y electrolítico de los tiburones esclareció una enfermedad humana importante.

¿Cómo se osmorregula el salmón?

La investigación sobre la glándula rectal del tiburón y las células de secreción de sal que se encuentran en las branquias de los peces marinos ha tenido un éxito espectacular. Como resultado, los mecanismos moleculares de equilibrio salino en los animales marinos son ahora bien conocidos. Sin embargo, aún no está claro cómo lo hacen los peces de agua dulce para alcanzar la homeostasis con respecto a los electrolitos. Recuerda de la Figura 42.2b que los peces de agua dulce no beben y que secretan grandes cantidades de orina acuática para deshacerse del agua que entra en sus branquias por la vía de la ósmosis. Pero nadie sabe exactamente cómo obtienen los peces de agua dulce iones suficientes para reponer los electrolitos que pierden por la difusión desde las células de sus branquias y por la orina.

Recientemente, gracias a los estudios del salmón, ha surgido una hipótesis interesante para explicar cómo mantienen el equilibrio de electrolitos los peces de agua dulce. Muchas especies de salmón son **anádromos** (literalmente «hacia arriba»), lo que significa que los jóvenes se desarrollan de huevos que se ponen en agua dulce, luego migran al océano donde pasan varios años alimentándose y creciendo, para regresar más tarde a agua dulce para criar. (En la mayoría de especies de salmón, los individuos mueren tras haber criado una sola vez.) La pregunta es: ¿cómo realizan los individuos la transición de un entorno hipotónico, donde son incubados, al entorno hipertónico del océano y de nuevo en el otro sentido?

Para responder a esta pregunta, los biólogos establecieron que existe un incremento significativo en la actividad de la Na^+/K^+-ATPasa en las branquias de los salmones jóvenes que se preparan para migrar a agua salada, así como un incremento drástico del número de células de cloruro en las branquias. Esta observación es lógica, porque estas células son responsables de la excreción de la sal cuando los peces viven en el océano. Pero los investigadores también han descubierto que las branquias de los salmones jóvenes que viven en agua dulce, al contrario de los que viven en agua salada, tienen dos poblaciones distintas de células que contienen

Na^+/K^+-ATPasa. Como muestra la **Figura 42.7,** los individuos que viven en agua dulce y que deben importar electrolitos tienen células con Na^+/K^+-ATPasa en las lamelas similares a láminas que se extienden desde la base de estructuras llamadas filamentos branquiales. Por el contrario, los individuos que viven en agua salada y excretan electrolitos tienen muchas bombas de sodio-potasio en las células en la base de sus filamentos branquiales. Los salmones adultos de agua dulce, al contrario de los de agua salada, muestran el mismo patrón, y se han observado cambios similares en otras especies de peces que cambian de entornos de agua dulce a entornos de agua salada.

Estas observaciones inspiraron la hipótesis de que los salmones tienen dos tipos distintos de células implicadas en el mantenimiento del equilibrio electrolítico. Los investigadores han propuesto que las células de cloruro de las lamelas branquiales importan electrolitos, mientras que las células de cloruro en la base de las branquias secretan sal. Ambas células contienen bombas de sodio-potasio, pero operan en direcciones opuestas. Esta hipótesis de interruptor de células de cloruro implica que el salmón nota los cambios en la osmolaridad de su entorno y responde produciendo o destruyendo las cantidades oportunas de células de cloruro. Sin embargo, los mecanismos moleculares implicados en la recepción sensorial y en el cambio como respuesta son un misterio y todavía se desconoce el mecanismo exacto de las células que se ubican en las lamelas de las branquias cuando toman electrolitos del agua dulce. La identificación de los mecanismos por los que los peces de agua dulce obtienen electrolitos es un reto importante para los investigadores que quieren saber cómo mantienen el equilibrio hídrico y electrolítico los organismos acuáticos.

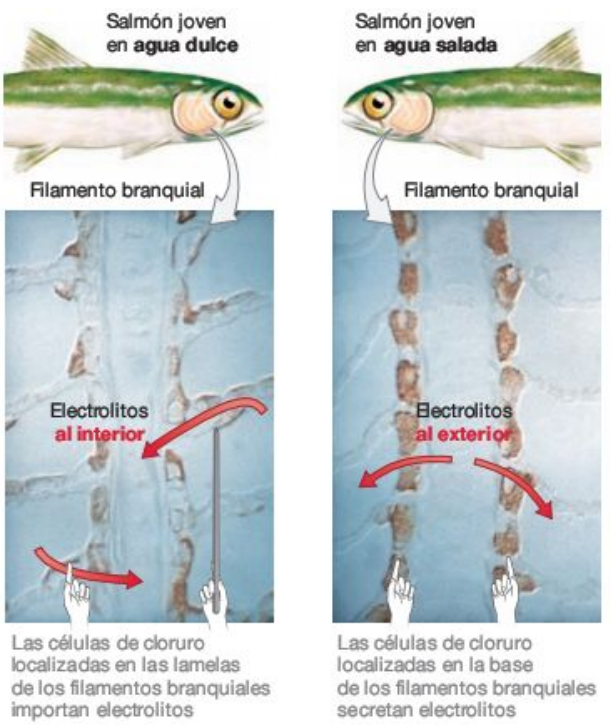


FIGURA 42.7 En las branquias de los salmones, ciertas células importan iones en agua dulce; otras células secretan iones en agua salada. Estas células han sido tratadas con una molécula que se adhiere a la Na^+/K^+-ATPasa y deja una mancha oscura, marcando las células de cloruro.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los peces marinos pierden agua por ósmosis. Para reemplazarla deben beber agua salada.
- Los peces marinos deben deshacerse de la sal. Obtienen sal cuando beben agua salada o cuando los iones de sodio y cloruro se difunden al interior de sus células a lo largo del gradiente de concentración.
- Los peces de agua dulce obtienen agua por ósmosis. Deben deshacerse del exceso de agua por la orina.
- Los peces de agua dulce pierden electrolitos hacia el agua que les rodea por medio de la difusión. Deben obtener electrolitos con la comida que ingieren o a través del transporte activo desde el agua que les rodea.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué la Na^+/K^+-ATPasa es importante en el transporte de sal tanto en peces de agua dulce como en peces de agua salada.
2) Predecir qué ocurre cuando las células de las branquias de los peces o de las glándulas rectales de los tiburones se tratan con ouabina.

42.3 Equilibrio hídrico y electrolítico en insectos terrestres

Para comprender cómo mantienen el equilibrio hídrico y electrolítico los invertebrados terrestres, los investigadores se han centrado en especies que habitan entornos especialmente secos. El éxito de este trabajo ha validado una estrategia de investigación generalizada en la ciencia biológica: a través del estudio de situaciones extremas o de organismos inusuales, los biólogos a menudo pueden llegar a comprender cómo se las arreglan los organismos en entornos más moderados.

En estudios sobre mecanismos moleculares de equilibrio hídrico y electrolítico en insectos terrestres, los organismos modelo de más valor han sido las langostas del desierto y la plaga común doméstica llamada escarabajo de la harina. (Puede que hayas visto las larvas del escarabajo de la harina, llamadas gusanos de la harina, en bolsas de harina que no estaban lo suficientemente selladas como para impedir que los adultos entrasen y criasen.) Las langostas del desierto y los escarabajos de la harina raramente beben, si es que lo hacen alguna vez, simplemente porque en los hábitats que ocupan el agua es escasa o inexistente.

Estos insectos viven en entornos en los que el estrés osmótico es severo. ¿Cómo mantienen entonces el equilibrio hídrico y electrolítico? La respuesta tiene dos partes: minimizan la pérdida de agua de la superficie corporal y regulan con cuidado la cantidad de agua y electrolitos que excretan con la orina y las heces. Vamos a examinar cada tema por separado.

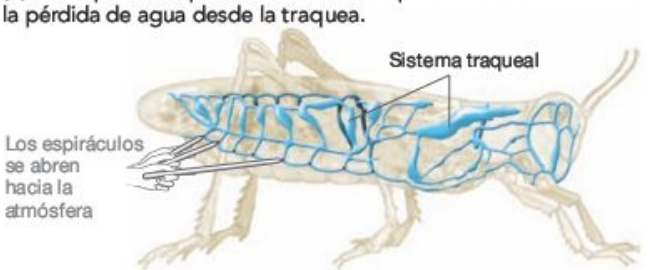
¿Cómo minimizan los insectos la pérdida de agua de la superficie corporal?

Como mostrará el Capítulo 44, los animales terrestres respiran exponiendo una finísima capa del epitelio a la atmósfera. El oxígeno se difunde hacia el interior de este epitelio, y el dióxido de carbono se difunde hacia el exterior. Pero el agua se filtra constantemente a través de la fina superficie respiratoria y se pierde en la atmósfera por evaporación. La propia evaporación desde la superficie corporal es una amenaza distinta; un reto particularmente importante para los insectos, ya que son muy pequeños. Como se destacó en el Capítulo 41, los pequeños organismos tienen una proporción elevada entre el área de superficie y el volumen. Los insectos tienen un área de superficie relativamente grande desde la que perder agua, pero un pequeño volumen en el que retenerla.

¿Cómo minimizan la pérdida de agua durante el intercambio de gases las langostas del desierto, los escarabajos de la harina y otros insectos? En estas especies el intercambio de gas tiene lugar a través de membranas de células epiteliales que recubren un sistema de tubos extensivo llamado **tráquea.** Este sistema traqueal de los insectos conecta con la atmósfera en unas aperturas llamadas **espiráculos** (**Figura 42.8a**). Existen músculos en el interior de cada espiráculo que abren o cierran el poro, casi como los estomas abren o cierran los poros de las hojas y los tallos de las plantas. Cuando los investigadores manipularon unos insectos llamados *Rhodnius* para que sus espiráculos se mantuvieran abiertos y después pusieron a estos insectos en entornos secos, los insectos murieron en un intervalo de tres días. Estos datos apoyan la hipótesis de que la capacidad para cerrar los espiráculos es una adaptación importante para minimizar la pérdida de agua. Si un insecto se encuentra bajo estrés osmótico, puede que sea capaz de cerrar sus espiráculos y esperar hasta que las condiciones mejoren antes de reemprender su actividad.

La **Figura 42.8b** muestra cómo minimizan los insectos la evaporación de su superficie corporal. Este diagrama es la vista de un corte transversal del exoesqueleto de un insecto, el cual está formado por un polisacárido duro, con contenido en nitrógeno, llamado quitina y capas de proteína. Esta combinación de quitina y proteína se conoce como **cutícula.** Como muestra la figura, la superficie del exoesqueleto está recubierta de una capa de cera. Recuerda del Capítulo 6 que las ceras son un tipo de lípido. Son altamente hidrofóbicas y por tanto muy impermeables al agua. Los investigadores que eliminaron la cera de exoesqueletos de insectos confirmaron que la tasa de pérdida de agua de la superficie corporal se incrementa bruscamente. Basándose en estas observaciones, se interpreta la capa de cera como una adaptación que minimiza la pérdida de agua por evaporación.

(a) Los espiráculos pueden ser cerrados para minimizar la pérdida de agua desde la traquea.



(b) Excepto en los espiráculos, el organismo de los insectos está cubierto de cera.

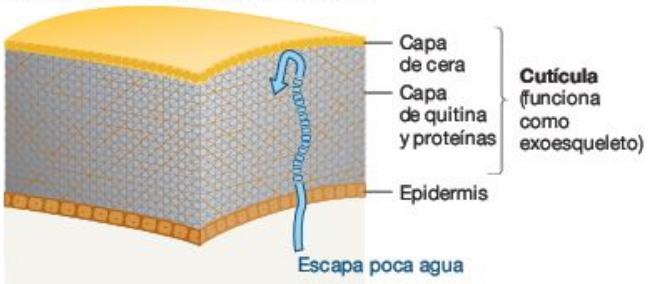


FIGURA 42.8 En las langostas del desierto, las adaptaciones limitan la pérdida de agua durante la respiración y desde la superficie corporal.

PREGUNTA En los saltamontes del desierto, los espiráculos se sitúan en una fila a lo largo de la parte inferior del abdomen. ¿Por qué ayudaría esta localización a minimizar la pérdida de agua?

Tipos de desperdicios nitrogenosos: impacto en el equilibrio hídrico

Las células animales contienen aminoácidos y ácidos nucleicos que se usan para sintetizar proteínas, RNA y DNA. Tanto los aminoácidos como los ácidos nucleicos son monómeros nitrogenosos (contienen nitrógeno). Pero si los monómeros están presentes en una cantidad superior de la que necesita la célula, se descomponen en reacciones catabólicas que dan como resultado la producción de **amoniaco** (NH_3). El amoniaco es una base fuerte, obtiene con facilidad un protón para formar un ion amonio (NH_4^+). El amoniaco es tóxico para las células, porque en concentraciones altas eleva el pH de los fluidos intracelulares y extracelulares lo suficiente como para envenenar a las enzimas.

¿Cómo se deshacen los animales de esta molécula tan tóxica de forma segura y eficaz? Las diferentes especies solucionan este problema de modos distintos. En los peces de agua dulce, el amoniaco se disuelve hasta quedar solo en bajas concentraciones y se excreta a través de orina acuosa. Además, tanto los peces de agua dulce como los de agua salada se deshacen del amoniaco a medida que se difunde a través de las branquias hacia el agua que les rodea a lo largo del gradiente de concentración. En el hombre, las reacciones catalizadas por enzimas transforman el amoniaco en un componente mucho menos tóxico llamado **urea,** que se excreta en la orina. En los pájaros, los reptiles y los artrópodos terrestres, las reacciones transforman el amoniaco en **ácido úrico.** El ácido úrico es la sustancia blanca parecida a una pasta que probablemente has visto en las heces de los pájaros. Comparado con la urea y el amoniaco, el ácido úrico es extremadamente insoluble en agua. Su baja solubilidad en agua explica por qué es tan difícil lavar las deposiciones de pájaros de un coche, y provee a pájaros, serpientes, lagartos y artrópodos terrestres de un mecanismo para deshacerse del exceso de nitrógeno perdiendo una cantidad mínima de agua. De hecho, algunos pájaros e insectos no producen orina.

¿Por qué diferentes tipos de animales tienen diversos modos de deshacerse de la toxicidad del amoniaco y excretar los desperdicios nitrogenosos? Como muestra la **Tabla Resumen 42.1,**

TABLA RESUMEN **42.1 Características de los desperdicios nitrogenosos producidos por los animales**

Característica	Amoniaco	Urea	Ácido úrico
Solubilidad en agua (moles/litro)	Alta	Media	Muy baja
Pérdida de agua (cantidad requerida para la excreción de desperdicios)	Alta	Media	Muy baja
Coste energético (cantidad de ATP requerida)	Bajo	Alto	Alto
Toxicidad	Alta	Media	Baja
Grupos donde se da el desperdicio primario	Peces, invertebrados acuáticos	Mamíferos*, tiburones	Pájaros† y otros reptiles, la mayoría de los insectos terrestres y las arañas
Método de síntesis	Descomposición de los aminoácidos y los ácidos nucleicos	Sintetizado en el riñón, empezando con grupos amino de los aminoácidos	La síntesis empieza con los aminoácidos y los ácidos nucleicos
Método de excreción	En la orina y se difunde a través de las branquias	En la orina (mamíferos); se difunde a través de las branquias (tiburones)	En las heces (en los pájaros, el ácido úrico se deriva de la orina pero es excretada con las heces)

* Los mamíferos también excretan una pequeña cantidad de ácido úrico, sintetizada desde el exceso de ácidos nucleicos.
† Los pájaros también excretan una pequeña cantidad de amoniaco.

los desperdicios nitrogenosos producidos por un animal se correlacionan con su linaje, con su historia evolutiva. Por ejemplo, los mamíferos excretan orina mientras que los reptiles (incluyendo a los pájaros) y los insectos excretan ácido úrico. Pero la producción de desperdicios también se correlaciona con la cantidad de estrés osmótico que cada especie tolera.

Los animales terrestres conservan agua excretando el 90 por ciento de sus desperdicios nitrogenosos como ácido úrico y solamente un 3-4 por ciento como NH_3; pero los patos y otros pájaros con acceso directo al agua solo excretan un 50 por ciento de su exceso de nitrógeno como ácido úrico y un 30 por ciento como NH_3. Los renacuajos son acuáticos y excretan amoniaco, pero las ranas adultas son terrestres y excretan orina. La producción de urea y de ácido úrico suele interpretarse como una adaptación que permite a los animales prosperar en entornos secos. Se da una compensación de eficacia entre el coste energético de la excreción de urea o ácido úrico y los beneficios de conservar el agua.

Mantenimiento de la homeostasis: el sistema excretor

Para los insectos, minimizar la pérdida de agua es solo la mitad de la batalla para evitar el estrés osmótico. Para mantener la homeostasis, los insectos deben regular con cuidado la composición de un fluido semejante a la sangre llamado **hemolinfa.** En los vertebrados, la sangre fluye a través de vasos en un sistema circulatorio completamente cerrado, pero no es el caso de los insectos. En vez de eso, el corazón bombea hemolinfa a través de los vasos y al interior de la cavidad corporal (véase Capítulo 44). Así, la hemolinfa baña los tejidos directamente. Los nutrientes pasan de la hemolinfa a las células; los desperdicios como el amoniaco se difunden fuera de las células y al interior de la hemolinfa. La hemolinfa también contiene una gran variedad de electrolitos.

¿Cómo regulan los insectos la composición de la hemolinfa? Esta es una pregunta importante, porque los desperdicios nitrogenosos presentes en la hemolinfa deben eliminarse antes de que lleguen a concentraciones tóxicas. De manera similar, si el exceso de electrolitos entra en la hemolinfa tras una comida, los iones deben excretarse antes de llevar al estrés osmótico. El equilibrio hídrico también debe regularse constantemente.

Para mantener el equilibrio hídrico y electrolítico, los insectos se sirven de los **tubos de Malpighi,** que son un órgano excretor, y en su intestino posterior: la porción posterior de su tracto digestivo (**Figura 42.9a**). Vamos a ver cómo funciona cada parte del sistema excretor del insecto por separado.

Formación de preorina en los tubos de Malpighi

Como muestra la sección ampliada de la Figura 42.9a, los tubos de Malpighi tienen una gran área de superficie, están en contacto directo con la hemolinfa, y se vacían en el intestino. Las investigaciones han demostrado que los tubos de Malpighi son los responsables de la formación de la «preorina». Esta orina inicial pasa luego al intestino posterior, donde se procesa y modifica para su excreción posterior.

Para explorar el funcionamiento de los tubos de Malpighi, los biólogos acumularon fluido del lumen de los tubos de Malpighi de los gusanos de la harina y compararon la composición de la preorina con la de la hemolinfa de los mismos individuos. El análisis determinó que ambas soluciones eran casi isotónicas. Sin embargo, no eran idénticas. La concentración de los iones de sodio en el interior de los tubos era baja en relación con la de la hemolinfa, mientras que las concentraciones de K^+ eran especialmente altas en el interior de los tubos en comparación con las concentraciones en la hemolinfa. Esta observación sugirió que las células epiteliales de los tubos de Malpighi son relativamente impermeables a los iones de sodio pero contienen una bomba que transporta iones de potasio de manera activa al interior de los tubos. Para probar esta hipótesis, los investigadores diseccionaron los tubos, los enjuagaron y los bañaron por el interior y por el exterior en una solución con una concentración alta de iones de potasio. Cuando los biólogos midieron la concentración de electrolitos en

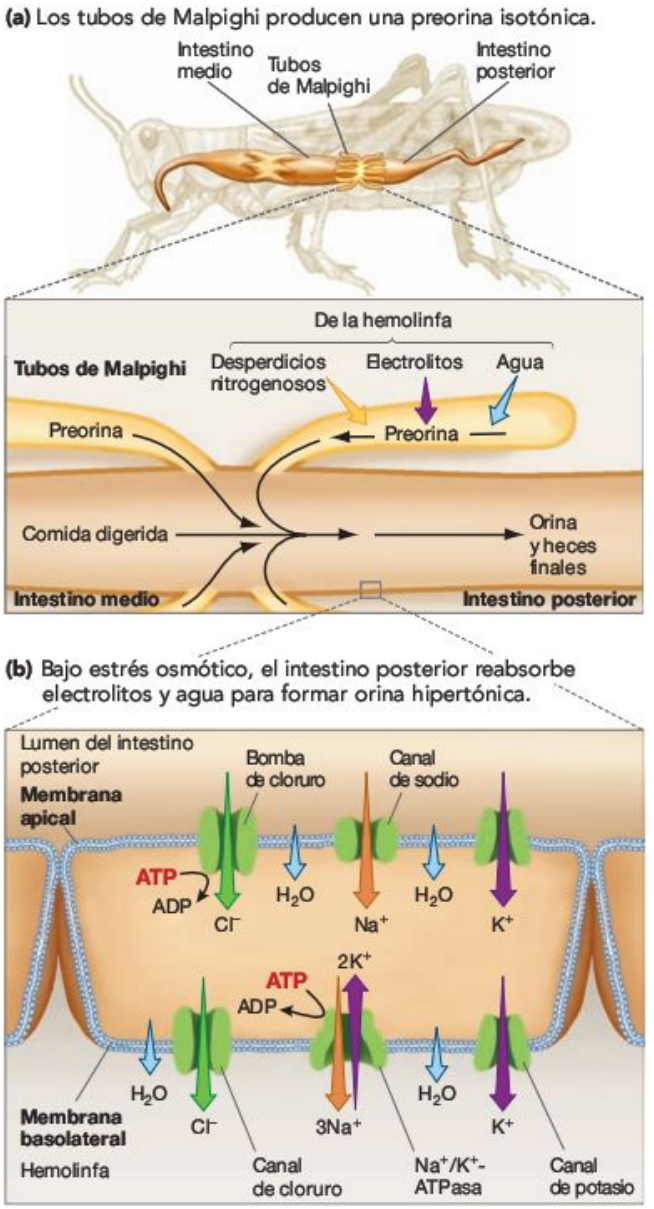


FIGURA 42.9 En los insectos, la formación de la orina tiene lugar en los tubos de Malpighi y en el intestino posterior. (a) La preorina isotónica que se forma en los tubos de Malpighi se vacía en el intestino posterior. **(b)** En el intestino posterior, las principales fuerzas directrices para la reabsorción de electrolitos son el agua y las bombas de cloruro en la membrana apical y las Na^+/K^+-ATPasas en la membrana basolateral.

EJERCICIO En el apartado (a), añade una proteína en la membrana del tubo de Mapighi que bombea K^+ al interior de la estructura desde la hemolinfa. ¿Cómo conduce esta bomba el movimiento del agua, los desperdicios y otros electrolitos?

EJERCICIO En el apartado (b), añade una proteína en la membrana apical que cotransporta Na^+ y aminoácidos desde la preorina. ¿Por qué sería ventajosa para las células del intestino posterior la recuperación de aminoácidos de la preorina?

ambos lados de la membrana con el paso del tiempo, descubrieron que el K^+ se acumulaba en la cara interior de los tubos en contra de su gradiente de concentración.

Este resultado apoyaba la hipótesis de que las células en las membranas de los tubos de Malpighi contienen una bomba que transporta los iones de potasio al interior del lumen del órgano. Trabajos posteriores han demostrado que las concentraciones altas de iones de potasio llevan agua al interior de los tubos por medio de la ósmosis. Entonces, otros electrolitos y desperdicios nitrogenosos se difunden en el interior de los tubos a lo largo de los gradientes de concentración.

El intestino posterior: reabsorción selectiva de electrolitos y agua La preorina que se acumula en el interior de los tubos de Malpighi fluye hacia el intestino posterior, donde se une al material que emerge del tracto digestivo. Si se estresa un insecto de forma osmótica debido a una escasez de electrolitos y agua, los electrolitos y el agua de la preorina son reabsorbidos en el intestino posterior y devueltos a la hemolinfa. La reabsorción deriva en la formación de una orina final hipertónica, la conservación del agua y la eliminación eficiente de desperdicios nitrogenosos. En las langostas del desierto, los escarabajos de la harina y otras especies que viven en entornos muy secos, se recupera y guarda en el interior del organismo entre el 80-95 por ciento del agua de la preorina. La habilidad de recuperar esa agua permite a estos insectos vivir en hábitats secos como desiertos o botes de harina. ¿Cómo sucede la reabsorción?

Experimentos en langostas del desierto establecieron que el mecanismo implica una serie de bombas de membrana y canales específicos, al contrario que el sistema que se encuentra en las células de cloruro de los peces. El montaje del epitelio rectal de una langosta del desierto como una hoja dividiendo ambas soluciones reveló la naturaleza de estas bombas y canales. Esta preparación permitió a los biólogos manipular las concentraciones de electrolitos en ambos lados de la pared rectal y después medir los cambios en las soluciones a lo largo del tiempo. Por ejemplo, cuando los investigadores extrajeron K^+ y Na^+ de la solución en el lado del lumen del órgano, observaron que la reabsorción de agua se detenía. Estos datos establecieron que la habilidad del intestino posterior de recuperar agua de la orina depende del movimiento de los iones. En concreto, las células epiteliales del intestino posterior deben transportar iones al exterior de la preorina y al interior de la hemolinfa. Después el agua seguiría por ósmosis, llevando a la formación de orina concentrada.

¿Cómo se mueven los iones? Envenenando las membranas experimentales con ouabina, los biólogos confirmaron que la Na^+/K^+-ATPasa está involucrada en el movimiento de los iones al exterior del lumen y al interior de la hemolinfa. Sin embargo, las membranas tratadas con ouabina siguieron transportando Cl^-. Experimentos posteriores confirmaron que el epitelio rectal transporta Cl^- en contra de los gradientes eléctricos y de concentración. Estos resultados apoyaron la hipótesis de que el intestino posterior de los insectos tiene dos bombas activas: una bomba de cloruro y Na^+/K^+-ATPasa.

Muchos experimentos en los intestinos de la langosta dieron como resultado el modelo representado en la **Figura 42.9b.** Fíjate en que el Cl^- se bombea al interior de las células desde el lumen del intestino posterior, con K^+ siguiendo a través de

canales de potasio a lo largo de un gradiente electroquímico y el agua siguiendo a través de la ósmosis. En la membrana basolateral, la Na^+/K^+-ATPasa establece gradientes electroquímicos y osmóticos que favorecen el movimiento de Cl^-, K^+ y H_2O al interior de la hemolinfa. Aunque parece complejo, es una versión simplificada de las células que están implicadas. Por ejemplo, existen pruebas basadas en experimentos de la existencia de otros muchos canales, bombas y cotransportadores en el epitelio del intestino posterior de un insecto. Estas proteínas de membrana transportan protones, amoniaco, aminoácidos y otras moléculas a través del tejido y ayudan a los insectos a mantener el equilibrio hídrico y electrolítico.

Regulación del equilibrio hídrico y electrolítico: una visión general Todavía queda mucho por saber sobre los mecanismos moleculares implicados en el transporte de iones y solutos en el intestino posterior de los insectos. Por suerte, el patrón general en la regulación del equilibrio hídrico y electrolítico en los insectos es mucho más simple que los mecanismos involucrados detallados. Varios principios generales que han surgido a raíz de los estudios sobre la excreción de insectos también resultaron relevantes en los sistemas vertebrados:

- No hay mecanismos para bombear agua de manera activa. En vez de eso, el agua se mueve entre las células o los compartimentos del organismo a través de gradientes osmóticos. Estos gradientes se establecen por el transporte activo de iones.
- La formación de la preorina no es particularmente selectiva. La mayoría de las moléculas presentes en la hemolinfa también están presentes en los tubos de Malpighi.
- En contraste con la formación de la preorina, la reabsorción es altamente selectiva. Las bombas de proteínas y los canales implicados en la reabsorción son muy específicos para ciertos iones y moléculas. Los productos de desecho no pasan a través de la membrana rectal, sino que permanecen en la orina y las heces y se eliminan del organismo. Solo se reabsorben iones y moléculas valiosos.
- En contraposición a la formación de preorina, la reabsorción se regula de manera ajustada. Las bombas de membrana y los canales involucrados en la reabsorción se activan y desactivan en respuesta al estrés osmótico. Si un insecto se deshidrata, entonces casi todo el agua de la preorina se reabsorbe. Pero si el mismo individuo debe beber gran cantidad, la reabsorción no tiene lugar y la orina es acuosa e hipotónica para la hemolinfa del individuo. El sistema es dinámico y permite un control preciso del equilibrio hídrico y electrolítico.
- La reabsorción del agua se basa en gradientes osmóticos creados por las bombas de iones. Los insectos pueden formar una orina concentrada y conservar el agua porque las células utilizan energía en forma de ATP para mover el agua al exterior de la preorina, haciéndolo hipertónico en relación a los tejidos.

Dado el éxito de los insectos en términos de número de especies e individuos que existen y la diversidad de hábitats que ocupan, está claro que sus sistemas para mantener el equilibrio hídrico y electrolítico son increíblemente efectivos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los insectos terrestres son propensos a la deshidratación, básicamente a través de la evaporación en sus superficies respiratorias.
- Los insectos terrestres tienen una cutícula, un sistema respiratorio y un sistema excretor diseñados para conservar el agua.

Deberías ser capaz de...

Explicar de qué modo están involucrados en la retención de agua los siguientes rasgos:

1) La cera que recubre la superficie corporal.
2) La tráquea y los espiráculos.
3) La excreción de amoniaco en forma de ácido úrico.
4) La reabsorción selectiva de electrolitos y agua en el intestino posterior.

42.4 Equilibrio hídrico y electrolítico en vertebrados terrestres

En lo que respecta a la pérdida de agua, los vertebrados terrestres se enfrentan a los mismos riesgos que corren los insectos. Cocodrilos, tortugas, lagartos, ranas, pájaros y mamíferos pierden agua de su superficie corporal y de la superficie de sus pulmones cada vez que respiran. Para reemplazar el agua que se pierde, la mayoría de los animales terrestres bebe. Los vertebrados que viven en tierra también ingieren electrolitos al comer y los excretan con las deposiciones. Como la formación de sudor se basa en la producción de una solución salina, los animales que sudan para enfriarse pierden electrolitos cuando lo hacen.

Al igual que otros animales terrestres, los vertebrados terrestres deben regular cuidadosamente la osmolaridad de sus tejidos. Dependiendo de las condiciones, los animales terrestres pueden necesitar conservar o excretar agua y electrolitos para alcanzar la homeostasis. ¿Cómo mantienen el equilibrio hídrico y electrolítico los vertebrados terrestres?

Gracias a la investigación intensiva sobre el riñón de los mamíferos, a mediados de la década de 1970 empezó a emerger una respuesta a esta pregunta. El **riñón** es el órgano responsable de la regulación del equilibrio hídrico y electrolítico en los vertebrados terrestres. A este respecto, la función del riñón es similar a la de la glándula rectal del tiburón. Además, el riñón es el lugar en el que se eliminan de la sangre y expulsan en la orina los desperdicios nitrogenosos (normalmente en forma de urea). Como órgano responsable del equilibrio tanto hídrico como electrolítico y la excreción de desperdicios hidrosolubles, el riñón es equivalente a los tubos de Malpighi y el intestino posterior de los insectos.

Estructura del riñón

La anatomía general del riñón de los mamíferos fue descrita a finales del siglo XIX. Como muestra la **Figura 42.10a,** los riño-

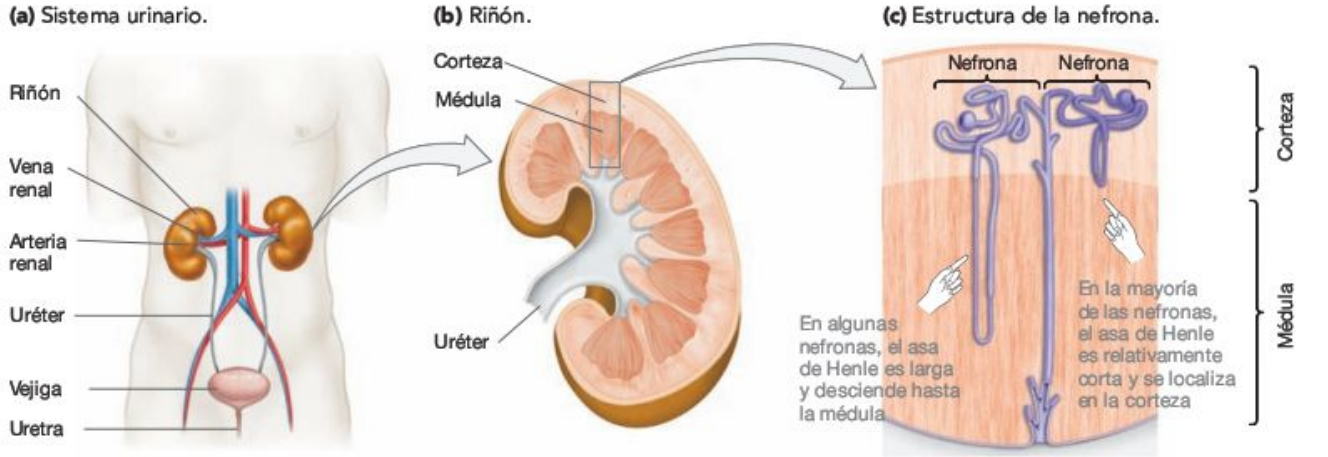


FIGURA 42.10 Anatomía del sistema urinario humano, el riñón y la nefrona. (a) En los mamíferos, los riñones aparecen en pares y se localizan en la columna vertebral. **(b)** El riñón tiene una región exterior llamada corteza y un área interior llamada médula. **(c)** La mayoría de las nefronas se localizan en el interior de la corteza, pero algunas tienen una larga curva que se extiende hasta la médula.

nes se presentan en pares y tienden a tener forma de judía. Un gran vaso sanguíneo llamado *arteria renal* lleva sangre que contiene desperdicios nitrogenosos al interior del órgano; un gran vaso sanguíneo, la *vena renal*, se lleva la sangre al exterior. La orina que se forma en el riñón se transporta a lo largo de un tubo largo denominado **uréter** hacia un órgano de almacenamiento llamado **vejiga.** Desde la vejiga, la orina se transporta a la superficie corporal a través de un tubo llamado **uretra** y después se excreta. En la mayoría de los vertebrados, los riñones se ubican cerca de la parte dorsal (posterior) del organismo.

La mayoría de la masa del riñón está formada de pequeñas estructuras llamadas nefronas. La **nefrona** es la unidad funcional básica del riñón. Las nefronas realizan el trabajo involucrado en el mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico. La mayoría del casi millón de nefronas de un riñón humano se localizan en la región exterior del órgano, o **corteza** (**Figura 42.10b**). Sin embargo, como muestra la **Figura 42.10c,** algunas nefronas se extienden desde la corteza hasta la región interior del riñón, o **médula.**

Para comprender cómo mantiene el riñón el equilibrio hídrico y electrolítico, es fundamental comprender el funcionamiento de una nefrona. La **Figura 42.11a** proporciona una vista detallada de la nefrona, con sus cuatro regiones principales y la estructura asociada llamada tubo colector, y la **Figura 42.11b** muestra cómo cada nefrona es atendida por los vasos sanguíneos. Sigamos el flujo de materia a través de cada una de las cuatro regiones de una nefrona y el tubo colector, empezando por la sangre que llega a la estructura y acabando con la orina que sale de ella. Los cambios que tienen lugar a lo largo del camino son como los observados cuando el agua y los solutos de la hemolinfa pasan al interior de los tubos de Malpighi y de ahí al intestino posterior. El punto importante a recordar es que la formación de la orina resulta de tres procesos: (1) formación de una preorina a través de filtración; (2) reabsorción de agua, nutrientes y algunos solutos; y (3) eliminación de agua de la orina final a través de la ósmosis.

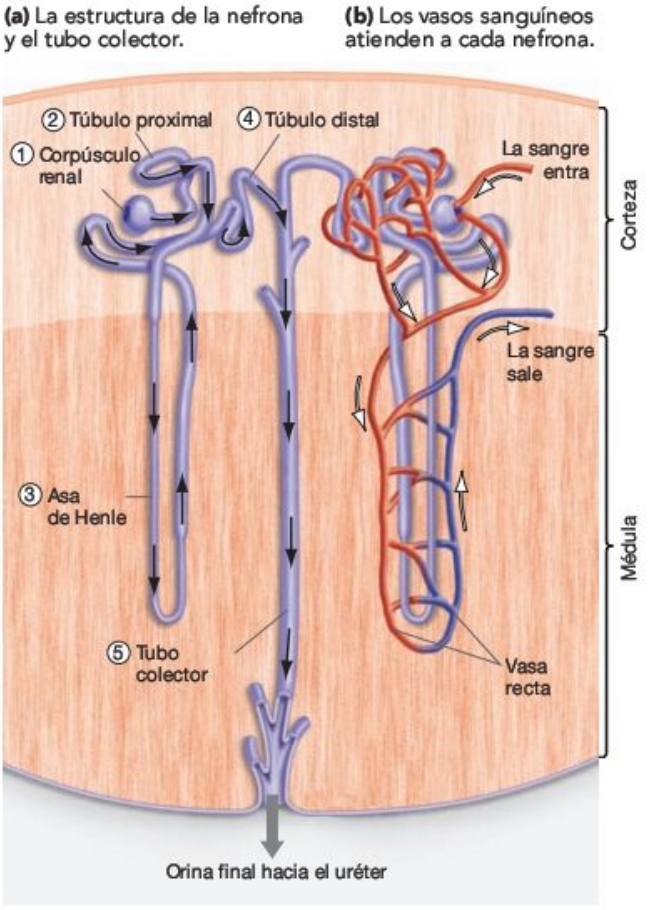


FIGURA 42.11 Las nefronas tienen cuatro partes principales, se vacían en el tubo colector, y son atendidas por los vasos sanguíneos. La formación de la orina empieza en el corpúsculo renal y acaba en el tubo colector.

EJERCICIO Etiqueta las partes de la nefrona en el apartado (b).

Filtración: el corpúsculo renal

En los vertebrados, la formación de la orina empieza en una estructura llamada **corpúsculo renal** («pequeño cuerpo de riñón»). Para comprender cómo funciona esta parte de la nefrona, examina de nuevo la Figura 42.11a y fíjate en que la nefrona es un tubo cerrado en un extremo y abierto en el otro. El extremo cerrado es el principio de la nefrona; el abierto es el final. Como muestra la **Figura 42.12a,** la parte final forma una cápsula que encierra un grupo de vasos sanguíneos diminutos, o capilares, que llevan sangre a la nefrona desde la arteria renal. Este grupo de capilares se llama **glomérulo** («madeja de hilo»), y la región de la nefrona que rodea el glomérulo se llama **cápsula de Bowman.** Así que el corpúsculo renal se compone del glomérulo y de la cápsula de Bowman.

Seccionando y examinando cuidadosamente el corpúsculo renal, los biólogos establecieron que los capilares glomerulares tienen grandes poros o aberturas. Estos vasos sanguíneos también están rodeados de células inusuales, cuyas membranas se doblan en una serie de cortes y crestas (**Figura 42.12b**).

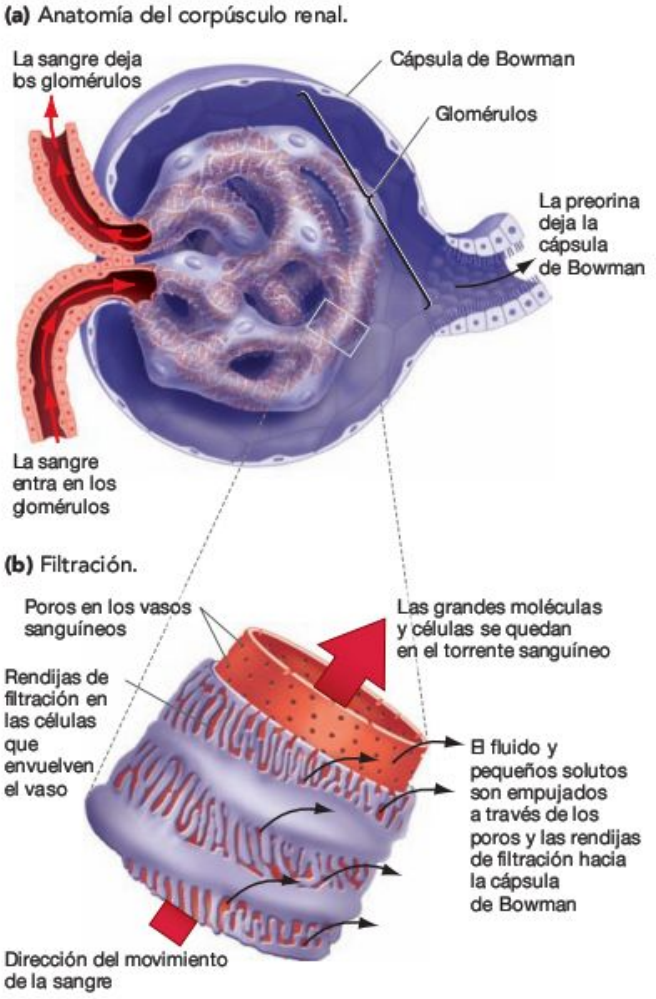


FIGURA 42.12 La formación de la orina empieza cuando la sangre es filtrada en el corpúsculo renal. (a) El corpúsculo renal consta de la cápsula de Bowman y los glomérulos. **(b)** Los capilares de los glomérulos tienen poros y están rodeados por células que tienen rendijas de filtración. La presión sanguínea fuerza el agua y las pequeñas moléculas al exterior de los capilares, a través de las rendijas, y hacia la cápsula de Bowman.

Basándose en estas observaciones, los investigadores que trabajaron a finales del siglo XIX propusieron que el corpúsculo renal servía como un dispositivo de **filtración,** permitiendo que el agua y pequeños solutos de la sangre pasen al interior de la nefrona, y esa filtración se basaba en la talla de las moléculas y los iones. La hipótesis era que el agua y los pequeños solutos son expulsados hacia el exterior de los poros capilares, a través de los cortes a las células circundantes, y al interior del espacio lleno de fluido en el interior de la cápsula de Bowman. Como las proteínas, las células y otros componentes grandes de la sangre no pasarían a través de los poros, no pueden entrar en la nefrona. De modo que se quedan en la sangre. Dicho de otra manera, se creyó que la formación de la orina empezaba con un paso de filtración selectiva por tallas. Según esta hipótesis, la fuerza requerida para realizar esta filtración es proporcionada por la presión sanguínea. En los vertebrados, la sangre está bajo una presión mayor que la de los tejidos que la rodean porque es bombeada por el corazón a través de un sistema cerrado de vasos. Esta presión es suficiente como para forzar que el agua y los pequeños solutos pasen a través de los poros del glomérulo, así que el corpúsculo renal filtra grandes cantidades de fluido sin necesidad de gastar energía en forma de ATP. El resultado es la formación de un **filtrado,** en este caso una **preorina.**

En los mamíferos, la hipótesis de la filtración se confirmó casi 100 años más tarde de haber sido propuesta inicialmente. En 1971 los biólogos fueron capaces de realizar mediciones de la presión en el interior de los capilares glomerulares y en el túbulo que sale de la cápsula de Bowman de la rata. Los investigadores descubrieron que la presión era mucho mayor en el interior de los capilares que en la cápsula que los rodea. Como predice la hipótesis de la filtración, la presión diferencial fuerza al agua y a los solutos a salir de la sangre y entrar en el espacio de la cápsula.

En resumen, el glomérulo renal filtra la sangre para crear una preorina compuesta de agua, electrolitos y otras sustancias pequeñas. Durante la formación de este filtrado, se elimina hasta el 25 por ciento del agua y los solutos presentes en la sangre. Si comprendes este concepto, deberías ser capaz de realizar un diagrama de un corte transversal de un filtro glomerular, citar los contenidos de la sangre en un lado y los contenidos de la preorina en el otro lado, y poner una etiqueta que diga «alta presión» en un lado y otra que diga «baja presión» en el otro lado.

Es muy importante tener en cuenta dos hechos sobre el paso de la filtración en la formación de la orina. Primero, los corpúsculos renales del riñón humano son capaces de producir hasta 180 litros de preorina al día. Este volumen es impresionante, piensa en 180 botellas de refresco de un litro colocadas en la estantería de un supermercado. Segundo, casi toda la preorina se recicla, y en realidad solo se excreta una diminuta fracción del volumen original. Casi el 99 por ciento del volumen se reabsorbe y se devuelve al torrente sanguíneo. La filtración de grandes cantidades provenientes de la sangre permite que los desperdicios sean eliminados de manera efectiva; este proceso, junto con el de la reabsorción, permite que la ex-

creción de desperdicios tenga lugar con una pérdida mínima de agua y nutrientes.

Reabsorción: el túbulo proximal

¿Dónde tiene lugar la reabsorción? El fluido abandona la cápsula de Bowman y entra en la enrevesada estructura llamada **túbulo proximal.** Los investigadores que analizaron las muestras del fluido del interior de este túbulo descubrieron que contenía los componentes que predijo la hipótesis de la filtración: el agua y pequeños solutos como la urea, la glucosa, los aminoácidos, las vitaminas y los electrolitos. Es importante recordar que algunas de estas moléculas son productos de desecho mientras, que otras son nutrientes valiosos.

La primera pista de la función del túbulo proximal llegó de los estudios anatómicos. Como muestra la **Figura 42.13a,** las células epiteliales de este túbulo tienen unas series prominentes de pequeñas proyecciones llamadas **microvellosidades** («pequeños pelos lanudos»), encaradas al lumen. La presencia de microvellosidades expande enormemente el área de superficie de un epitelio. Como un área mayor de superficie proporciona más espacio para que las proteínas de membrana actúen como bombas, canales y cotransportadores, es lógico descubrir que las células con microvellosidades a menudo están asociadas con los procesos de transporte. La observación de que las células epiteliales del túbulo proximal también están repletas de mitocondrias sugiere que el transporte activo de ATP exigente está teniendo lugar. Basándose en estos datos, los anatomistas supusieron que el túbulo proximal trabaja en el transporte activo de moléculas seleccionadas de la preorina.

La hipótesis del transporte activo selectivo fue confirmada por experimentos realizados en túbulos proximales que fueron diseccionados de los riñones de conejos y ratas y aislados *in vitro*. Al inyectar soluciones de compuestos conocidos en los túbulos proximales en presencia o ausencia de ATP, los investigadores pudieron confirmar que los electrolitos seleccionados y los nutrientes son reabsorbidos de manera activa de la preorina que entra en los túbulos. Cuando estos solutos salen del túbulo proximal y entran en las células epiteliales, el agua sigue el gradiente osmótico. Así, los valiosos solutos y el agua son reabsorbidos y devueltos al organismo.

La **Figura 42.13b** resume el modelo actual de mecanismos moleculares involucrados en la reabsorción selectiva. Fíjate en que la membrana basolateral de las células epiteliales del túbulo proximal contiene Na^+/K^+-ATPasa y en que la membrana apical contiene diversos cotransportadores. La clave del modelo es que la Na^+/K^+-ATPasa de las membranas basolaterales elimina el Na^+ del interior de la célula. El transporte activo de

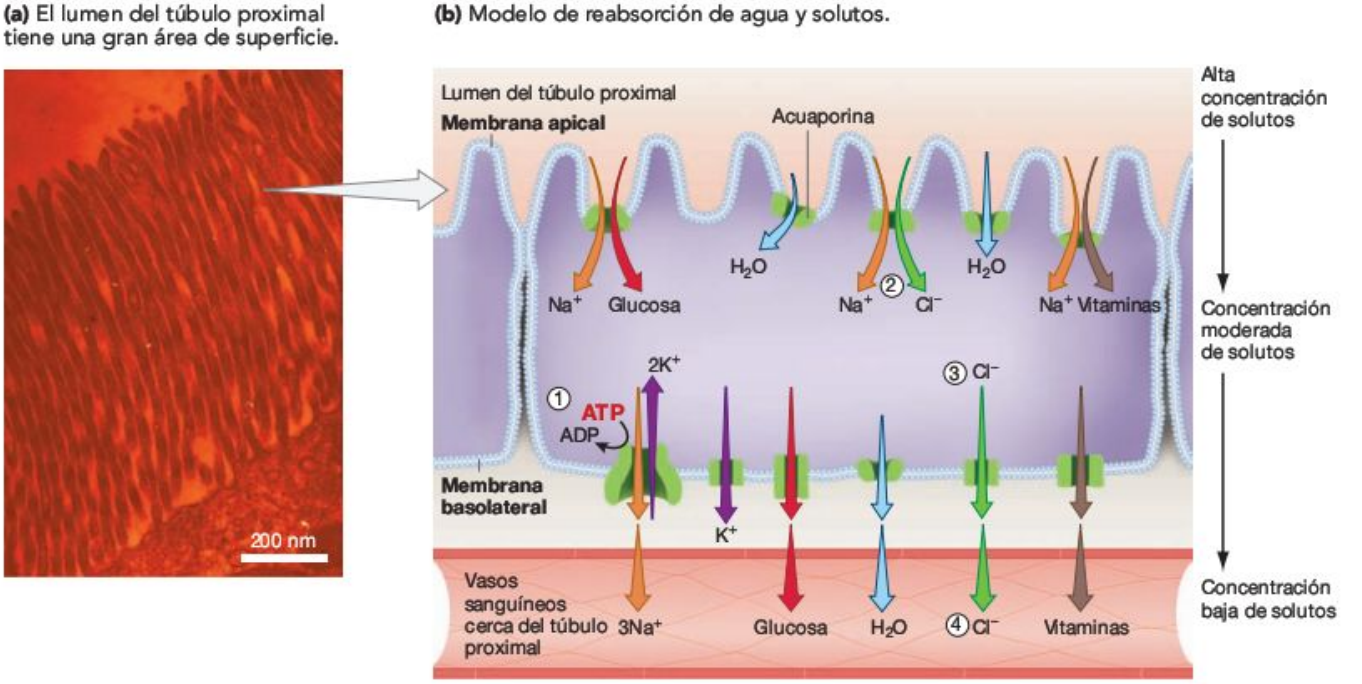


FIGURA 42.13 El agua y los electrolitos son reabsorbidos en el túbulo proximal. (a) Las microvellosidades de las células epiteliales se extienden hasta el interior del lumen del túbulo proximal. **(b)** La reabsorción de agua y solutos ocurre porque (1) la Na^+/K^+-ATPasa de la membrana basolateral de las células epiteliales establece un fuerte gradiente de concentración para llevar Na^+ hacia la célula a lo largo de la membrana apical; (2) los cotransportadores de Na^+ en la membrana apical facilitan la reabsorción de nutrientes y electrolitos, con el agua siguiendo a través de la ósmosis; (3) los solutos también abandonan la célula a través de canales, con el agua siguiendo; y (4) los solutos y el agua entran cerca de los vasos sanguíneos.

EJERCICIO Las acuaporinas también son responsables del movimiento de agua en el intestino posterior de los insectos. Añade acuaporinas a la Figura 42.9b.

EJERCICIO En el apartado (b), pon una etiqueta en las proteínas de membrana que son bombas, cotransportadores y canales.

iones de sodio al exterior de la célula crea un gradiente que favorece la entrada de Na^+ desde el lumen. En la membrana apical adyacente al lumen, cotransportadores de Na^+ dependientes utilizan este gradiente para eliminar iones y nutrientes valiosos de manera selectiva de la preorina. En especial, los cotransportadores envuelven Na^+ y otro soluto como la glucosa, un aminoácido, o el Cl^- de manera simultánea. Como con otros ejemplos de transporte activo secundario, el movimiento de Na^+ al interior de la célula, *con* su gradiente de concentración, proporciona los medios para transportar otros solutos *en contra* de un gradiente de concentración. Si comprendes este concepto, deberías ser capaz de comparar y contrastar la célula del túbulo proximal de la Figura 42.13b con la célula de la glándula rectal del tiburón de la Figura 42.6 y la célula del tubo de Malpighi de la Figura 42.9b. También deberías ser capaz de explicar por qué la cafeína incrementa la producción de orina, basándote en datos recientes que indican que la cafeína puede inhibir la reabsorción de sodio en el túbulo proximal.

Otro punto clave es que el agua sigue el movimiento de estos solutos desde la preorina de nuevo hacia la sangre, por ósmosis. Trabajos recientes han demostrado que el agua se mueve desde el lumen del túbulo proximal hacia las células epiteliales a través de proteínas de membrana especializadas llamadas **acuaporinas** («poros de agua»; véase Figura 42.13b). Cuando se abre una acuaporina, tres mil millones de moléculas de agua pasan a través suyo cada segundo. Las acuaporinas son canales de agua. Las acuaporinas localizadas en las membranas basolaterales de las células epiteliales facilitan el movimiento del agua de vuelta hacia la sangre.

Mediciones cuidadosas han confirmado que dos tercios de la NaCl y del agua que originariamente son filtradas por el corpúsculo renal son reabsorbidos por el túbulo proximal. Sin embargo, la osmolaridad del fluido tubular no ha cambiado a pesar de este gran cambio en el volumen, porque la reabsorción de agua es proporcional a la reabsorción de solutos. Los electrolitos, los nutrientes y el agua que son finalmente reabsorbidos entran en los vasos sanguíneos en el lado basolateral del túbulo y son devueltos al organismo.

En resumen, las células que forran el túbulo proximal funcionan como un centro de reciclaje. El paso de filtración en el corpúsculo se basa en la talla; el paso de reabsorción en el túbulo proximal recupera selectivamente pequeñas sustancias que son valiosas. Las bombas y los cotransportadores del túbulo proximal recuperan agua, nutrientes y electrolitos pero dejan los desperdicios. Comparado con el fluido que entra en el túbulo proximal, la preorina que sale es isotónica pero muy reducida en volumen. A medida que fluye hacia la siguiente parte de la nefrona, tiene una concentración relativamente alta de moléculas de desperdicios y una concentración relativamente baja de nutrientes.

La creación del gradiente osmótico: el asa de Henle

En los mamíferos, el fluido que emerge desde el túbulo proximal entra en una curva. En la mayoría de nefronas, la curva es corta y no abandona la corteza. Pero en aproximadamente el 20 por ciento de las nefronas presentes en el riñón humano, la curva es larga y se sumerge en profundidad desde la corteza del riñón hasta la médula (vuelve a mirar la Figura 42.10c). Jacob Henle describió esta parte de la nefrona mamaria a principios de la década de 1860, y la llamó **asa de Henle.** Sin embargo, no fue hasta 1942 cuando Werner Kuhn ofreció una hipótesis para explicar lo que hace la estructura.

La propuesta de Kuhn estuvo inspirada por el uso de intercambiadores de calor de contracorriente en química y en física. Recuerda del Capítulo 41 que un intercambiador de calor de contracorriente es un sistema en el que dos fluidos adyacentes fluyen a través de tubos en direcciones opuestas. Kuhn propuso que el asa de Henle funciona como un **intercambiador de contracorriente** y como multiplicador, pero no uno que establece un gradiente de calor como los del esquema de la Figura 41.20. En vez de eso, Kuhn supuso que el asa de Henle establece un gradiente de ósmosis. Aunque él no conocía los mecanismos moleculares involucrados en el establecimiento de este gradiente, propuso que la osmolaridad del fluido en el interior del asa de Henle es bajo en la corteza y alto en la médula. Además, Kuhn mantuvo que la osmolaridad de los tejidos que rodeaban la curva imitaba el gradiente en el interior de la curva. Este es el punto clave. La hipótesis de Kuhn propuso que un intercambio de agua y solutos tiene lugar entre las células de cada segmento de la curva y las células que rodean el asa de Henle; no entre las soluciones en las porciones descendentes y ascendentes de la curva. Si comprendes este concepto, deberías ser capaz de realizar un boceto del asa de Henle y poner nombre a las regiones de baja osmolaridad y de alta osmolaridad tanto en el interior como en el exterior de la curva.

Si Henle estaba en lo cierto, la situación en la curva contrasta con un sistema de contracorriente convencional, en el que el intercambio tiene lugar entre los dos segmentos. Según Kuhn, el intercambio da como resultado un paso de gradiente osmótico existente tanto en el interior como en el exterior del asa de Henle y que se mueve desde la corteza hacia el interior profundo de la médula. ¿Tenía razón?

Comprobación de la hipótesis de Kuhn Una serie de trabajos publicados durante la década de 1950 proporcionaron importante soporte experimental para el modelo de intercambio de contracorriente. Dos grupos de datos particularmente importantes, obtenidos al analizar la osmolaridad de láminas de tejido cortadas en secciones perpendiculares al asa de Henle, se reproducen en la **Figura 42.14.** El gráfico de la izquierda de la figura muestra datos sobre la osmolaridad del fluido en el interior del asa de Henle. Como predecía el modelo de Kuhn, existe un fuerte gradiente de osmolaridad desde la corteza hasta la médula. Los datos del lado derecho del gráfico de la Figura 42.14 muestran que en el exterior del asa de Henle, la concentración de Na^+, Cl^- y urea también se incrementa repentinamente desde la corteza hasta la médula. Esta fue una observación importante. No solo confirmó la predicción de que existe un gradiente de concentración en el tejido que rodea el asa de Henle, sino que también sugirió que los solutos responsables de este gradiente son Na^+, Cl^- y urea. Como veremos, el cambio en la concentración de la urea resultó ser especialmente importante.

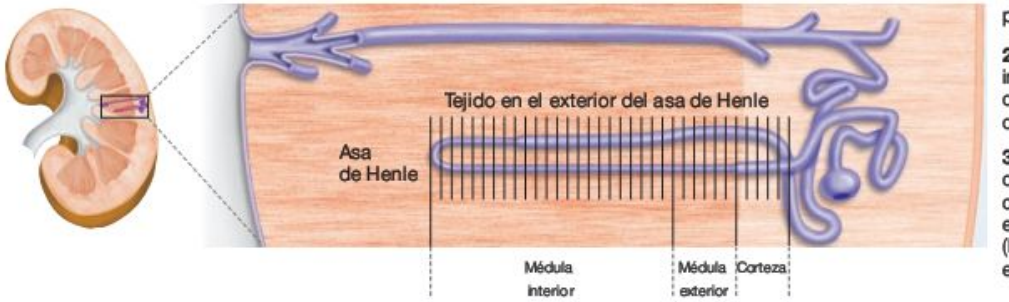
Experimento

Pregunta: ¿Cuál es la función del asa de Henle?

Hipótesis: El asa de Henle establece un gradiente osmótico para el intercambio contracorriente de agua y solutos.

Hipótesis nula: El asa de Henle no establece un gradiente osmótico para el intercambio contracorriente.

Diseño del experimento:

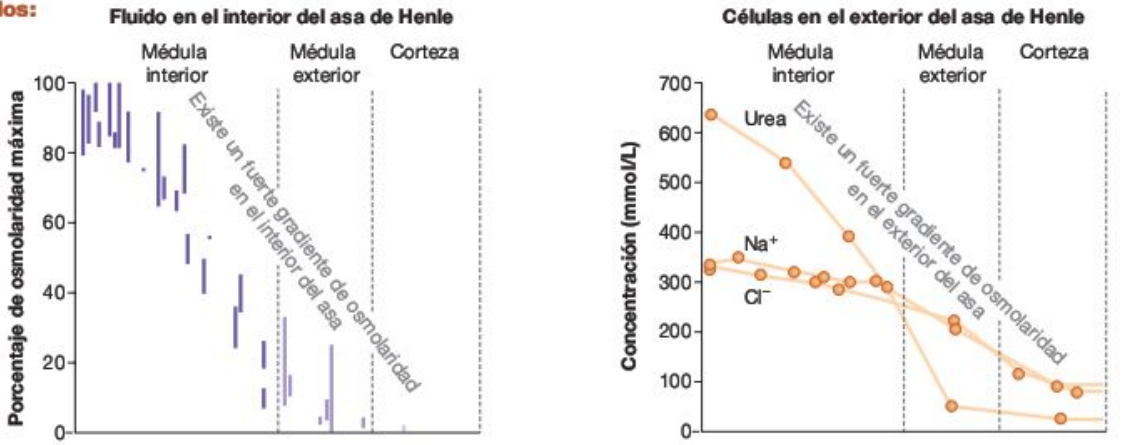


1. Corte del tejido de riñón en sección perpendicular al asa de Henle.
2. Medición de la osmolaridad en el interior de cada sección del asa de Henle. (Este experimento se desarrolló en una nefrona de rata.)
3. Medición de la concentración de urea, iones de sodio, e iones de cloruro en cada sección del tejido en el exterior del asa. (Este experimento se desarrolló en una nefrona de perro.)

Predicción: Existe un fuerte gradiente en la osmolaridad desde la médula hasta la corteza, tanto en el interior del asa de Henle como en el tejido que rodea el asa de Henle.

Predicción de la hipótesis nula: No existe un fuerte gradiente en la osmolaridad desde la médula hasta la corteza, tanto en el interior como en el exterior del asa de Henle.

Resultados:



Conclusión: El asa de Henle establece un sistema de intercambio de contracorriente para el intercambio de solutos: en especial, urea, sodio y cloruro. Su función es mantener un fuerte gradiente de osmolaridad desde la corteza hasta la médula interior.

FIGURA 42.14 Los datos confirman la existencia de un fuerte gradiente osmótico tanto en el interior como en el exterior del asa de Henle. Los gráficos muestran una osmolaridad relativa, o concentraciones de solutos, o el fluido en el interior (izquierda) o exterior (derecha) de la nefrona como función de su localización en el riñón.

Antes de considerar cómo afecta a la formación de la orina el paso del gradiente osmótico creado por el asa de Henle, vamos a echar un vistazo a las investigaciones sobre los mecanismos moleculares involucrados en el establecimiento de un intercambio de contracorriente. ¿Cómo se mueven el agua y los solutos hacia el interior y hacia el exterior de la curva de un modo que establece el gradiente osmótico espectacular que los investigadores observaron?

¿Cómo se establece el gradiente osmótico? La **Figura 42.15a** proporciona una visión detallada de la morfología del asa de Henle. Fíjate en que hay tres regiones diferentes en el asa: la rama descendente, la rama ascendente delgada y la rama ascendente gruesa. Las ramas ascendentes delgada y gruesa se diferencian en el grosor de sus paredes. ¿Se diferencian las tres paredes también en su permeabilidad al agua y los solutos?

La formulación de una respuesta definitiva a esta pregunta costó más de 15 años de experimentos realizados en laboratorios de todo el mundo. Un resultado importante empezó a emerger después de que los investigadores fueron capaces de perforar el asa de Henle con una micropipeta, analizar la composición del fluido de su interior y compararlo con el producto final de la nefrona: la orina. En la rama ascendente del asa de Henle, el Na^+ y el Cl^- constituían por lo menos el 60 por ciento de los solutos, la urea constituía más o menos el 10

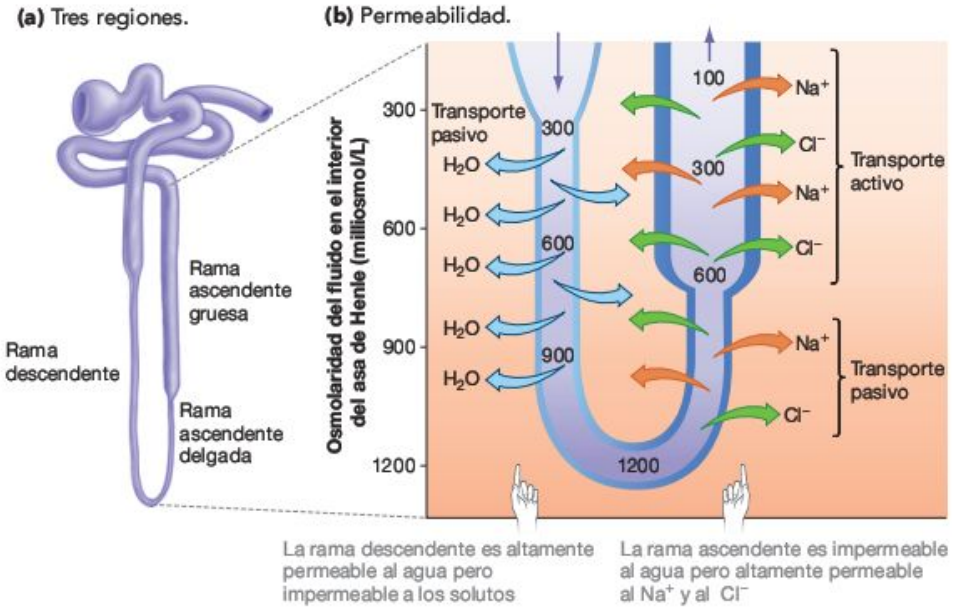


FIGURA 42.15 El asa de Henle mantiene un gradiente osmótico porque el agua abandona la rama descendente y la sal abandona la rama ascendente. Los números del interior de la nefrona en el apartado (b) representan la osmolaridad de la preorina.

por ciento. Pero en la porción final de la nefrona, ambos iones eran menos comunes, la urea era el mayor soluto. Estos datos eran importantes porque sugerían que los valiosos iones de Na^+ y Cl^- estaban siendo retenidos mientras que los productos de desecho estaban siendo descartados en forma de urea.

¿Qué mecanismo es responsable de la eliminación de Na^+ y Cl^-? Como el Na^+ y el Cl^- también están presentes en una concentración alta en el tejido que rodea la rama ascendente gruesa del asa de Henle, los investigadores formularon la hipótesis de que el sodio podía ser bombeado de manera activa hacia el exterior de esta porción de la nefrona. La hipótesis era que el transporte activo de Na^+ al exterior de la rama ascendente gruesa crearía un gradiente eléctrico que también favorecería la pérdida de Cl^- (**Figura 42.15b**).

Experimentos posteriores en los que se utilizaron ouabina y otros venenos corroboraron la hipótesis de que los iones de sodio son transportados de manera activa al exterior de la solución en el interior de la rama ascendente gruesa. Las células epiteliales responsables de la excreción de sodio en esta porción de la nefrona están configuradas casi del mismo modo que el epitelio de la glándula rectal del tiburón (véase Figura 42.6). Una combinación de canales de Na^+/K^+-ATPasa, canales de Cl^- y cotransportadores de $Na^+/2Cl^-/K^+$ en esas células da como resultado el transporte activo de sal al exterior del asa y al interior del tejido circundante. Cuando esos electrolitos son eliminados, la urea queda como el soluto principal en la preorina.

¿Qué está pasando en la rama descendente y en la rama ascendente delgada del asa de Henle? Una serie importante de experimentos estableció cómo se movían el agua y los solutos a lo largo de estos dos segmentos. Inyectando soluciones de concentraciones conocidas en las nefronas de conejos, los biólogos documentaron que la rama descendente es altamente permeable al agua pero casi completamente impermeable a los solutos. La rama ascendente delgada del asa, por contraste, es altamente permeable al Na^+ y al Cl^-, moderadamente permeable a la urea, y casi completamente impermeable al agua (Figura 42.15b).

Una aproximación comprensible al asa de Henle

Todas las observaciones que acaban de ser resumidas fueron demostradas cuando en 1972 dos trabajos, publicados de manera simultánea e independiente, propusieron el mismo modelo exhaustivo sobre cómo funciona el asa de Henle. Para comprender este modelo, sigue utilizando la Figura 42.15b; los acontecimientos que tienen lugar a medida que el fluido sale del túbulo proximal y se mueve a través del asa:

1. A medida que fluye hacia abajo por la rama descendente, el fluido del interior del asa pierde agua hacia el tejido que rodea la nefrona. Este movimiento de agua es pasivo, lo que significa que no requiere gasto de ATP. El agua se mueve porque sigue un gradiente osmótico. Este gradiente osmótico es creado por la rama ascendente.
2. Al final del asa, la médula interior, el fluido del interior y del exterior de la nefrona tiene una osmolaridad alta. Pero la preorina no sigue perdiendo agua, porque la membrana de la rama ascendente es casi impermeable al agua. En vez de eso, el fluido del interior de la nefrona empieza a perder Na^+ y Cl^- a medida que asciende y se encuentra con los tejidos circundantes con una osmolaridad cada vez más baja. Los iones se mueven al exterior del asa de un modo pasivo a lo largo de los gradientes de concentración.
3. En la rama ascendente gruesa, donde la osmolaridad de la solución circundante es baja, los iones adicionales de Na^+ y Cl^- son transportados de manera activa al exterior de la nefrona.

El punto clave en este modelo es que el flujo contracorriente de fluido, combinado con los cambios en la permeabilidad al agua y en los tipos de canales y bombas que están activos en el epitelio de la nefrona, se retroalimenta. En este caso, la presencia de un gradiente osmótico estimula los flujos de agua e iones que a su vez mantienen un gradiente osmótico.

Así es como funciona: el movimiento de NaCl desde la rama ascendente al interior del tejido circundante incrementa la concentración osmótica en el exterior de la rama descendente, lo que resulta en un flujo de agua al exterior de las paredes permeables al agua de la rama descendente, a través de la ósmosis. Esta pérdida de agua en la rama descendente incrementa la osmolaridad en el fluido que entra en la rama ascendente. La alta concentración de sal en el fluido de la base de la rama ascendente provoca un flujo pasivo de iones al exterior, reforzando el gradiente osmótico. Si comprendes este concepto, deberías poder predecir qué le pasa al gradiente osmótico cuando la furosemida inhibe las proteínas de membrana que bombean iones de sodio y cloruro al exterior de la rama ascendente gruesa. ¿Cómo afecta este medicamento a la formación de orina?

El asa de Henle mantiene un gradiente osmótico, pero un rasgo básico de la porción final de la nefrona, el **tubo colector,** ayuda a establecerlo. Si vuelves a mirar los datos de la Figura 42.14, notarás que la urea es responsable del paso del gradiente osmótico en el espacio que separa la nefrona. La urea tiene una concentración alta en el interior de la médula y una baja concentración en el exterior de la médula. Este gradiente existe porque la sección más interna del tubo colector es permeable a la urea. Como muestra la **Figura 42.16,** la urea que se difunde hacia el exterior del tubo colector es responsable de la alta osmolaridad del interior de la médula.

Aunque este sistema es extremadamente complejo, su resultado es muy simple: la creación y el mantenimiento de un gradiente osmótico de concentración fuerte. Debido al flujo contracorriente de material a través de la nefrona, el gradiente osmótico se mantiene el mínimo gasto posible de energía.

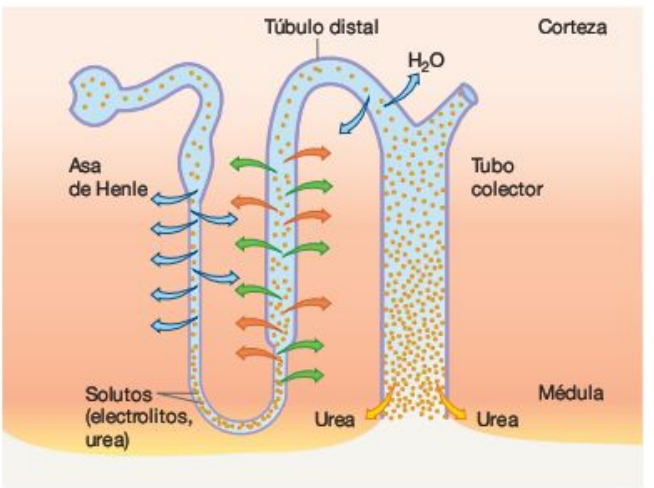


FIGURA 42.16 La urea del tubo colector es la responsable de la alta osmolaridad en el interior de la médula. La mayoría de las nefronas son impermeables a la urea, excepto por la porción más interna del tubo colector.

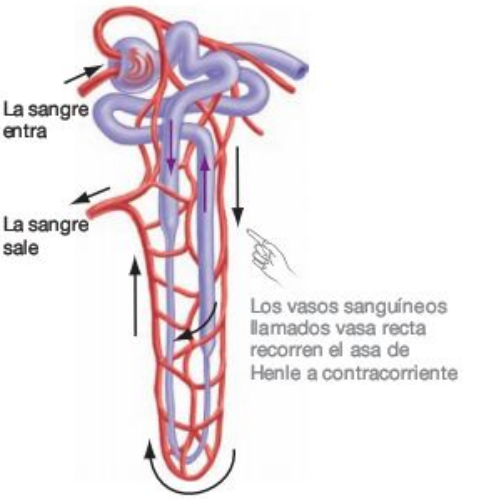


FIGURA 42.17 Suministro de sangre al asa de Henle. El agua y los solutos del asa de Henle se mueven hacia los vasos sanguíneos (vasa recta).

¿Qué le pasa al agua y a la sal que salen del asa? Se difunden rápidamente hacia la **vasa recta,** una red de vasos sanguíneos que recorre la curva. Como resultado, el agua y los electrolitos son devueltos al organismo (**Figura 42.17**). La eliminación de agua que abandona la rama descendente es especialmente importante. Si no fuese llevada al torrente sanguíneo, disolvería el fluido concentrado en el exterior del asa de Henle y destruiría rápidamente el gradiente osmótico.

Regulación del equilibrio hídrico y electrolítico: el túbulo distal y el tubo colector

Los primeros tres pasos de la formación de orina: filtración, reabsorción y establecimiento de un gradiente osmótico, dan como resultado un fluido que es ligeramente hipotónico a la sangre. Cuando la preorina ha pasado a través del asa de Henle, los solutos más grandes que contiene son urea y otros desperdicios.

Aunque los procesos que tienen lugar en el corpúsculo renal, en el túbulo proximal y en el asa de Henle producen una orina que es distintivamente diferente de la sangre que entró en el riñón, los procesos que se desarrollan no están regulados, lo que significa que no varían con cambios en las condiciones corporales. Hay una excepción: el volumen de sangre filtrado en el corpúsculo renal puede cambiar de modo drástico, dependiendo de las circunstancias. Pero el túbulo proximal y el asa de Henle funcionan básicamente del mismo modo todo el tiempo. Como resultado, el fluido que entra en el **túbulo distal,** la porción de nefrona que sigue inmediatamente al asa de Henle, es relativamente constante en composición a lo largo del tiempo. En contraste, la orina que abandona el tubo colector tiene una osmolaridad y una concentración de Na^+ y de Cl^- muy variables.

¿Cómo es posible que las características de la orina cambien a lo largo del tiempo? La respuesta se basa en dos observaciones sobre el túbulo distal y el tubo colector: su actividad está muy regulada, y su actividad cambia como respuesta al estrés osmótico que un individuo experimenta. Aunque los electrolitos y el agua siempre son reabsorbidos en un túbulo distal, la cantidad de Na^+, Cl^- y agua que se reabsorbe en un túbulo distal y en el tubo colector varía con la condición del animal.

La actividad del túbulo distal y el tubo colector es controlada por las hormonas, señalando moléculas que fueron introducidas en el Capítulo 8 y fueron estudiadas más a fondo en el Capítulo 47. En concreto:

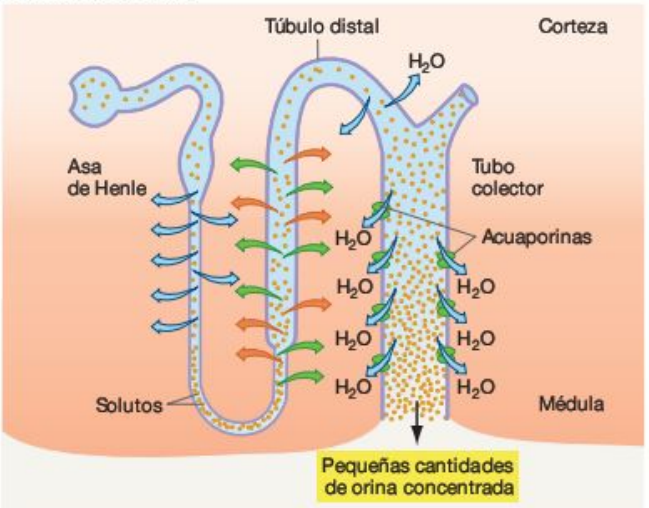
- Si los niveles de Na^+ en la sangre son bajos, la hormona **aldosterona** es liberada desde la glándula adrenal y lleva a la activación de bombas de sodio y la reabsorción de Na^+ en el túbulo distal. La aldosterona retiene sodio.
- Si un individuo se deshidrata, una molécula llamada **hormona antidiurética (ADH)** es liberada desde el cerebro. (El término *diuresis* se refiere al incremento de la producción de orina, así que *antidiuresis* significa inhibición de la producción de orina. A la ADH también se le llama vasopresina o arginina vasopresina.) La ADH retiene agua.

El papel de la ADH en la formación de orina está especialmente bien estudiado. Cuando la ADH llega a las células epiteliales que forran el tubo colector, la hormona provoca la inserción de acuaporinas en la membrana de plasma. Como las células llegan a ser mucho más permeables al agua, se reabsorben grandes cantidades de agua. La ADH también aumenta la permeabilidad a la urea del tubo colector, que incrementa la osmolaridad del fluido circundante y así la pérdida de agua de la preorina. Como muestra la **Figura 42.18a,** el agua deja el tubo colector de manera pasiva: siguiendo al gradiente de concentración mantenido por el asa de Henle. El resultado es la conservación del agua y la formación de orina, que es altamente hipertónica en relación con la sangre. Sin embargo, cuando la ADH está ausente, se encuentran pocas acuaporinas en el epitelio del tubo colector, y la estructura es relativamente impermeable al agua (**Figura 42.18b**). En este caso se produce orina hipertónica.

Las personas con formas defectuosas de ADH o de acuaporinas produce cantidades copiosas de orina: más de 30 litros por día. Sufren la enfermedad denominada **diabetes insípida.** (*diabetes* significa «correr a través»). La diabetes mellitus se debe a problemas con la regulación de las concentraciones de glucosa en la sangre, en vez de retención de agua en los riñones, y se trata en el Capítulo 43. Si comprendes el efecto de la ADH en el tubo colector, deberías ser capaz de predecir cómo se ve afectada la formación de orina por la ingestión de etanol, que inhibe la eliminación de ADH, frente a la nicotina, que estimula la eliminación de ADH.

La **Tabla Resumen 42.2** revisa las funciones de las cuatro regiones principales de la nefrona y del tubo colector. Para resumir, los primeros tres segmentos de la estructura: el corpúsculo renal, el túbulo proximal y el asa de Henle, cumplen dos objetivos: (1) concentran de manera efectiva desperdicios nitrogenosos, y (2) hacen posible que la Na^+, Cl^- y el agua

(a) ADH presente: el tubo colector es altamente permeable al agua.



(b) ADH no presente: el tubo colector no es altamente permeable al agua.

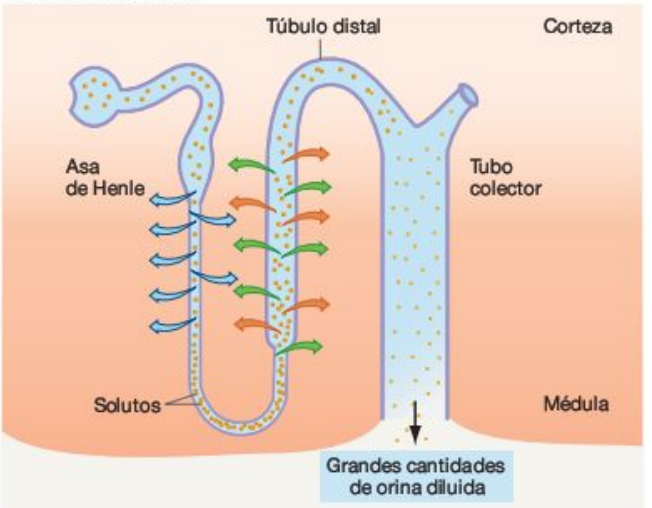


FIGURA 42.18 El ADH regula la reabsorción del agua que realiza el tubo colector. (a) La hormona antidiurética (ADH) hace que los conductos colectores sean permeables al agua y conlleva la producción de pequeñas cantidades de orina concentrada. El agua que abandona los conductos colectores pasa al interior de la vasa recta (véase Figura 42.17). **(b)** En ausencia de ADH, la orina incrementa su volumen y contiene una baja concentración de solutos.

TABLA RESUMEN **42.2 Estructura y función de la nefrona y el tubo colector**

Estructura	Función
Corpúsculo renal (cápsula de Bowman y glomérulos)	Filtración selectiva por talla: la formación de preorina desde la sangre (agua y otras pequeñas sustancias entran en la nefrona)
Túbulo proximal	Reabsorción de electrolitos, nutrientes, agua (transporte activo)
Asa de Henle	Mantenimiento del gradiente osmótico desde la médula exterior hasta la médula interior
• Rama descendente	• Permeable al agua (transporte pasivo hacia el exterior de la preorina)
• Rama ascendente delgada	• Permeable al Na^+, Cl^- (transporte pasivo al exterior de la preorina)
• Rama ascendente gruesa	• Transporte activo de Na^+, Cl^- fuera de la preorina.
Túbulo distal	Con aldosterona: reabsorción de Na^+. Sin aldosterona: no reabsorción de Na^+
Tubo colector	Regulación de la retención y pérdida de agua
• Porción principal	• Con ADH: el agua abandona la preorina; producción de orina hipertónica a la sangre (volúmenes reducidos de orina). Sin ADH: producción de orina hipotónica a la sangre (volúmenes aumentados de orina)
• Porción más interna	• La urea se filtra para establecer/mantener una alta osmolaridad del interior de la médula

sean o bien excretados o bien reabsorbidos por los dos segmentos finales de la nefrona: el túbulo distal y el tubo colector. De los 180 litros de orina primaria que entran en el corpúsculo renal, todos excepto 1,2 litros son reabsorbidos y devueltos al organismo cada día. La nefrona es un mecanismo remarcablemente efectivo para regular el equilibrio hídrico y electrolítico y conseguir la homeostasis.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El riñón de los vertebrados está especializado en la producción de orina hipertónica.
- El asa de Henle es un sistema de contracorriente que crea un fuerte gradiente osmótico en la médula.

Deberías ser capaz de...

1) Describir la estructura y la función de las siguientes partes de la nefrona: corpúsculo renal, túbulo proximal, asa de Henle y tubo colector.
2) Explicar cómo regulan las características de la orina las hormonas que actúan en el túbulo distal y en el tubo colector.
3) Predecir cómo afectarían a la producción de orina los siguientes acontecimientos: beber cantidades masivas de agua, comer grandes cantidades de sal y abstenerse de beber durante 48 horas.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Mammalian Kidney

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La homeostasis, en relación con el equilibrio hídrico y electrolítico, es crucial para la salud de los animales.

Los hábitats de agua dulce, de agua salada o terrestres presentan diversos desafíos a los animales en lo que se refiere al mantenimiento de su equilibrio hídrico y electrolítico.

Los mecanismos involucrados en la regulación del equilibrio hídrico y electrolítico varían bastante entre los grupos animales, porque los diversos hábitats presentan diferentes desafíos. Los peces de agua dulce, por ejemplo, son altamente hipertónicos a su entorno y tienden a ganar agua y perder electrolitos. Por el contrario, los peces marinos son muy hipertónicos en relación al agua marina y tienden a perder agua y ganar electrolitos. Los animales terrestres pierden agua cada vez que respiran y de la superficie de su cuerpo por la evaporación. En todos estos organismos, las células epiteliales que transportan el agua y los electrolitos de manera selectiva son responsables de la homeostasis.

Deberías ser capaz de describir los retos respecto al equilibrio hídrico y electrolítico a los que deben enfrentarse las nutrias de río que viven cerca del océano y se mueven de hábitats de agua dulce a otros de agua salada una y otra vez cada día o cada semana.

Los animales marinos tienen células epiteliales especializadas con proteínas de membrana que eliminan el exceso de sal (NaCl) del organismo para que pueda ser excretada. Los mismos tipos de células se encuentran en los riñones de los mamíferos.

Las investigaciones en la glándula rectal de los tiburones establecieron cómo excretan los animales marinos el exceso de sal. Las bombas de sodio-potasio están localizadas en el lado basolateral de las células epiteliales de esta glándula. Estas bombas establecen un gradiente electroquímico que lleva Na^+ y Cl^- desde la sangre hasta el lumen de la glándula, donde es excretada. Investigaciones posteriores revelaron que una amplia variedad de células animales que transportan sal llevan a cabo una reorganización de bombas, canales y cotransportadores. Estas células existen en las branquias de peces de agua salada, en las glándulas de sal de aves y reptiles marinos, y en los riñones de los mamíferos.

A pesar de los exhaustivos estudios realizados, aún no está claro cómo lo hacen los peces de agua dulce para obtener electrolitos de su entorno para reemplazar los iones que pierden por las branquias. La investigación en el salmón ha mostrado que las branquias de los peces de agua dulce contienen células con bombas de sodio-potasio. Algunos investigadores sugieren que estas células pueden estar involucradas en el transporte activo de iones hacia las branquias.

Deberías ser capaz de explicar cómo un gradiente electroquímico para iones de sodio para que el agua y los iones hace que se muevan de manera pasiva a través de una membrana.

En los insectos terrestres, la pared del intestino y los tubos de Malpighi son los responsables de excretar los desperdicios solubles en agua y conseguir homeostasis en lo que se refiere a las concentraciones de agua y electrolitos.

Los insectos terrestres limitan la pérdida de agua de diversos modos. Su exoesqueleto está recubierto de cera para limitar la evaporación, y las aperturas a sus órganos respiratorios se cierran cuando el estrés osmótico es severo. Los insectos también son capaces de formar una orina hipertónica que minimiza la pérdida de agua durante la excreción de desperdicios nitrogenosos. En los tubos de Malpighi de los insectos se forma una preorina isotónica a la hemolinfa. Si las bombas del epitelio del intestino posterior se activan, entonces los electrolitos y el agua se reabsorben desde la preorina y se devuelven a la hemolinfa. Como resultado aparece una orina final hipertónica.

Deberías ser capaz de predecir quiénes gastan más energía durante la formación de orina, las langostas del desierto o los gusanos de agua, y explicar tu razonamiento.

En los vertebrados terrestres, el riñón es el responsable de excretar los desperdicios solubles en agua y conseguir la homeostasis en lo que se refiere a las concentraciones de agua y electrolitos.

Las nefronas del riñón de los mamíferos forman un filtrado y después reabsorben nutrientes valiosos, electrolitos y agua. La solución resultante contiene urea y electrolitos y fluye a través del asa de Henle, donde los cambios en la permeabilidad de las células epiteliales al agua y la sal, además del transporte activo de la sal, crea un paso de gradiente osmótico. Si el ADH provoca cambios en la permeabilidad al agua del tubo colector de la nefrona, el agua es reabsorbida a lo largo del gradiente osmótico y se produce una orina hipertónica.

En los animales, el mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico es un proceso activo que requiere energía y que se basa en la acción de las proteínas de membrana. La excreción y la reabsorción de agua y electrolitos se controlan cuidadosamente para alcanzar la homeostasis. Como resultado, los animales son capaces de ocupar hábitats que presentan una diversidad de desafíos osmóticos.

Deberías ser capaz de explicar por qué las ratas canguro que viven en el desierto tienen asas de Henle extremadamente largas, en relación con la talla de su cuerpo.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Mammalian Kidney

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre los peces que viven en agua dulce es correcta?
   a. Sus tejidos son isotónicos con respecto a su entorno. Como resultado, no requieren un órgano especializado para mantener el equilibrio hídrico y electrolítico.
   b. Pierden agua en su entorno primariamente a través de las branquias. Reemplazan este agua bebiendo.
   c. El agua entra en las células epiteliales de las branquias a través de la ósmosis. Los electrolitos abandonan las mismas células a través de la difusión.
   d. Tienen células especializadas que bombean de manera activa Na^+ y Cl^- desde la sangre hacia las células epiteliales, para que los iones puedan ser excretados.
2. La Na^+/K^+-ATPasa se encuentra en las células epiteliales que producen orina u otras excreciones que son hipertónicas en relación a los tejidos. ¿Por qué?
   a. Para formar una solución hipertónica, los iones o las moléculas deben ser transportadas de manera activa a través de su gradiente de concentración.
   b. Células similares a las que se encuentran en la glándula rectal del tiburón tiene lugar en muchas otras especies que necesitan excretar sal (NaCl).
   c. La bomba de sodio-potasio es la responsable directa del movimiento de iones de sodio desde la sangre o los tejidos corporales hacia la excreción de la orina o la sal, en contra del gradiente de concentración.
   d. Normalmente se localizan en la membrana basolateral de estas células epiteliales, además de en otros canales o cotransportadores.
3. En lo que se refiere a la formación de orina, ¿la función del intestino posterior de los insectos es la más cercana a cuál de las siguientes estructuras del riñón de los vertebrados?
   a. Corpúsculo renal.
   b. Túbulo proximal.
   c. Asa de Henle.
   d. Túbulos distales y tubo colector.
4. ¿Cuál de las siguientes es la secuencia correcta de las regiones de la nefrona en lo que respecta al flujo de fluido?
   a. Túbulo distal → rama ascendente de Henle → rama descendente de Henle → túbulo proximal → tubo colector.
   b. Rama ascendente de Henle → rama descendente de Henle → túbulo proximal → túbulo distal → tubo colector.
   c. Túbulo proximal → rama ascendente de Henle → rama descendente de Henle → túbulo distal → tubo colector.
   d. Túbulo proximal → rama descendente de Henle → rama ascendente de Henle → túbulo distal → tubo colector.
5. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre la función del riñón no es correcta?
   a. El asa de Henle actúa como un intercambiador contracorriente, así que no se requiere energía para mantener el gradiente osmótico.
   b. La rama descendente del asa de Henle es altamente permeable al agua.
   c. La rama ascendente delgada del asa de Henle es altamente permeable a la sal.
   d. La reabsorción de agua y solutos tiene lugar principalmente en el túbulo proximal.

6. ¿Qué efecto tiene la hormona antidiurética (ADH) en la nefrona?
   a. Aumenta la permeabilidad al agua en la rama descendente del asa de Henle.
   b. Disminuye la permeabilidad al agua en la rama descendente del asa de Henle.
   c. Aumenta la permeabilidad al agua del tubo colector.
   d. Disminuye la permeabilidad al agua del tubo colector.

Respuestas: 1. c; 2. a; 3. d; 4. d; 5. a; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. A las células de cloruro de las branquias de los peces a veces se las llama células mitocondriales debido a su alta densidad en mitocondrias. ¿Cómo se relaciona la alta densidad mitocondrial con el rol funcional de células de cloruro? ¿Esperarías que otras células epiteliales relacionadas con el transporte de iones contuvieran grandes números de mitocondrias? Explícalo.
2. A las células de cloruro de las branquias de los peces a veces se las llama células mitocondriales debido a su alta densidad en mitocondrias. ¿Cómo se relaciona la alta densidad mitocondrial con el rol funcional de células de cloruro? ¿Esperarías que otras células epiteliales relacionadas con el transporte de iones contuvieran grandes números de mitocondrias? Explícalo.
3. ¿Por qué es significativo que las células relacionadas en los procesos de transporte a menudo tengan microvellosidades?
4. Este capítulo introdujo un número de rasgos que ayudan a los animales terrestres a reducir la pérdida de agua. Estos rasgos incluyen la capa de cera que se encuentra en el exoesqueleto de los insectos, la habilidad de los insectos de cerrar las aperturas de sus poros respiratorios, la excreción de desperdicios nitrogenosos como el ácido úrico insoluble, y largas asas de Henle en el riñón de los mamíferos. Predice cómo se diferencian estos rasgos en animales que viven en hábitats muy húmedos frente a los que viven en hábitats muy secos. ¿Cómo comprobarías tus predicciones?
5. En los insectos, el transporte activo de electrolitos en el interior de los tubos de Malpighi conlleva la formación de una preorina que es isotónica con respecto a la hemolinfa. En los mamíferos, la formación de la orina empieza con la presión sanguínea en el corpúsculo renal que lleva a la formación de una preorina filtrada que es isotónica con respecto a la sangre. En los insectos, la preorina se procesa en el intestino posterior; en los mamíferos, la preorina se procesa en el resto de la nefrona. ¿En qué se asemejan lestos en los insectos y en los mamíferos? ¿En qué se diferencian?
6. Compara y contrasta los tipos de desperdicios nitrogenosos que se observan en los animales. Identifica qué componente puede ser excretado con un mínimo de agua, cuál es el más tóxico, y qué producto de desperdicio se encuentra en los peces, los mamíferos y en los insectos. ¿Qué tipo de desperdicio nitrogenoso esperarías encontrar producido por embriones en el interior de huevos puestos en tierra?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Examina de nuevo la Figura 42.17 y fíjate en que la red de vasos sanguíneos que recorre las nefronas de los mamíferos está organizada de modo que la sangre fluye a contracorriente en relación con el flujo del fluido en el asa de Henle. El agua y los electrolitos que salen del asa de Henle y el tubo colector se difunden en estos vasos sanguíneos y son devueltos al organismo. ¿Por qué es importante para el flujo de sangre la reorganización contracorriente?
2. Has aislado un segmento de la nefrona de la rata y has introducido una composición conocida. Cuando comparas el fluido recolectado al final del segmento con la solución prueba introducida al principio, te das cuenta de que el volumen ha disminuido un 30 por ciento y que la concentración de Na^+ ha disminuido un 30 por ciento, pero la concentración de la urea se ha incrementado un 50 por ciento. ¿Qué procesos son los responsables de estos cambios?
3. En algunas áreas del mundo, los encargados del mantenimiento de las autopistas hacen un uso extensivo de sal para mantener las carreteras libres de hielo en invierno. Los biólogos están preocupados sobre los efectos de esa sal en los organismos terrestres y de agua dulce. ¿Por qué?
4. El etanol es el ingrediente activo de las bebidas alcohólicas. Uno de sus muchos efectos es la inhibición de la eliminación de hormona antidiurética (ADH) por parte del cerebro. ¿Cómo afecta a la formación de orina la ingesta de etanol? ¿Por qué las personas que ingieren grandes cantidades de etanol sufren dolores de cabeza, dolores corporales y otros síntomas de deshidratación?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Nutrición animal

43

Un cocodrilo pequeño acaba de capturar una rana. La mayoría de los animales obtienen los nutrientes ingiriéndolos.

CONCEPTOS CLAVE

- Los animales necesitan una serie de nutrientes para estar sanos, incluso aminoácidos específicos, vitaminas y elementos, así como componentes orgánicos que tienen un alto potencial de energía.
- Los animales se alimentan de una gran variedad de productos. En los animales que ingieren su comida, existe normalmente una correspondencia cercana entre la estructura de la boca y la función de esas partes de la boca que toman la comida y la procesan.
- La digestión tiene lugar en el tubo digestivo, que está compartimentado en órganos que tienen funciones especializadas en la digestión de los alimentos, la absorción de los nutrientes y el agua, o en la excreción de los desechos.
- La falta de homeostasis con respecto a los nutrientes como la glucosa y el colesterol puede causar enfermedades.

Los animales tienen dos necesidades básicas para vivir que obtienen a partir de otros organismos: la energía química necesaria para sintetizar la ATP y los componentes que contienen los carbones necesarios para sintetizar las macromoléculas complejas. Son **heterótrofos.** Comen para vivir.

Sin embargo, las clases de alimentos que están disponibles para los distintos animales varían ampliamente y los alimentos están a menudo en peligro de agotarse. Basándonos en estas observaciones, es lógico predecir que los animales utilizan diferentes medios para obtener alimentos y que se encuentran bajo una selección natural profunda para hacer buen uso de los alimentos que tienen. ¿Cómo obtienen los animales sus alimentos y cómo los procesan? ¿Qué sustancias de los alimentos se usan como nutrientes, y cómo los seres humanos y otros animales mantienen niveles apropiados de nutrientes clave en su organismo?

Si eres como la mayoría de las personas, pensarás probablemente en los tipos de alimentos que comes durante un periodo de tiempo dado, pero le dedicarás poco tiempo a pensar sobre lo que pasa con los alimentos una vez que están dentro de ti. A medida que una comida se mueve a trevés del sistema digestivo, su composición química y sus características físicas cambian radicalmente. Los componentes de los materiales crudos están descompuestos estructural y químicamente en componentes simples que pueden utilizarse para construir y mantener en buen estado las células. La comida que entra en la boca deben ser reducidas a monómeros que puedan ser absorbidos por las células y entrar en el torrente sanguíneo. El sistema digestivo es análogo a una refinadora de petróleo o a un aserradero, donde los enormes y complejos materiales crudos son procesados en productos más pequeños y útiles.

La investigación sobre la alimentación y la digestión es fundamental para comprender muchos de los aspectos básicos de la anatomía y la fisiología de los animales.

No obstante, la investigación sobre la nutrición de los animales tiene también aplicaciones prácticas importantes. Por ejemplo, este capítulo aborda preguntas como si ciertos nutrientes pueden ser usados para fomentar las funciones atléticas, y por qué la diabetes de tipo II y otras enfermedades relacionadas con la nutrición están aumentando en muchas poblaciones humanas. Al igual que la nutrición de las plantas es fundamental para la productividad de la agricultura y los ecosistemas naturales, la nutrición es un componente básico de la salud y bienestar de los animales. Empecemos viendo qué comen los animales para vivir.

43.1 Necesidades nutricionales

Los animales obtienen la energía química y los elementos esenciales necesarios que contienen carbono de los hidratos de carbono y de las grasas. Las estructuras de los hidratos de carbono y de las grasas se analizaron en los Capítulos 5 y 6; el Capítulo 9 detalla cómo estos componentes se utilizan en la síntesis de ATP y de las macromoléculas clave. Pero además de obtener hidratos de carbono y grasas, los animales necesitan una serie de nutrientes diferentes. Un **nutriente** es una sustancia que un organismo necesita para vivir. Los **alimentos** se definen como cualquier material que contenga nutrientes. Los animales comen una gran variedad de alimentos, y no todos tienen las mismas necesidades nutricionales.

Cuando un animal ingiere suficientes nutrientes para llevar a cabo las tareas necesarias del día y está sano, se dice que está en **equilibrio nutricional.** Las enfermedades aparecen cuando un individuo carece de equilibrio nutricional. Entre los seres humanos que viven en el mundo en vías de desarrollo, las enfermedades relacionadas con la nutrición están causadas por déficits en el total del consumo o en nutrientes específicos. En muchas partes del mundo desarrollado, sin embargo, las enfermedades relacionadas con la nutrición están causadas por un exceso de nutrientes. En EE.UU., por ejemplo, la creciente obesidad, sobre la que se hablará en la Sección 43.4, puede clasificarse como el problema de salud pública más grave.

Saber cuáles son los nutrientes que necesita un individuo y en qué cantidades constituyen los temas básicos de la investigación de la nutrición animal. Sin embargo, determinar las necesidades nutricionales no resulta casi nunca sencillo. Para ilustrar cómo los biólogos abordan el tema, consideremos en primer lugar lo que necesitan los seres humanos para mantener una buena salud y después lo que necesitan en el caso especial de potenciar la actividad atlética.

Satisfacer las necesidades básicas

El gobierno de EE.UU. empezó un programa para establecer necesidades nutricionales básicas como parte de sus esfuerzos bélicos durante la Segunda Guerra Mundial. En 1943 el Food and Nutrition Board de la National Academy of Sciences* publicó la primera *Recommended Dietary Allowance (RDA)*. El objetivo de la RDA era el de especificar la cantidad de cada nutriente esencial que un individuo debe ingerir para satisfacer las necesidades de la mayoría de las personas sanas.

Además de obtener energía química de los hidratos de carbono y de otros componentes, los seres humanos necesitan varios tipos de **nutrientes esenciales** diferentes, es decir, nutrientes que no pueden ser sintetizados y deben obtenerse mediante la dieta alimenticia:

- Las proteínas proporcionan aminoácidos que se utilizan para sintetizar los polipéptidos propios del cuerpo y algunas

*La National Academy of Sciences es un grupo de científicos e ingenieros que aconsejan al Congreso de EE.UU. sobre temas científicos y técnicos. Su Food and Nutrition Board está formada por biólogos especializados en nutrición animal.

TABLA 43.1 **Vitaminas esenciales (necesarias para los humanos)**

Nombre	Fuente en la dieta	Función	Síntomas de su carencia
Vitamina B_1) (tiamina	Legumbres, cereales integrales, patatas, cacahuetes	Formación de la coenzima en el ciclo de Kebrs	Beriberi (fatiga, trastornos nerviosos, anemia)
Vitamina B_{12}	Carne roja, huevos, productos lácteos; también sintetizados por las bacterias del intestino	Coenzimas en síntesis de las proteínas y de los ácidos nucléicos; formación de glóbulos rojos	Anemia (fatiga y debilidad debido al bajo contenido de hemoglobina en la sangre)
Niacina	Carne, cereales integrales	Componente de las coenzimas NAD^+ y $NADP^+$	Pelagra (problemas digestivos, lesiones en la piel, trastornos nerviosos)
Folato	Verduras verdes, naranjas, nueces, legumbres, cereales integrales; también sintetizados por bacterias del intestino	Coenzima en metabolismos con ácidos nucléicos y aminoácidos	Anemia
Vitamina C (ácido ascórbico)	Frutas cítricas, tomates, brócoli, repollo, pimientos verdes	Utilizado en síntesis de colágeno, previene la oxidación de los componentes de las células, mejora la absorción de hierro	Escorbuto (degeneración de los dientes y encías)
Vitamina D	Leche enriquecida, yema de huevo, también sintetizada en la piel expuesta a la luz solar	Ayuda a la absorción de calcio y fósforo en el intestino delgado	Raquitismo (deformidades en los huesos) en los niños; debilitamiento de los huesos en los adultos

TABLA **43.2** **Elementos esenciales (necesarios para los seres humanos)**

Nombre	Fuente en la dieta	Función	Síntomas de su carencia
Calcio (Ca)	Productos lácteos, verduras verdes, legumbres	Formación de huesos y dientes, señales nerviosas, respuesta muscular	Pérdida de la masa de los huesos, crecimiento lento
Flúor (F)	Agua fluorizada, marisco	Mantenimiento de la estructura dental	Alta frecuencia de caries en los dientes
Fósforo (P)	Productos lácteos, carne, cereales	Formación de huesos y dientes, síntesis de los nucleótidos y ATP	Debilidad, pérdida de hueso
Hierro (Fe)	Carne, huevos, cereales integrales, verduras verdes con muchas hojas, legumbres	Cofactor de la enzima; síntesis de la hemoglobina y portadores de electrones	Anemia, debilidad
Magnesio (Mg)	Cereales integrales, verduras verdes con muchas hojas	Cofactor de la enzima	Trastornos nerviosos
Magnesio (Mg)	Cereales integrales, verduras verdes con muchas hojas	Cofactor de la enzima	Desórdenes nerviosos
Yodo (I)	Sal yodada, algas, marisco	Componente de las hormonas tiroides, tiroxina y T_3	Bocio (aumento de la glándula tiroides)

veces se oxidan para proporcionar energía. De los 21 aminoácidos que se necesitan para fabricar proteínas, podemos sintetizar 12. Los otros deben obtenerse de los alimentos y se conocen como **aminoácidos esenciales.**

- Las **vitaminas** son componentes orgánicos vitales para la salud, necesarios solo en pequeñas cantidades. Desempeñan una gran variedad de funciones; algunas ejercen como coenzimas en reacciones importantes. La **Tabla 43.1** enumera algunas de las vitaminas por las que se han realizado los RDA, anota sus funciones e indica los problemas que se originan si no se encuentran en la dieta.
- Los **electrolitos** son iones inorgánicos que influyen en el equilibrio osmótico y son necesarios para el funcionamiento de una membrana normal. Sodio (Na^+), potasio (K^+) y cloruro (Cl^-) son los iones principales del organismo.
- Los nutrientes esenciales incluyen también sustancias inorgánicas que desempeñan una gran variedad de funciones que no realizan los electrolitos, a menudo porque son componentes importantes de los cofactores de las enzimas o materiales estructurales (véase **Tabla 43.2**). Algunos, como el calcio y el fósforo, se necesitan en cantidades relativamente grandes. Otros, como el hierro y el magnesio, se necesitan en pequeñas cantidades.

En EE.UU., la comida preparada debe satisfacer los valores del RDA (**Figura 43.1**). En muchos casos, la etiqueta debe también facilitar información sobre la cantidad de energía química disponible en la comida. En nutrición, la **caloría** es la unidad de energía. Si una única porción de comida contiene 150 calorías, 150 **kilocalorías (Kcal)** de energía se liberan cuando los alimentos están completamente oxidados por las células. (Aun así, es importante darse cuenta de que los organismos no extraen casi nunca todas las calorías potencialmente disponibles, porque los alimentos no se digieren completamente.)

La mayor parte de la energía de los alimentos se halla en forma de hidratos de carbono y grasas, que son compuestos de carbono con un alto potencial de energía (véase Figura 5.9). Debido a que las grasas y otros lípidos contienen más enlaces C—H que los hidratos de carbono como el almidón y el azúcar, los lípidos proporcionan más del doble de energía por gramo. Los lípidos producen 9 Kcal por gramo cuando están completamente oxidados, frente a las 4 Kcal/g de los hidratos de carbono y las proteínas.

Los RDA cambian frecuentemente a medida que las investigaciones avanzan. En muchos casos, los miembros del Food and Nutrition Board son cautos al hacer recomendaciones, debido a la falta de datos fiables. El estudio de las necesidades de nutrientes en los seres humanos es difícil. Los tipos de experimentos de los que se podría obtener más información asignarían dietas diferentes controladas cuidadosamente a varios grupos de sujetos. No obstante, algunas de estas dietas podrían dar lugar a enfermedades, por lo que son poco éticas.

Información nutricional
Peso de 1 rebanada (69 g)
Porciones por paquete unas 9

Cantidad por ración

Calorías 150	Calorías de grasa 25
	% Valor diario*
Grasa total 3 g	**5%**
Grasa saturada 1,5	**8%**
Grasas no saturadas 0 g	
Colesterol 5 mg	**2%**
Sodio 270 mg	**11%**
Hidratos de carbono totales 21 g	**7%**
Fibra dietética 2 g	**6%**
Azúcares 3 g	
Proteínas 7 g	

Vitamina A 4% • Vitamina C 0%
Calcio 10% • Hierro 4%

* Los porcentajes de valores diarios están basados en una dieta de 2.000 calorías. Sus valores diarios pueden ser mayores o menores dependiendo de sus necesidades calóricas.

	Calorías:	2,000	2,500
Grasas totales	Menos de	65 g	80 g
Grasas saturadas	Menos de	20 g	25 g
Colesterol	Menos de	300 mg	300 mg
Sodio	Menos de	2.400 mg	2.400 mg
Hidratos de carbono totales		300 g	347 g
Fibra dietética		25 g	30 g

Calorías por gramo:
Grasas 9 • Hidratos de carbono 4 • Proteínas 4

FIGURA 43.1 **Etiqueta nutricional de un paquete de comida.** Una etiqueta de una pizza congelada.

Como resultado, los investigadores dependen de estudios observacionales que documentan la salud de la gente cuyos niveles de consumo de nutrientes específicos se conocen.

Los científicos que publican los RDA recuerdan constantemente al público que una dieta equilibrada satisface todas las necesidades nutricionales. En la gran mayoría de los casos, los suplementos nutricionales no son necesarios. Y si se abusa de varios tipos de suplementos nutricionales, pueden aparecer problemas de salud. Una excepción importante a esta regla es que algunas mujeres pueden necesitar tomar suplementos de hierro como recomendación de su médico. Esto se debe a que la hemoglobina, la proteína que transporta el oxígeno en la sangre, contiene hierro, y grandes cantidades de hierro se pierden durante la menstruación.

¿Pueden mejorar la nutrición las actividades atléticas?

Los RDA identifican los nutrientes que la mayoría de las personas necesitan para estar sanas y las cantidades que son necesarias para mantener el equilibrio nutricional. Estas recomendaciones se dirigen a las personas con necesidades y actividades normales. ¿Cómo determinan los investigadores las necesidades nutricionales para circunstancias excepcionales? Y ¿bajo qué circunstancias pueden los biólogos realizar una aproximación experimental para evaluar las necesidades nutricionales?

Para responder a estas preguntas, tomemos en cuenta las investigaciones realizadas con atletas. Estas personas realizan cantidades extraordinarias de ejercicio físico. ¿Qué nutrientes necesitan para realizar estas actividades a un nivel óptimo?

Un investigador interesado en las necesidades nutricionales de los atletas puede realizar varios tipos de experimentos. A medida que se proporciona a los sujetos experimentales una dieta que cubre los RDA y se utilizan las dosis seguras de compuestos experimentales, los estudios deberían poder encontrar pautas éticas aceptables.

En 1967 Jonas Bergström y sus colaboradores publicaron un experimento clásico sobre las investigaciones nutricionales. Estaban interesados en la resistencia atlética de deportistas como esquiadores de fondo, ciclistas y corredores de largas distancias. En ese momento, la mayoría de los investigadores apoyaron la hipótesis de que los ácidos grasos, los lípidos que están formados por una cadena de hidrocarbonos vinculada a un grupo de carboxilo ($COOH-$), proporcionaban el combustible necesario para una gran labor física o actividad atlética. Esta hipótesis era lógica, ya que los ácidos grasos aportan más del doble de energía que los hidratos de carbono en una base por gramo.

El glucógeno es una molécula de almacenamiento de energía importante en los animales. Recuerda del Capítulo 5 que el glucógeno es un polisacárido formado por moléculas de glucosa, y del Capítulo 9 que la glucosa es el compuesto preferente para empezar la producción de ATP a través de la respiración celular. La mayoría del glucógeno del organismo está almacenado en los músculos esqueléticos y en el hígado. Durante la realización de ejercicio, el glucógeno está descompuesto en forma de glucosa. Las células musculares utilizan la glucosa que se libera de los ATP fabricados; la glucosa del hígado entra en el torrente sanguíneo y se reparte entre todas las células que están trabajando.

Basándose en estas observaciones, Bergström y sus colaboradores lanzaron la hipótesis de que la capacidad de una persona para correr, esquiar o ir en bicicleta rápido y durante mucho tiempo podría depender principalmente de la cantidad de glucógeno almacenado en el organismo, en vez de depender de la cantidad de ácidos grasos. El equipo predijo también que una dieta rica en hidratos de carbono maximizaría la cantidad de glucógeno almacenado.

Para comprobar estas hipótesis, los biólogos establecieron el experimento resumido en la **Figura 43.2.** Nueve estudiantes voluntarios empezaron a seguir una dieta mixta de hidratos de carbono, grasas y proteínas durante un día. Después de que los investigadores extrajeran una pequeña muestra del músculo de la pierna de cada voluntario para medir la cantidad de almacenaje de glucógeno, los voluntarios se montaron en bicicletas con el mismo ritmo de trabajo relativo hasta que estuvieron agotados. Durante el ejercicio, los biólogos extrajeron muestras de sangre de cada estudiante en intervalos regulares para comprobar la concentración de la glucosa de los voluntarios.

Seis estudiantes cambiaron entonces a una dieta rica en grasas y proteínas durante tres días. Los otros tres estudiantes cambiaron a una dieta rica en hidratos de carbono. Después de que los investigadores comprobasen las reservas de glucógeno de los voluntarios, los nueve voluntarios se montaron de nuevo en una bicicleta estática hasta acabar agotados mientras se registraban sus niveles de glucosa en sangre. Finalmente, los voluntarios cambiaron su dieta durante un periodo de tres días: las seis personas que habían seguido una dieta rica en grasas y proteínas cambiaron a una dieta rica en hidratos de carbono; los tres estudiantes que habían seguido una dieta rica en hidratos de carbono cambiaron a una dieta rica en grasas y proteínas. Para concluir el experimento, tras registrar sus reservas de glucógeno, los nueve voluntarios se montaron en una bicicleta estática hasta acabar agotados a medida que se controlaba su concentración de glucosa en sangre.

Los diseños experimentales fueron controlados de forma efectiva por dos factores potencialmente complicados: (1) cada voluntario había seguido los tres tipos de dietas, por lo que el resultado del experimento no se debió a un ejemplo parcial; y (2) ambos grupos de voluntarios siguieron los dos tipos de dietas experimentales en un orden distinto, para comprobar la hipótesis de que la secuencia de las clases de alimentos ingeridos podrían afectar a los resultados.

La parte izquierda del gráfico del apartado Resultados de la Figura 43.2 traza la cantidad de glucógeno presente en el músculo de la pierna frente al «tiempo de trabajo», la cantidad de tiempo que cada voluntario fue capaz de montar en bicicleta después de consumir cada tipo de dieta. (Cada línea representa a una persona, y el color de cada dato indica la dieta que la persona ingirió antes de la prueba.) Recuerda que en cada caso, tanto la cantidad de glucógeno almacenado como el tiempo de trabajo era mucho más alto después de que las personas hubiesen comido una dieta rica en hidratos de carbono. Ahora examina la parte derecha del gráfico en el apartado Resultados de la figura, que traza los cambios en los niveles de glucosa en sangre que tienen lugar en uno de los individuos cada vez que monta en bicicleta. Estos datos apoyan también la hipótesis de que una dieta rica en hidratos de carbono ayuda a conseguir un rendimiento óptimo en las actividades.

Experimento

Pregunta: ¿Qué tipos de dietas optimizan el rendimiento en deportes de resistencia?

Hipótesis: Las dietas ricas en hidratos de carbono llevarán a tener un rendimiento más alto de lo normal que las dietas ricas en proteínas y grasas, maximizando el almacenamiento de glucógeno.

Hipótesis nula: No hay diferencias en el rendimiento en función de la dieta.

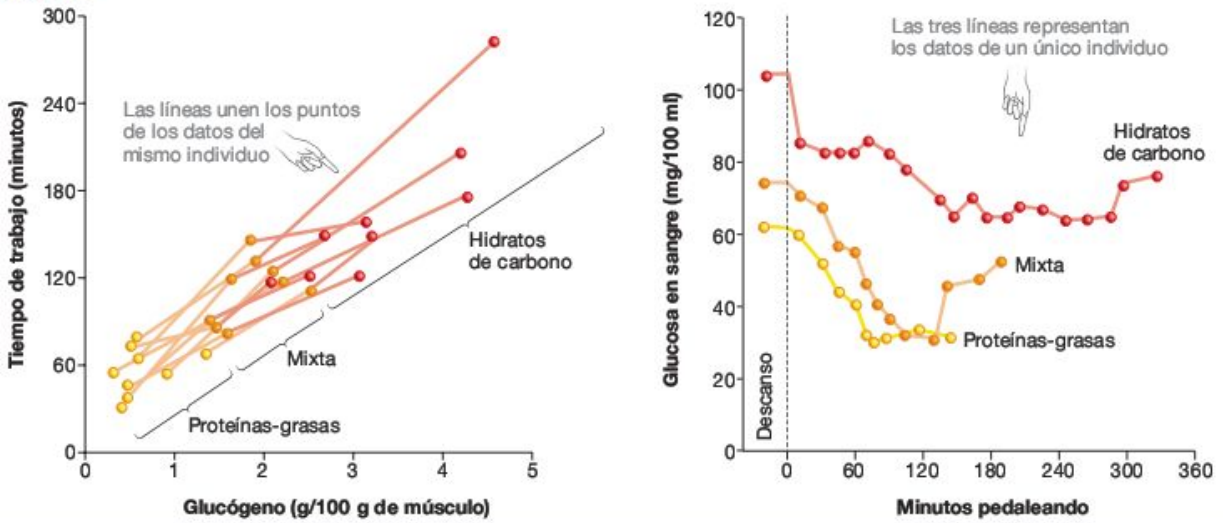
Diseño del experimento:

1. Empezar con nueve voluntarios, dividirlos en dos grupos.
2. Asignar a los voluntarios los siguientes tres tipos de dieta:
   - **Dieta mixta normal:** mezcla de hidratos de carbono, proteínas y grasas (2.800 kcal en total)
   - **Dieta de proteínas y grasas:** 1.500 kcal de proteínas, 1.300 kcal de grasas
   - **Dieta de hidratos de carbono:** 2.300 kcal de hidratos de carbono, 500 kcal de proteínas
3. Cada grupo seguirá los tres tipos de dieta durante uno a tres días, en un orden diferente.
4. Después de haber seguido las tres dietas, los voluntarios realizarán una prueba de rendimiento: montar en bicicleta hasta quedar agotados.

Predicción: Los almacenamientos de glucógeno y la resistencia serán mejores después de que el voluntario haya comido la dieta de hidratos de carbono antes de la prueba de la bicicleta.

Predicción de la hipótesis nula: No habrá diferencias en el almacenamiento de glucógeno ni en la resistencia en función de la dieta que preceda a la prueba.

Resultados:



Conclusión: Los individuos alcanzan un mejor rendimiento después de comer una dieta rica en hidratos de carbono, más que después de comer una dieta normal o una dieta rica en proteínas y grasas.

FIGURA 43.2 Experimento que evidencia que los hidratos de carbono mejoran el rendimiento en los deportes de resistencia.

PREGUNTA ¿Por qué los investigadores fueron cuidadosos a la hora de proporcionar la misma cantidad de energía, en kilocalorías, a cada dieta?

Los experimentos posteriores, desarrollados en diferentes laboratorios del mundo entero, confirmaron que las actividades en deportes de resistencia están potenciadas gracias a una dieta rica en hidratos de carbono. ¿La ingesta de glucosa o de otros hidratos de carbono justo antes de una carrera mejora también el rendimiento en las actividades? Un riguroso conjunto de estudios no ha podido apoyar esta hipótesis. El consenso actual entre las investigaciones nutricionales es que la ingesta de azúcar justo antes de una competición reduce en realidad el rendimiento en las actividades.

Los experimentos que se llevaron a cabo con estudiantes voluntarios revolucionaron los métodos de entrenamiento para las pruebas de resistencia de los atletas de todo el mundo. El régimen dietético conocido como carga de hidratos de carbono, basado en comer grandes cantidades de hidratos de carbono entre uno y tres días antes de un evento, es ahora una parte rutinaria de la preparación de una carrera de resistencia para atletas como corredores de maratones, triatletas, nadadores de largas distancias y esquiadores de fondo.

43.2 Obtención de alimentos: estructura y función de las piezas bucales

Los animales son heterótrofos. En lugar de hacer su propia comida como las plantas, los animales obtienen la energía y los nutrientes que necesitan de otros organismos. La cuestión es ¿cómo?

Como se comentó en los Capítulos 32 y 34, algunos animales obtienen los alimentos que necesitan filtrando partículas suspendidas o por la absorción directa de su entorno. Los **suspensívoros,** como las esponjas o las lombrices, filtran pequeños

FIGURA 43.3 Cientos de especies de cíclidos viven en los lagos del este de África. Los cíclidos de los lagos son famosos por su diversidad de especies, colorido espectacular y la diversidad de fuentes alimenticias que aprovechan.

organismos, o trozos de restos orgánicos del agua por medio de cilios u otras estructuras. La mayoría de las especies que absorben los nutrientes directamente son **endoparásitos,** lo que significa que viven dentro del cuerpo de otro individuo. Pero la mayor parte de los animales son **alimentadores en masa:** cazan y manipulan pedazos de alimentos utilizando piezas bucales como la mandíbula y los dientes, los picos u órganos especializados en inyectar toxinas.

Los tipos de alimentos que los animales recolectan abarcan desde soluciones espesas en cuerpos descompuestos hasta semillas duras. Dada la diversidad de fuentes alimenticias que los animales explotan, no es sorprendente que existe una gran variedad de estructuras de la boca implicadas en la captura y procesamiento de alimentos. La selección natural ha ajustado la estructura de las partes de la boca de los animales a su función de obtener alimentos. Los lobos tienen dientes caninos grandes que se encargan de desgarrar la carne; los caballos tienen molares grandes y planos que trituran los componentes duros de las plantas de forma efectiva (véase el Capítulo 32).

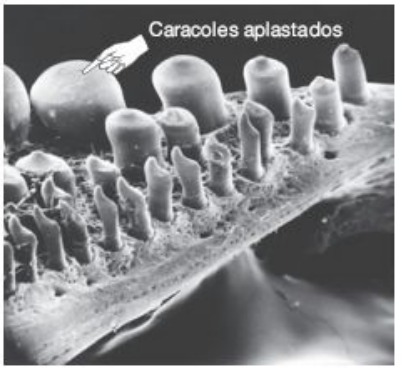
A continuación estudiaremos la correlación entre el tamaño y la forma de las partes de la boca y el tamaño y la forma de las fuentes alimenticias, analizando la estructura y la función de las mandíbulas y de los dientes en el que podría ser el linaje más diverso entre los vertebrados: los peces cíclidos de África (**Figura 43.3**).

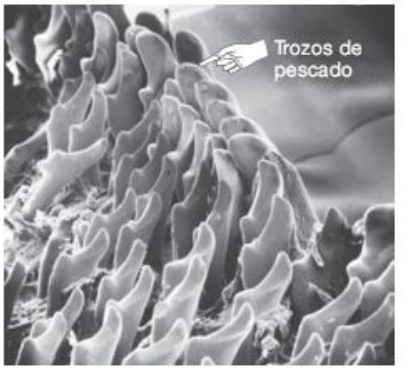
Los peces cíclidos que viven en los lagos del este de África son un ejemplo espectacular de la radiación adaptativa, la diversificación de un único linaje ancestral dentro de muchas especies, cada una de las cuales vive en un hábitat distinto o desarrolla un método de alimentación diferente (véase el Capítulo 27). El lago Victoria, por ejemplo, es el hogar de 300 cíclidos **endémicos,** es decir, las especies que no viven en ninguna otra parte. La mayoría se alimentan de algo específico, pero como grupo explotan casi todos los recursos alimenticios del lago: organismos de plancton, algas con forma de corteza, algas que parecen hojas, huevos, escamas de peces, aletas de peces, peces en general, plantas, insectos y caracoles.

¿Cómo puede un grupo de especies relacionadas de forma tan cercana aprovechar tantos tipos de comida diferentes?

(a) La mandíbula faríngea (garganta) se encuentra detrás de la mandíbula oral.

(b) Los dientes de las mandíbulas faríngeas varían entre las especies de cíclidos y se correlacionan con el tipo de comida que ingieren.





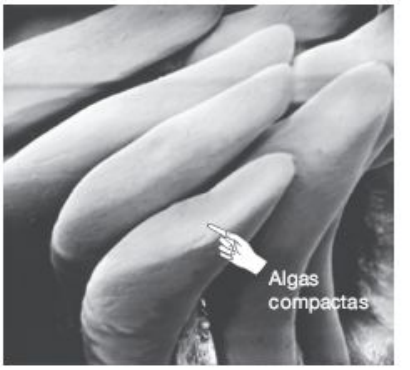


FIGURA 43.4 Los cíclidos que viven en los lagos tienen mandíbulas faríngeas que hacen el proceso de alimentación especialmente eficiente.

EJERCICIO En el apartado (a), indica dónde se encuentran los dientes situados en el apartado (b). Etiqueta la mandíbula oral en el cráneo del apartado (a).

Para responder a esta pregunta, los biólogos señalan a una estructura llamada mandíbula faríngea. Muchas especies de peces tienen mandíbulas faríngeas (gargantas) situadas debajo de la mandíbula oral normal (boca). Los peces que no son cíclidos usan sus mandíbulas faríngeas para que la comida baje por la garganta, pero los cíclidos pueden también utilizar las suyas para morder. Esto es posible debido a que la mandíbula faríngea superior está sujeta al cráneo en los cíclidos, y porque los músculos de sus mandíbulas faríngeas inferiores permiten que esta se mueva de manera opuesta a la mandíbula superior (**Figura 43.4a**).

Además de aportar un segundo conjunto de mandíbulas con dientes que hacen que el proceso de alimentación sea más efectivo, las mandíbulas faríngeas de los peces cíclidos proporcionan un conjunto extra de estructuras con forma de dientes. Las protuberancias en las mandíbulas faríngeas de los cíclidos varían en forma y en tamaño. La estructura de estos «dientes» está correlacionada con tareas como romper las conchas de los caracoles, desgarrar la carne o comprimir las algas (**Figura 43.4b**). Estas observaciones se añaden a un gran corpus de pruebas que apoyan un modelo general en la evolución animal: las partes de la boca se han diversificado como respuesta a la selección natural para aprovechar la diversidad de los recursos alimenticios. La estructura de la mandíbula, dientes, y otras partes de la boca está correlacionada con su función en la recogida y el procesamiento de alimentos.

43.3 ¿Cómo se digieren y absorben los nutrientes?

Los animales ingieren casi todos los tipos de alimentos concebibles. Sin embargo, la ingesta es solo el primero de los cuatro procesos necesarios para obtener energía. Para que un animal esté vivo, a la ingesta deber seguir la digestión, la absorción y la eliminación de desperdicios.

La **digestión** es la descomposición de alimentos en piezas lo suficientemente pequeñas para que permitan que se produzca la **absorción** (el consumo de iones y moléculas específicas que actúan como nutrientes). La digestión es un proceso clave en los animales que ingieren sus alimentos, ya que, al contrario que las plantas, los organismos unicelulares y varios tipos de parásitos, los animales no obtienen nutrientes como moléculas individuales. En su lugar, estos lo toman en paquetes de alimentos que deben ser descompuestos en piezas pequeñas. Los nutrientes tienen que extraerse de las pequeñas piezas y los desperdicios deben eliminarse. ¿Cómo y dónde tiene lugar este proceso?

La digestión tiene lugar en un canal llamado **tubo digestivo,** también conocido como canal alimenticio (literalmente «nutritivo») o tracto gastrointestinal (GI). Como muestra la **Figura 43.5,** el tubo digestivo tiene dos aperturas: empieza en la boca y termina en el ano. El interior de este tubo comunica directamente con el exterior por medio de estas aperturas. En los

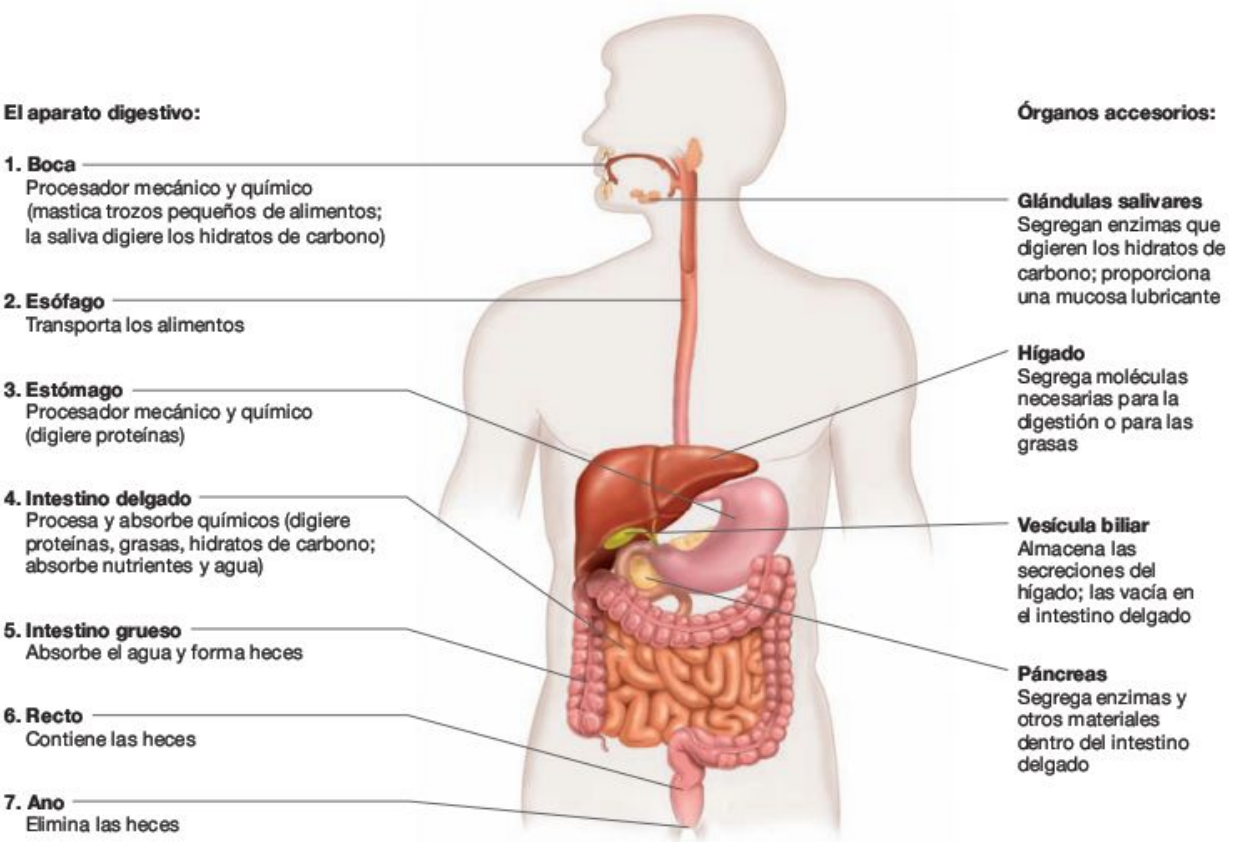


FIGURA 43.5 El sistema digestivo (canal alimenticio) y los órganos accesorios. El aparato digestivo es un tubo que va desde la boca hasta el ano. Las glándulas salivares, el hígado, la vesícula biliar y el páncreas no son parte del propio tracto. En su lugar, estos segregan materiales dentro del tubo en momentos específicos.

embriones, deriva del tubo profundo que se forma como células invaginadas durante la gastrulación (véase el Capítulo 22).

Un tubo digestivo con forma de tubo tiene tres ventajas principales. Primero, la digestión de los componentes del interior del tracto permite que los animales ingieran grandes trozos de alimentos. Segundo, procesos químicos y físicos diferentes pueden separarse dentro del tubo digestivo, por lo que suceden de forma independiente y en una secuencia ordenada.

El estómago, por ejemplo, proporciona un ambiente ácido para la digestión. Los materiales se trasladan desde ahí hasta el intestino delgado, donde las enzimas están especializadas para funcionar en entornos alcalinos. En tercer lugar, un tubo digestivo con forma de tubo proporciona un flujo de alimentos en una dirección y permite que los desperdicios salgan del cuerpo por el ano.

Sin embargo, el tubo digestivo es solo una parte de todo el sistema digestivo. Varios órganos vitales y glándulas están conectados con el tubo digestivo. Estas estructuras aportan enzimas digestivas y otros productos para partes específicas del tracto, como las glándulas salivares, el hígado, la vesícula biliar y el páncreas (véase la Figura 43.5).

Antes de analizar en detalle la función de cada componente del sistema digestivo, tengamos en cuenta los cambios generales que sufren los alimentos en su paso por el tubo digestivo. En esta primera aproximación y en la exposición detallada que le sigue, los seres humanos servirán de especie modelo, simplemente porque se conoce mucha información sobre la digestión humana.

La digestión comienza con la actividad dental de desgarrar y triturar. Al masticar se reduce el tamaño y se ablandan las partículas de los alimentos. En el hombre, la descomposición mecánica de alimentos aumenta al cocinarlos y gracias al empleo de útiles como cuchillos. De hecho, la invención de utensilios para cortar y de cocina ayudan a que sea más fácil masticar los alimentos, lo que constituye la principal hipótesis para explicar por qué la media del tamaño de los dientes ha disminuido a un ritmo constante durante los últimos millones de años de evolución humana.

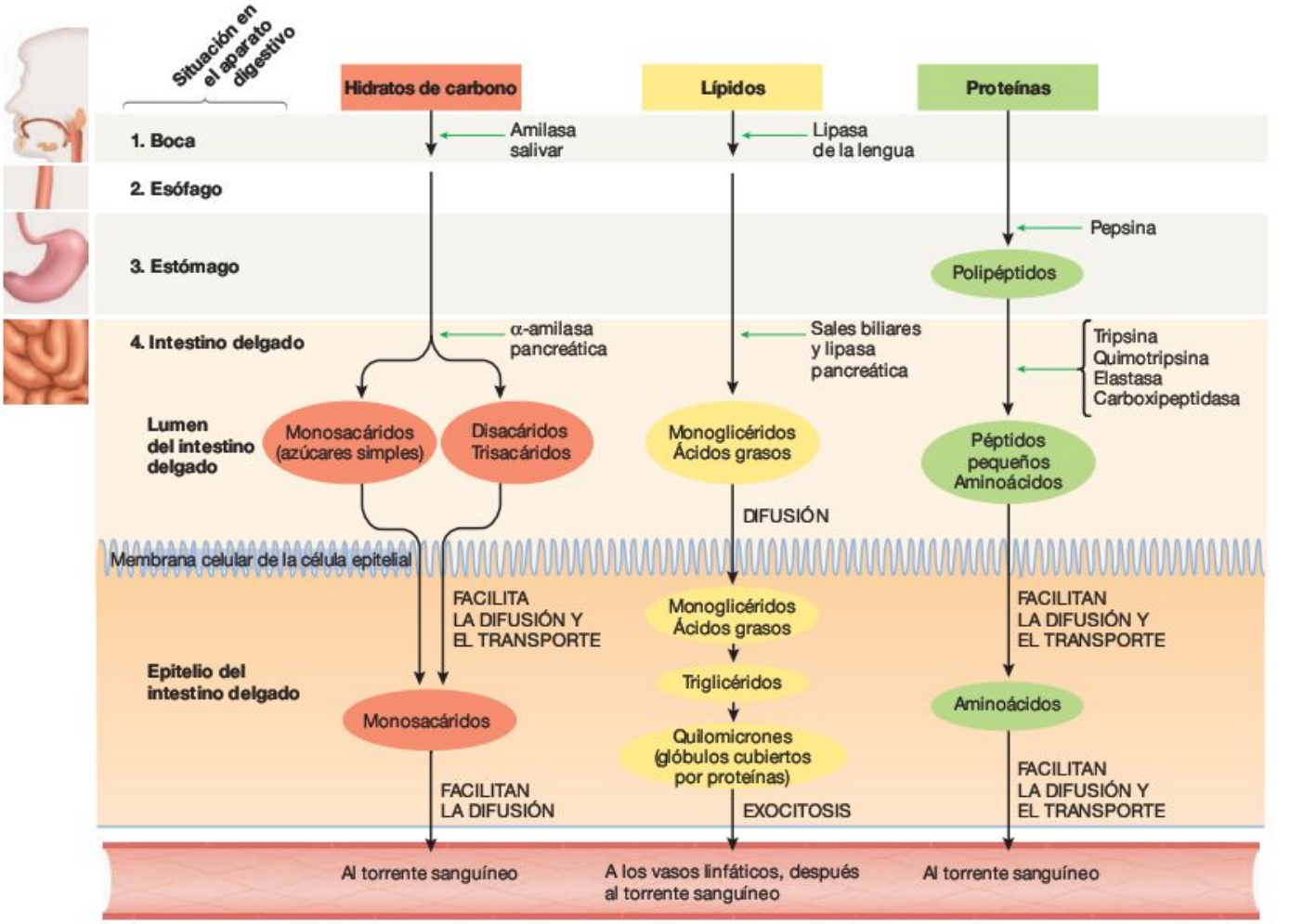


FIGURA 43.6 Los hidratos de carbono, los lípidos y las proteínas son procesados en una serie de pasos. Tres tipos de macromoléculas entran en el sistema digestivo (parte superior del diafragma). A medida que pasan por el tubo digestivo, son descompuestas por diferentes enzimas. Los azúcares simples, los ácidos grasos y los aminoácidos entran entonces en las células epiteliales en el intestino delgado y son transportados al torrente sanguíneo.

La **Figura 43.6** resume los cambios químicos que tienen lugar a medida que los alimentos se mueven por el tubo digestivo. La descomposición mecánica de hidratos de carbono empieza en la boca, a través de enzimas que están en la saliva. Los procesos químicos continúan en el estómago y se completan en el intestino delgado.

Cada uno de los tres tipos principales de macromoléculas (hidratos de carbono, lípidos y proteínas) deben ser descompuestos durante la digestión. Las moléculas pequeñas que resultan de la digestión de estas macromoléculas son absorbidas en el intestino delgado, junto con agua, vitaminas e iones. En el intestino grueso, o colon, se absorbe más agua. El resultado son las **heces,** que son finalmente excretadas.

Para los humanos que están sanos, cada paso en este proceso se debe completar correctamente. Los problemas en el tubo digestivo pueden llevar a ardores, úlceras, náuseas, estreñimiento y otras enfermedades. La diarrea es la más grave, ya que mata a más de 4 millones de niños cada año. Debido a que la digestión es muy importante para comprender cómo trabajan los animales, analicemos cada paso de forma más detallada.

La boca y el esófago

Si tienes una galleta salada en la boca durante mucho tiempo, empezará a saber dulce. Esta sensación se tiene porque las moléculas de almidón que están en la galleta son hidrolizadas como maltosa por una enzima que está en la saliva. La maltosa es un disacárido que se derrama en el intestino delgado para formar dos moléculas de glucosa.

La descomposición del almidón fue en realidad la primera reacción de enzimas catalizadas descubierta. A principios del siglo XIX varios investigadores se dieron cuenta de que un componente de varios extractos de plantas digería almidón; en 1831 se descubrió este proceso en la saliva humana. La enzima responsable se conoce como **amilasa.** La amilasa es una de las enzimas más estudiadas; en los animales es el catalizador más importante para descomponer hidratos de carbono. La amilasa parte enlaces que liberan maltosa proveniente del almidón, glucógeno y otros polímeros de glucosa.

No obstante, la amilasa no es el único ingrediente importante de la saliva. Las células de la lengua sintetizan y segregan una enzima llamada **lipasa,** que comienza la digestión de lípidos. En concreto, la lipasa de la lengua producida en la boca empieza rompiendo triglicéridos en ácidos grasos y monoglicéridos (véase el Capítulo 6). Las **glándulas salivares** de la boca también liberan agua y glucoproteínas llamadas mucinas. Cuando las mucinas entran en contacto con el agua, forman la sustancia viscosa conocida como **mucosa.** La combinación de agua y mucosa hace que los alimentos sean más blandos y lo suficientemente escurridizos como para ser tragados.

Una vez que se tragan los alimentos, entran en un tubo muscular llamado **esófago,** que conecta la boca con el estómago. Los alimentos son impulsados para que bajen por el esófago por una ola de contracciones musculares llamada **movimientos peristálticos.** Unos seis segundos después de ser tragados, los alimentos alcanzan la parte inferior del esófago. Como los materiales se mueven de una manera activa a lo largo del esófago, puedes tragar incluso cuando tu boca está más baja que tu estómago, como por ejemplo cuando estás inclinado para beber de un riachuelo. ¿Cómo ocurren los movimientos peristálticos?

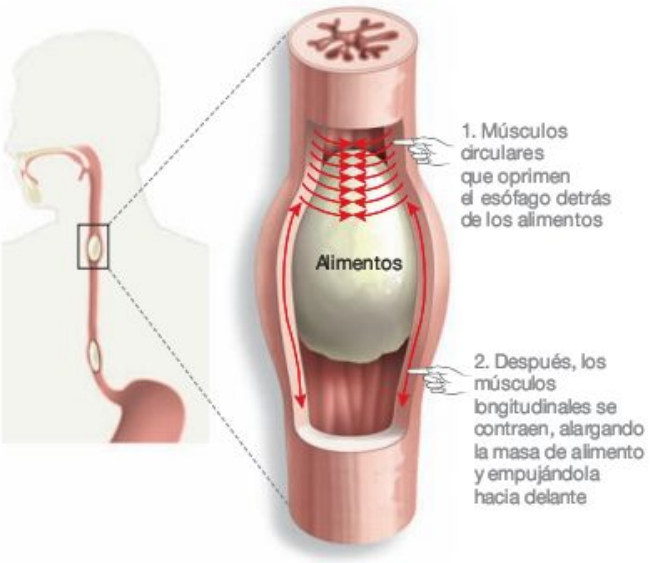


FIGURA 43.7 En el esófago, los movimientos peristálticos transportan los alimentos hacia el estómago. Se alternan contracciones de los músculos circulares y longitudinales en la pared del esófago que oprimen el lumen del esófago cuando ha pasado el alimento y expanden el lumen para empujarlo. La ola de contracciones empieza en el final oral del esófago e impulsa los alimentos hacia el estómago.

La respuesta a esta pregunta empieza a surgir cuando los estudios anatómicos establecieron que el tercio superior del esófago está formado por un músculo esquelético, el tercio inferior está compuesto por un músculo liso, y el tercio medio contiene una mezcla de ambos tipos de músculos. Al cortar nervios específicos en animales experimentales, los investigadores establecieron que los movimientos peristálticos del tercio superior del esófago tienen lugar cuando una serie de células nerviosas que se originan en la base del cerebro envían señales eléctricas en una secuencia precisa. Cada uno de estos nervios concluye en un músculo esquelético en una parte diferente a lo largo del esófago. Algunos de estos músculos envuelven el esófago; otros se encuentran en toda su longitud. Como respuesta a las señales nerviosas, los músculos se contraen o se relajan de forma coordinada (**Figura 43.7**). De este modo, una ola de contracciones musculares propagadas por debajo del tubo impulsa la masa de alimentos hacia delante. La acción de los músculos nerviosos no es el resultado de una elección consciente. El sistema es **reflejo,** una reacción automática a un estímulo, que está impulsada por el acto de tragar.

Incluso después de décadas de experimentos, el mecanismo de los movimientos peristálticos en el tercio inferior del esófago aún no se conoce bien. Los investigadores pueden inducir los movimientos peristálticos normales en esta sección del esófago en ausencia del estímulo de los nervios del cerebro o de la médula espinal. Basándose en estos resultados, la mayoría de los investigadores están de acuerdo en que los movimientos peristálticos en la parte inferior del esófago están co-

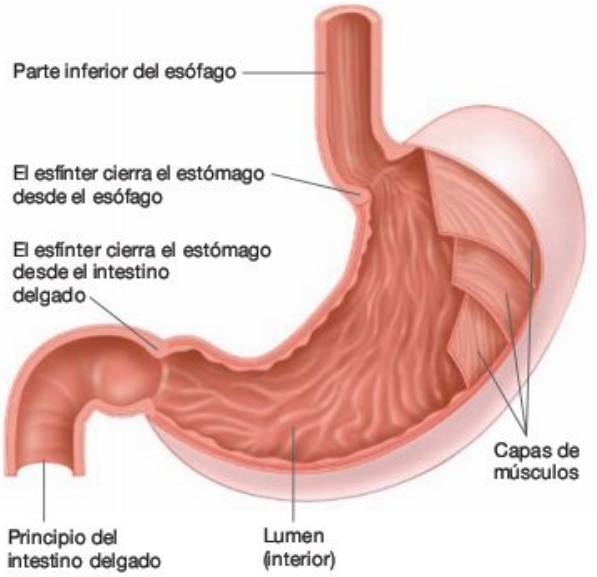


FIGURA 43.8 El estómago es una bolsa muscular del tubo digestivo. El estómago encierra un entorno ácido. Las contracciones musculares mezclan los alimentos y los descomponen en fragmentos pequeños.

ordinados al menos en parte por células que están en la pared del propio tubo. Sin embargo, todavía se tiene que alcanzar un conocimiento más completo del mecanismo.

El estómago

Aunque en el esófago se desarrolla una parte muy pequeña de la digestión, o incluso ninguna, la situación cambia radicalmente cuando los alimentos llegan al estómago. Los primeros estudios anatómicos mostraron que el **estómago** es una fuerte bolsa muscular del tubo digestivo, asegurada en ambos finales por unas válvulas llamadas **esfínteres** (**Figura 43.8**). Cuando una comida llena el estómago, las contracciones musculares resultantes al agitarse mezclan los contenidos y reducen los alimentos a una consistencia uniforme y una concentración soluble, u osmolaridad. Una cantidad de descompuestos mecánicos de alimentos ocurren también como respuesta a estas agitaciones. La otra función principal del estómago es la digestión parcial de proteínas.

En comparación con el entorno de la boca o del esófago (o en cualquier otro tejido), el lumen del estómago es altamente ácido. Las investigaciones de finales del siglo XVIII y principios del XIX documentaron este hecho con el análisis del vómito o los componentes de las esponjas que se habían atado a cuerdas, extraídas y devueltas a su entorno. A principio del siglo XIX los químicos fueron capaces de documentar que el ácido predominante del estómago es el ácido clorhídrico (HCl).

No mucho tiempo después, un doctor llamado William Beaumont estableció que la digestión tiene lugar en el estómago. Él llegó a esta conclusión a través de una serie extraordinaria de experimentos realizados con un joven llamado Alexis St. Martin. En 1822, cuando St. Martin tenía 19 años, se disparó accidentalmente una escopeta en su abdomen. A pesar de sus repetidos intentos, Beaumont no fue capaz de cerrar el orificio del estómago de St. Martin. Finalmente Beaumont insertó un pequeño tubo por la apertura; el tubo se quedó en el cuerpo de St. Martin durante el resto de su vida. (Hoy, los biólogos insertan tubos dentro de varias partes del tubo digestivo de vacas u ovejas para estudiar cómo digieren estos animales los diferentes tipos de alimentos.) Con el tubo en este lugar, Beaumont pudo atar una cuerda a pequeñas porciones de carne o verduras, insertó la comida directamente dentro del estómago de St. Martin, y la sacó después de varios intervalos. Beaumont pudo extraer el líquido del estómago y observar cómo este jugo gástrico actúa en los alimentos *in vitro*. Sus experimentos mostraron que los jugos gástricos digieren los alimentos, especialmente la carne.

Theodor Schwann purificó más tarde la enzima responsable de digerir proteínas en el estómago y la llamó **pepsina**. Debido a que destruye las proteínas, los biólogos plantearon la hipótesis de que la pepsina debía de ser sintetizada y almacenada en las células mientras se halla en una forma inactiva, de lo contrario mataría las células donde está sintetizada. En 1870 un biólogo estableció a través del estudio bajo microscopio que los gránulos aparecen en las células especializadas del estómago llamadas células principales. Se planteó la hipótesis de que estos gránulos eran los precursores de la pepsina. Los trabajos de investigación mostraron que esta hipótesis era correcta. El componente precursor encontrado en las células principales, que se empezó a conocer como **pepsinógeno,** se adaptó para conseguir la pepsina por medio del contacto con el entorno ácido del estómago. La secreción de una enzima de una proteína digestiva de forma inactiva es importante, porque previene la destrucción de proteínas en las células donde la enzima está sintetizada.

¿Qué células producen ácidos estomacales? Los investigadores que estudiaron la anatomía de la pared del estómago se dieron cuenta de que los grupos de distintas **células parietales** situados a lo largo de canales comunican con el lumen del estómago (**Figura 43.9a**). Un investigador también documentó que la forma y la actividad de estas células apareció para variar a medida que la digestión de una comida se desarrollaba. En la base de estas observaciones, dedujo que las células parietales eran la fuente del HCl en los jugos gástricos, el cual podría tener un pH tan bajo como 1,5. Los primeros microscopios han mostrado que otro tipo de célula, llamada **célula caliciforme,** segrega la mucosa que se encuentra en el jugo gástrico. La mucosa cubre el epitelio gástrico y protege el estómago de daños por el HCl. Para resumir, estos estudios anatómicos mostraron que el epitelio del estómago contiene varios tipos de células secretoras, cada una de ellas especializada en realizar una función concreta.

Para probar qué célula parietal segrega HCl directamente o de forma inactiva, una bióloga inyectó un tinte en el estómago de unos perros. El tinte que se usó en este experimento se puso azul al entrar en contacto con el ácido. Cuando la bióloga examinó la mancha del tejido del estómago con el microscopio, encontró hilos azules que se movían por los canales dentro del epitelio gástrico y se conectaban con células parietales. En base a estos resultados, afirmó que las células parietales segregan protones e iones de cloruro directamente. Sin embargo, debido a que otros investigadores no encontraron concluyentes los experimentos del tinte, la hipótesis de la secreción directa fue po-

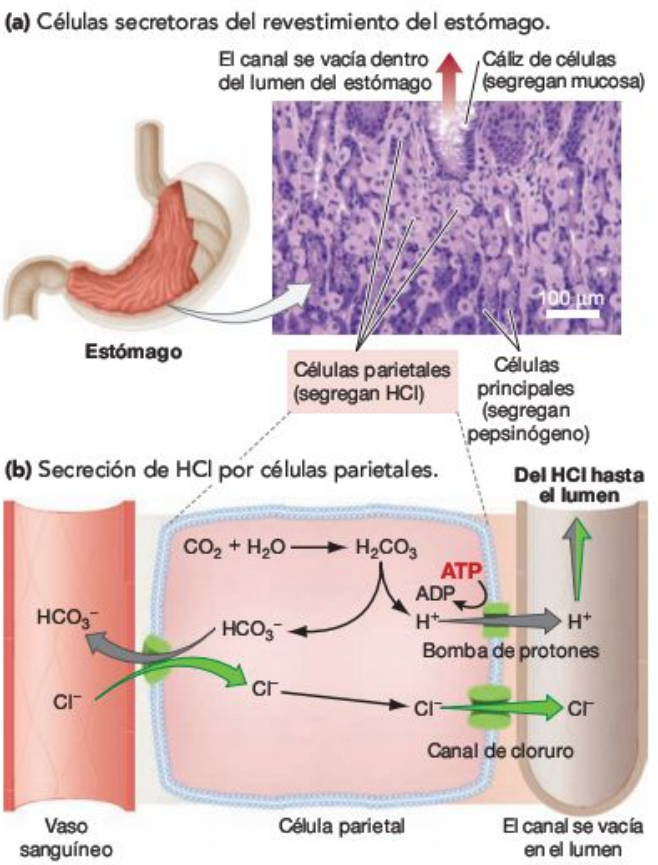


FIGURA 43.9 Las células parietales del revestimiento del estómago segregan ácido clorhídrico.

EJERCICIO En el apartado (b), etiqueta la reacción catalizada por la anhidrasa carbónica.

lémica durante décadas. Esto se resolvió solo cuando los investigadores empezaron a lograr entender los mecanismos moleculares de la producción de HCl.

¿Cómo segregan HCl las células parietales? Las primeras pistas sobre cómo manufacturan las células parietales los ácidos hidroclorhídricos surgieron a finales de la década de 1930, cuando un investigador encontró una concentración alta de una enzima llamada anhídrido carbónico en las células parietales. Este resultado fue interesante porque la **anhidrasa carbónica** cataliza la formación de ácido carbónico (H_2CO_3) desde el dióxido de carbono y el agua. En solución, el ácido carbónico formado, inmediatamente disocia para formar un protón y el ion de bicarbonato (HCO_3^-):

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

Un segundo indicio sobre la formación de HCl se obtuvo en la década de 1950, cuando el desarrollo de la transmisión de electrones microscópicos permitió a los investigadores analizar las células parietales a gran ampliación (véase **BioHabilidades 8**). Los biólogos observaron que las células parietales están empaquetadas con la mitocondria. Basándose en esta observación, los investigadores sospecharon que las secreciones de HCl constituyen un transporte activo. Trabajos posteriores confirmaron esta hipótesis al mostrar que los protones formados por la disociación de ácido carbónico están activamente bombeados dentro del lumen del estómago. Estudios posteriores mostraron que los iones de cloruro de la sangre entran en las células parietales para intercambiarse con iones de bicarbonato, a través de una proteína antiportadora, y después se van dentro del lumen por el canal del cloruro. El modelo actual para la producción de HCl se muestra en la **Figura 43.9b.**

CUADRO 43.1 ¿Qué causa úlceras gástricas y de duodeno?

Cuando se forman agujeros en el revestimiento del estómago o en el duodeno, la parte inicial del intestino delgado, los individuos sufren intensos dolores abdominales. Durante décadas, se pensó que el desarrollo de úlceras gástricas y de duodeno era resultado de la producción de ácido en exceso en el estómago. Como consecuencia, los médicos trataron las úlceras recetando componentes que neutralizaban los ácidos hidroclorhídricos del estómago.

En 1983, sin embargo, Robin Warren y Barry Marshall publicaron datos que indicaban que las úlceras estaban asociadas a las infecciones de una bacteria llamada *Helicobacter pylori*. En lugar de ser causadas por la influencia del entorno, como las dietas ricas en ácidos y factores psicológicos como la ansiedad, Warren y Marshall establecieron la hipótesis de que las úlceras eran una enfermedad infecciosa.

Los médicos reaccionaron a esta hipótesis con gran escepticismo, por dos razones: (1) se pensó que la baja acidez del estómago esterilizaría el entorno, y (2) tratar a las úlceras como bacterias en vez de como enfermedades del entorno necesitó de un cambio radical en el pensamiento. En la ciencia, estos cambios radicales requieren de un número excepcionalmente alto de pruebas.

Para proporcionar estas pruebas, Marshall se realizó a sí mismo un experimento. Después de que un compañero suyo tuviese éxito al cultivar el *H. pylori* en su laboratorio, Marshall bebió fluido de una placa de petri donde la bacteria estaba creciendo. Como había pronosticado, él tuvo gastritis, una inflamación del estómago que precede al desarrollo de úlceras. Este experimento cumplió varios requisitos de los postulados de Koch para unir un organismo con una enfermedad específica (véase el Capítulo 28). Los trabajos posteriores en laboratorios de todo el mundo ayudaron a cimentar el vínculo entre la infección del *H. pylori* y las úlceras.

Más de una década después de que el trabajo original fuese publicado, los estándares para los tratamientos de las úlceras empezaron finalmente a cambiar. Los médicos ahora recetan de forma rutinaria antibióticos para aliviar los síntomas de las úlceras. En 2005, Warren y Marshall fueron galardonados con el Premio Nobel de Medicina.

Aunque el entorno ácido del estómago humano desnaturaliza (despliega) proteínas y hace la digestión muy eficiente, tiene una desventaja: cuando las células de la pared del estómago están dañadas por la acidez, los agujeros llamados úlceras pueden desarrollarse (véase el **Cuadro 43.1**). Afortunadamente, el revestimiento del estómago está bien protegido por una gruesa capa de mucosa, por la rápida sustitución de las células del epitelio, y por la secreción de pepsinógeno en lugar de pepsina activa.

El estómago de un rumiante Aunque el estómago humano es un órgano complejo y fascinante, es relativamente simple comparado con el estómago del ganado, de las ovejas, de las cabras, de los ciervos, de los antílopes, de las jirafas y de los berrendos. Estas especies se conocen como **rumiantes.** Son distintos porque tienen estómagos especializados en digerir celulosa, no proteínas. Recuerda del Capítulo 5 que la celulosa es un polímero de glucosa y que es el componente estructural principal de las paredes celulares de las plantas. Digerir la celulosa no es una tarea fácil para los rumiantes, ya que los mamíferos no tienen enzimas llamadas celulasas necesarias para la digestión de la celulosa. La celulosa es aún el principal hidrato de carbono en las hojas, tallos y ramitas que ingieren los rumiantes.

Los rumiantes son capaces de obtener energía de la celulosa gracias a una combinación de estructuras anatómicas especializadas, enzimas únicas y relaciones simbióticas con bacterias y protistas unicelulares. Cuando tiene lugar la **simbiosis,** los miembros de dos especies distintas viven en contacto físico cercano.

Como muestra la **Figura 43.10,** los rumiantes mamíferos tienen estómagos con cuatro cámaras que están dobladas de formas complejas. La cámara más grande se llama rumen y se utiliza como una tinaja de fermentación. El rumen y la cámara adyacente llamada retículo están empaquetados con bacterias y protistas simbióticos. Estos organismos tienen enzimas capaces de separar los lazos químicos en la celulosa, produciendo glucosa. El rumen es un entorno libre de oxígeno, y los organismos simbióticos producen ATP desde esta glucosa por medio de la fermentación, liberando los ácidos grasos como un subproducto (véase el Capítulo 9). Después de que los componentes de las plantas hayan sido parcialmente digeridos en el rumen y en el retículo, el rumiante regurgita porciones de esos componentes dentro de su boca, rumiando. El animal mastica esos componentes que han sido regurgitados para mejorar la descomposición mecánica posterior, después se lo traga. A medida que esto pasa por el estómago por segunda vez, los alimentos evitan entrar en el rumen y en el retículo y entran en la tercera cámara, u **omaso,** donde se extrae el agua. La cámara final es el **abomaso,** que contiene las enzimas digestivas propias de los rumiantes y se corresponden con un verdadero estómago. Un punto clave aquí es que la mayoría de los alimentos de los rumiantes están formados por (1) ácidos grasos y otros componentes que son liberados como desperdicios de las reacciones de fermentación en organismos simbióticos, y (2) las propias células simbióticas.

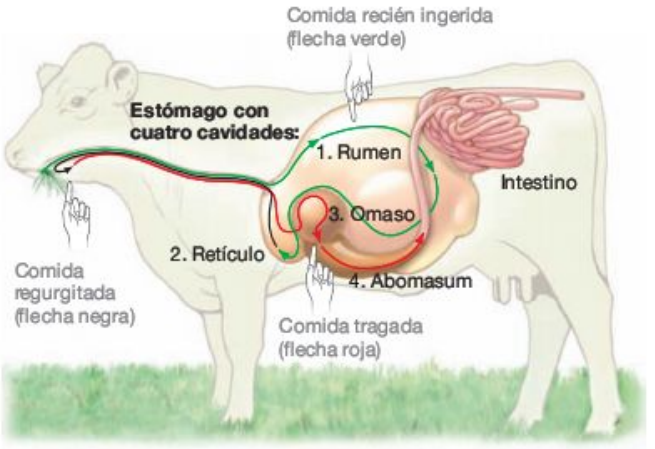


FIGURA 43.10 El estómago de los rumiantes facilita la digestión de la celulosa por organismos simbióticos. Los rumiantes obtienen muchos de sus nutrientes de bacterias simbióticas y protistas que viven en el rumen y en el retículo de las cavidades del estómago.

PREGUNTA Se cree que la capacidad para regurgitar y masticar los alimentos es una adaptación que reduce la cantidad de tiempo que los animales de pasto tienen que pasar recolectando alimentos (porque se puede masticar en su totalidad más tarde). ¿Por qué sería esto una ventaja?

Aunque los rumiantes son los únicos animales que albergan simbióticos en un estómago modificado, no son los únicos animales que utilizan la fermentación por los simbióticos para descomponer las células en los componentes de las plantas. En los conejos y algunos tipos de roedores, por ejemplo, la fermentación por simbióticos tiene lugar en un órgano llamado ciego. El **ciego** es una bolsa sin salida o «ciega» entre el intestino delgado y el colon. Está muy alargado en especies que lo utilizan como cámara de fermentación para procesar celulosa. Los sistemas digestivos especializados como el estómago de los rumiantes y el ciego de los conejos son otro ejemplo de correlaciones entre la estructura y la función en el tubo digestivo de los animales.

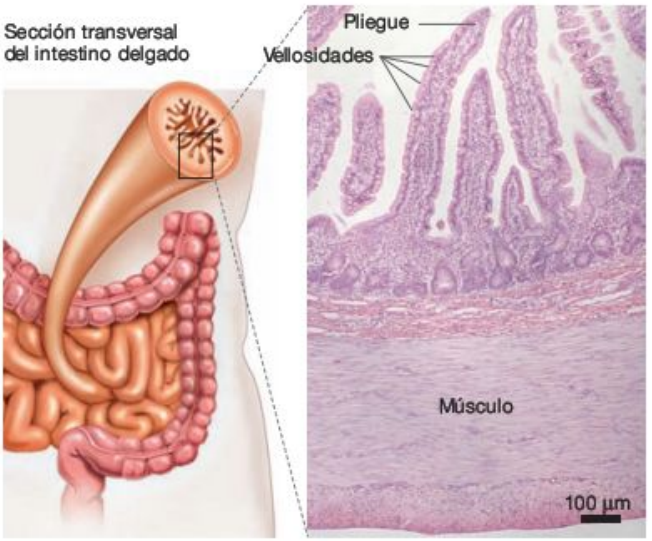
El intestino delgado

En los seres humanos, el estómago es el responsable de mezclar los contenidos de una comida convirtiéndolos en un líquido homogéneo, descomponiendo mecánicamente los materiales de los alimentos, y proporcionando el ácido y las enzimas necesarias para la digestión parcial de las proteínas. Los movimientos peristálticos en la pared del estómago mueven entonces las pequeñas cantidades de materiales a través de la válvula creada por un músculo del esfínter en la base del estómago y dentro del intestino delgado.

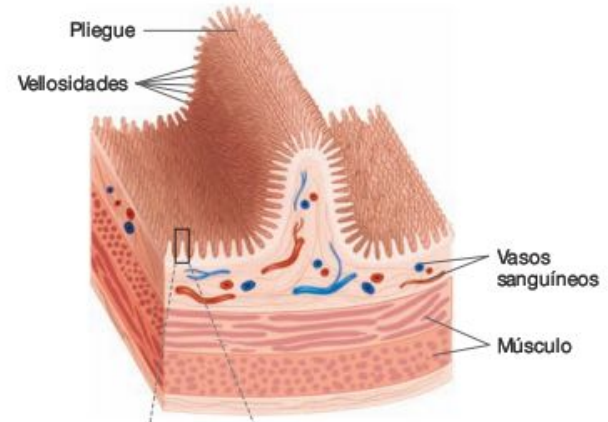
El **intestino delgado** es un tubo largo que está doblado en un espacio compacto entre el estómago y la última gran sección del tubo digestivo, el intestino grueso. En el intestino delgado, los alimentos parcialmente digeridos se mezclan con las secreciones del páncreas y del hígado y empiezan un camino de unos 6 m. Cuando el paso por esta estructura se ha completado, la digestión está acabada y la mayoría de los nutrientes, junto con grandes cantidades de agua, han sido absorbidos.

En el intestino delgado, el área de superficie disponible para la absorción de los nutrientes y del agua no es nada sorprendente. Como muestra la **Figura 43.11,** el tejido del órgano del epitelio está doblado y cubierto con unas proyecciones en forma de dedo llamadas **vellosidades.** En cambio, las células que surcan la superficie de las vellosidades tienen proyecciones en sus

(a) El revestimiento del intestino delgado tiene extensos pliegues.



(b) Vista tridimensional de un pliegue.



(c) Las microvellosidades son extensiones de células epiteliales en las vellosidades.

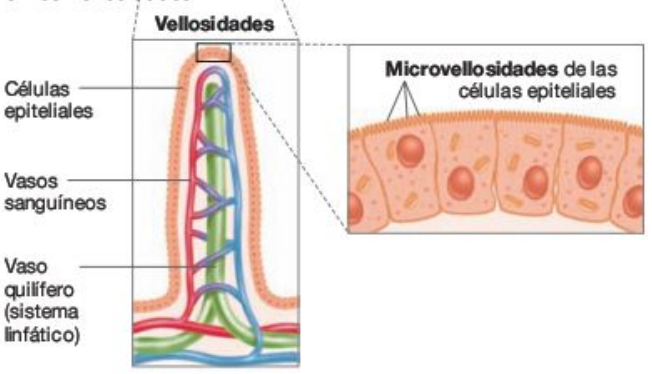


FIGURA 43.11 El intestino delgado tiene un área de superficie extremadamente grande.

EJERCICIO En el apartado (c), añade proteínas a las microvellosidades que están en el recuadro. Después dibuja flechas que muestren el camino de los nutrientes desde el lumen del intestino delgado hasta el vaso quilífero y los vasos sanguíneos de las vellosidades.

superficies apicales llamadas **microvellosidades.** (Recuerda del Capítulo 41 que una superficie apical está enfrente de otros tejidos y alrededor del lumen de un órgano o de un entorno externo. Una superficie basolateral en el epitelio está frente a otros tejidos.) Si el intestino delgado no tuviese pliegues, vellosidades y microvellosidades, su superficie sería de unos 3.300 cm^2. En su lugar, el epitelio cubre unos 2 millones de cm^2, un área parecida a la de una pista de tenis. Esta área enorme aumenta la eficacia de la absorción de nutrientes. Y debido a que las vellosidades contienen vasos sanguíneos y un vaso linfático llamado **vaso quilífero,** los nutrientes pasan rápidamente desde las células del epitelio a los sistemas de transporte del cuerpo. (El sistema circulatorio y el sistema linfático están analizados en detalle en los Capítulos 44 y 49, respectivamente.) Si comprendes la importancia del área de superficie del intestino delgado, deberías poder explicar (1) por qué el área de la superficie es mucho más alta ahí que en el estómago o en el esófago, y (2) cuál sería el impacto de un acortamiento quirúrgico en el intestino delgado.

Para comprender cómo se completa la digestión y cómo ocurre la absorción, estudiemos qué les pasa a las proteínas, los lípidos y los hidratos de carbono cuando se mueven por esta sección del tubo digestivo.

Proteínas procesadas por las enzimas pancreáticas

El entorno ácido del estómago desnaturaliza las proteínas, destruyendo sus estructuras secundarias y terciarias. Además, la pepsina parte los huesos péptidos cercanos a varios aminoácidos, por lo que los polipéptidos se reducen a cadenas relativamente pequeñas de aminoácidos. En el intestino delgado, se completa la digestión de proteínas, por lo que los aminoácidos individuales pueden entrar en el torrente sanguíneo y ser transportados a las células por el organismo.

¿Cómo sucede la digestión de proteínas? A finales del siglo XIX, se había establecido que las enzimas del intestino delgado digieren polipéptidos en monómeros. Trabajos posteriores mostraron que cada una de estas enzimas de proteínas digeridas, o **proteasas,** son específicas para varios tipos o configuraciones de aminoácidos en una cadena de polipéptidos. Así, se necesita un conjunto de proteasas para digerir completamente polipéptidos en aminoácidos monómeros.

Además, ya en 1900 los biólogos habían determinado que las proteasas estaban sintetizadas en una forma inactiva dentro del **páncreas,** la cual estaba conectada con el intestino delgado por el conducto pancreático. Al igual que la producción de pepsinógenos inactivos por las células principales en el estómago, la producción de enzimas digestivas en una conformación inactiva previene que las células pancreáticas se digieran a ellas mismas.

Comprender cómo están activadas las enzimas pancreáticas en el intestino delgado requirió décadas de trabajo. En 1900 un investigador mostró que las enzimas pancreáticas se activan al entrar en contacto con los jugos de la parte superior del intestino delgado. Ya que la activación no sucedía cuando calentaba jugos intestinales, y puesto que el calor desnaturaliza las proteínas, lanzó la hipótesis de que el agente responsable de la activación de las enzimas pancreáticas era también una enzima. A esta enzima desconocida la llamó enteropeptidasa. Décadas después, un investigador pudo purificar una enzima pancreática llamada **tripsinógeno** y demostró que la enteropeptidasa la activa *in vitro*. Los trabajos posteriores mostraron que la en-

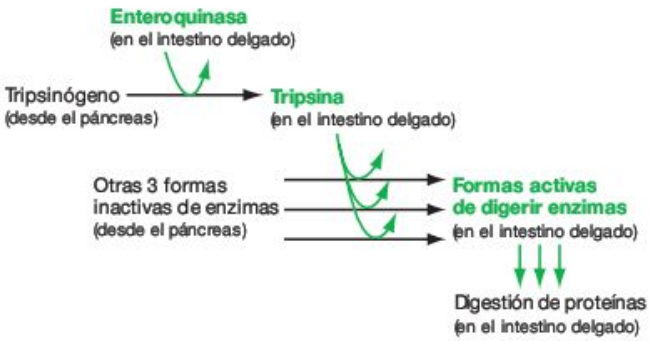


FIGURA 43.12 La enteropeptidasa provoca una cascada de activación de enzimas en el intestino delgado.

teropeptidasa activa el tripsógeno al añadirle fósforo. La enzima activa que aparece como resultado de esta reacción se llama **tripsina.** La tripsina provoca la activación de otras enzimas de proteínas digeridas, como la quimotripsina, la elastasa, y la carboxipeptidasa. Estas enzimas están también sintetizadas por el páncreas y son segregadas en una forma inactiva.

¿Qué regula la liberación de enzimas pancreáticas?

Las enzimas digestivas son necesarias solo cuando los alimentos alcanzan el intestino delgado. Basándose en esta observación simple, era lógico para los investigadores predecir que su liberación estaría cuidadosamente controlada. La hipótesis que surgió fue que la secreción pancreática está controlada por el sistema nervioso, posiblemente como respuesta a la vista o el olor de los alimentos. Esta hipótesis fue inspirada por una gran serie de experimentos que se basaron en el corte de nervios específicos en animales de ensayo. Estos experimentos han establecido que el sistema nervioso está involucrado en la regulación de una serie de procesos digestivos, incluyendo el de liberar saliva, tragar y segregar jugos gástricos en el estómago.

Sin embargo, la hipótesis del control nervioso en el intestino delgado fue rebatida en un experimento clásico que William Bayliss y Ernest Starling publicaron en 1902. Para estudiar el mecanismo responsable de la estimulación de la secreción del páncreas, Bayliss y Straling cortaron los nervios que conectan el páncreas con el intestino delgado de un perro. El control nervioso de los dos órganos era en ese momento imposible. No obstante, cuando los investigadores introdujeron una solución débil de HCl dentro del tramo superior del intestino delgado del animal, para estimular la llegada de materiales del estómago, el páncreas segregó como respuesta. Esta observación fue inesperada. El intestino delgado había señalado correctamente al páncreas que los alimentos iban a llegar, incluso a pesar de que los nervios que conectan los dos órganos habían sido cortados.

Para explicar esta observación, Starling planteó la hipótesis de que debe estar involucrado un mensajero químico, y que los mensajeros químicos deben crearse en el intestino delgado y viajar hasta el páncreas, quizá a través de la sangre. Demostró esta idea al arrancar una pieza pequeña del intestino delgado, pulverizándola, e inyectando la solución resultante dentro de una vena del cuello del animal. Minutos después, el páncreas aumento bruscamente la secreción.

Bayliss y Starling habían descubierto la primera **hormona,** un mensajero químico que influye en el proceso psicológico a una concentración muy baja. La molécula que detectaron, a la cual ellos mismos llamaron **secretina,** está producida por el intestino delgado como respuesta a la llegada de alimentos del estómago. El descubrimiento de la secretina fue importante porque confirmó que la digestión está bajo controles neuronales y controles hormonales.

Los trabajos posteriores mostraron que la función principal de la secretina es la de inducir un flujo de iones de bicarbonato (HCO_3^-) desde el páncreas hasta el intestino delgado. La llegada de bicarbonato es importante porque neutraliza el ácido que llega desde el estómago. Los investigadores también descubrieron una segunda hormona producida en el intestino delgado, llamada colecistocinina, que induce la secreción desde el hígado así como desde el páncreas. La **colecistocinina** («bolsa de bilis que se mueve») estimula la secreción de enzimas digestivas desde el páncreas y la secreción de moléculas desde el hígado que están involucradas en la digestión de lípidos. Las hormonas están también involucradas en las funciones del estómago. Por ejemplo, después de ser estimulado por los nervios o por los alimentos que llegan, varias células del estómago producen la hormona **gastrina.** Como respuesta, las células parietales empiezan a segregar HCl.

Digestión de lípidos: la bilis y el transporte

Las secreciones pancreáticas incluyen enzimas digestivas que actúan como grasas e hidratos de carbono así como proteínas. Al igual que la lipasa lingual añadida a la saliva de la boca, la enzima **lipasa pancreática** rompe ciertos lazos que están presentes en las grasas complejas y son el resultado de la liberación de ácidos grasos en otros lípidos pequeños.

Recuerda del Capítulo 6 que las grasas no son solubles en agua. Como resultado, tienden a formar grandes glóbulos cuando se remueven en el estómago. Antes de que la lipasa pancreática pueda actuar, grandes glóbulos de grasa que surgen del estómago deben ser descompuestos o emulsionados. En el intestino delgado, la **emulsión** es el resultado de la acción de pequeños lípidos llamados sales biliares. Como muestra la **Figura 43.13,** las sales biliares funcionan como los detergentes que los investigadores utilizan para descomponer el lípido que se encuentra en las membranas del plasma (véase el Capítulo 6). Las sales biliares se sintetizan en el hígado y son segregadas en una solución compleja llamada **bilis,** que está almacenada en la **vesícula biliar.** Cuando la bilis entra en el intestino delgado, el pH aumenta y las grasas se emulsionan. Una vez que las grasas se han descompuesto en pequeños glóbulos con una gran área de superficie, pueden ser atacadas por enzimas y digeridas.

¿Qué les pasa a los monoglicéridos y a los ácidos grasos liberados por la actividad de la lipasa? La respuesta empieza a surgir cuando los investigadores inyectaron ácidos grasos radiomarcados dentro del intestino delgado de ratas de laboratorio. Los biólogos analizaron que las células del epitelio que revisten el intestino delgado de los animales de ensayo encuentran que la mayoría de las etiquetas radiactivas habían entrado en las células y se habían pegado a la proteína que ellos llamaron **ácidos grasos unidos a una proteína.** Más tarde, otros investigadores establecieron que un ácido graso unido a

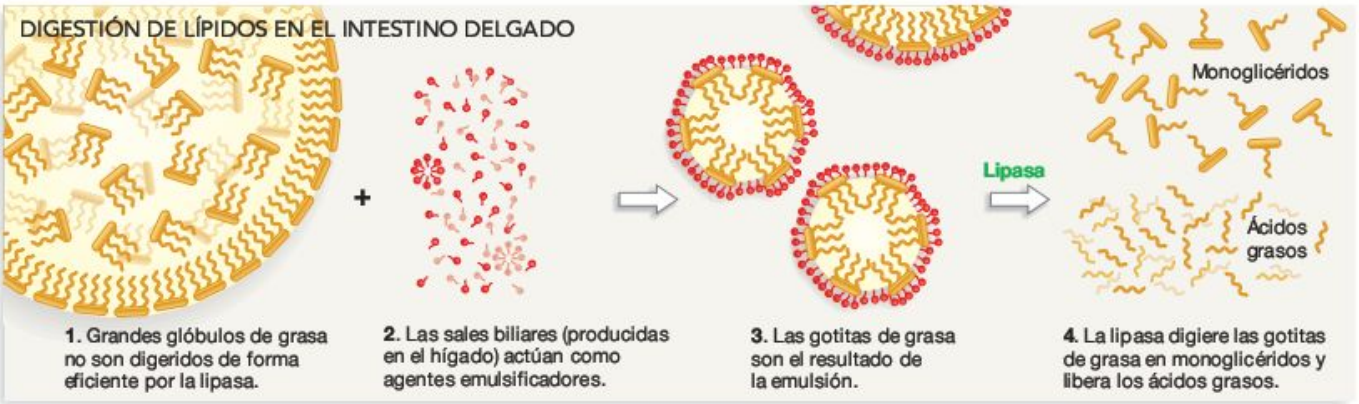


FIGURA 43.13 Agentes emulsificadores y digestión de lípidos por la lipasa en el intestino delgado. Una vez que las sales biliares descomponen los grandes glóbulos de grasa, la lipasa puede digerir la grasa de manera eficiente.

una proteína también tenía lugar en la membrana de esas células. Basándose en esos resultados, se cree que los ácidos grasos unidos a las proteínas llevan los lípidos a las células donde son procesados en forma de glóbulos de proteínas revestidas llamados **quilomicrones.** Los quilomicrones están difundidos dentro de los vasos quilíferos cerca de las células del epitelio (véase la Figura 43.11c). Los vasos quilíferos se mezclan con grandes vasos linfáticos, que se mezclan con grandes vasos sanguíneos. Finalmente, los productos de la digestión de grasas terminan en células que almacenan grasa y otros tejidos.

¿Cómo se transportan y digieren los hidratos de carbono? Además de la fabricación de lipasas y las enzimas de proteínas digestivas, el páncreas produce **nucleasas** y una amilasa que es similar a las enzimas salivares mencionadas anteriormente. Las **nucleasas** digieren el RNA y el DNA en los

TABLA RESUMEN **43.3 Enzimas digestivas**

La digestión la realizan las enzimas anotadas aquí, por el HCl producido en el estómago como respuesta a la hormona gástrica y por las sales biliares del hígado. Las sales biliares están almacenadas en la vesícula biliar. Son liberadas como respuesta a la hormona de colecistocinina y emulsionan grasas en el intestino delgado.

Nombre	Donde se sintetizan	Regulación	Función
α-amilasa pancreática	Páncreas	Liberada como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado	En el intestino delgado, separa los hidratos de carbono, liberando azúcares
Amilasa salivar	Glándulas salivares	Liberada como respuesta al estímulo del gusto y del olfato	En la boca, separa los hidratos de carbono, liberando los azúcares
Carboxipeptidasa	Páncreas	Liberada como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado; activada por la tripsina	En el intestino delgado, descompone los enlaces de péptido en polipéptidos, liberando aminoácidos
Elastasa	Páncreas	Liberada como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado; activada por la tripsina	En el intestino delgado, descompone los enlaces de péptido en polipéptidos, liberando aminoácidos
Quimotripsina	Páncreas	Liberada como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado; activada por la tripsina	En el intestino delgado, descompone los enlaces de péptido en polipéptidos, liberando aminoácidos
Lipasa de la lengua	Glándulas salivares	Liberada como respuesta al estímulo del gusto y del olfato	En la boca, descompone los enlaces en las grasas, liberando los ácidos grasos y los monoglicéridos
Lipasa pancreática	Páncreas	Liberada como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado	En el intestino delgado, descompone enlaces en las grasas, liberando los ácidos grasos y los monoglicéridos
Nucleasa	Páncreas	Liberada como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado	En el intestino delgado, separa los ácidos nucleicos, liberando los nucleótidos
Pepsina	Estómago	Liberada de forma inactiva (pepsinógeno); activada por pH bajo en el lumen del estómago	En el estómago, descompone los enlaces de péptido entre varias proteínas de aminoácidos, liberando los polipéptidos
Tripsina	Páncreas	Liberada de forma inactiva (tripsinógeno) como respuesta a la colecistocinina del intestino delgado; activada por la hormona enteropeptidasa del intestino delgado	En el intestino delgado, descompone enlaces de péptido específicos en los polipéptidos, liberando aminoácidos

alimentos, mientras que la amilasa pancreática continúa la digestión de hidratos de carbono que empiezan en la boca. La **Tabla Resumen 43.3** muestra el conjunto de enzimas digestivas observadas en el tubo digestivo de los mamíferos.

Los monosacáridos que liberan la amilasa y otras enzimas son absorbidos por las células epiteliales que revisten el intestino delgado. ¿Qué moléculas hacen posible que las células epiteliales transporten monosacáridos como la glucosa desde el lumen del intestino delgado en el torrente sanguíneo? La situación en el intestino delgado recuerda a la de la nefrona (véase Capítulo 42), donde las células epiteliales del túbulo proximal y del túbulo distal reabsorben los electrolitos valiosos y el agua de la orina pero dejan la urea y otros desperdicios por lo que estos pueden ser excretados. Cuando la digestión de alimentos se completa en el intestino delgado, el líquido resultante es un tesoro de nutrientes y agua mezclados con fibras de plantas que no se pueden digerir de los alimentos y células bacteriales que viven simbióticamente en los intestinos. Es lógico predecir dos principios generales sobre la absorción de la nutrición: (1) es altamente selectivo, lo que significa que las proteínas en las membranas del plasma de las microvellosidades son responsables de aportar nutrientes específicos a las células; y (2) es activa, lo que significa que requiere un gasto de ATP para llevar los nutrientes dentro del epitelio a través de un gradiente de concentración.

Los trabajos de las últimas décadas han mostrado que ambas predicciones son correctas. Uno de los resultados clave surgió a partir de una serie de experimentos durante la década de 1980, que estableció que la absorción de glucosa depende de la presencia de un gradiente electroquímico que favorece el aflujo de iones de sodio dentro del epitelio. Basándose en estas observaciones, los biólogos plantearon la hipótesis de que las membranas apicales de esas células deben contener una serie de cotransportadores (proteínas que llevarían una molécula de nutrientes dentro de la célula con iones de sodio). Los trabajos se centraron en la glucosa, ya que es un nutriente muy importante. Para confirmar que un cotransportador de glucosa de sodio existe, los investigadores empezaron a buscar el gen que tiene la clave de la hipótesis sobre la membrana de proteínas.

La estrategia que los investigadores siguieron se resume en la **Figura 43.14.** Empezaron purificando los mRNA de las células intestinales de los conejos, que supuestamente copiaron los genes de los cotransportadores. Entonces, el equipo separó los mRNA por tamaño a través de electroforesis en gel (véase **BioHabilidades 7**) e inyectaron una de cada tipo de mRNA dentro de una serie de huevos de ranas, células que normalmente no transportan glucosa. Cuando se probó, uno de estos huevos de ensayo pudo importar Na^+ -cotransportador de glucosa. Usando las técnicas introducidas en el Capítulo 19, los investigadores pudieron hacer copias de DNA de los mRNA, determinar la secuencia del gen y deducir la secuencia de aminoácidos de la membrana de las proteínas.

El descubrimiento del Na^+ -cotransportador de glucosa inspiró el modelo de la absorción de glucosa resumido en la **Figura 43.15.** Date cuenta de que Na^+/K^+-ATPasa (bombas de sodio y potasio) en la membrana basolateral de las células del epitelio crean un gradiente electroquímico que favorece la entrada de Na^+. La glucosa de los alimentos digeridos entra en las

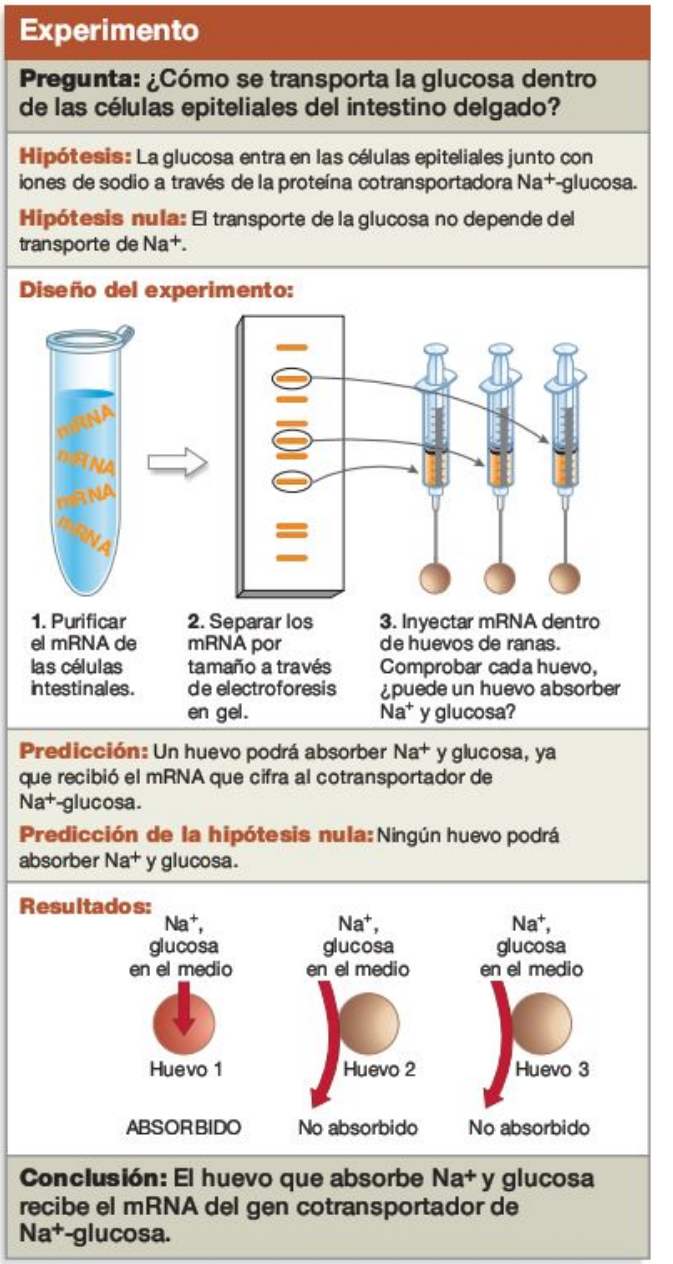


FIGURA 43.14 Protocolo experimental para localizar el gen cotransportador de Na^+-glucosa.

células junto con el sodio a través del cotransportador, entonces se difunde dentro de los vasos sanguíneos más cercanos por medio de un portador de glucosa en la membrana basolateral. Si la configuración de bombas, cotransportadores y canales parece familiar, existe una buena razón. La misma combinación de membranas de proteínas tiene lugar en el túbulo proximal del riñón, donde las proteínas son las responsables de la reabsorción del sodio y la glucosa de la orina (véase Capítulo 42).

Los trabajos posteriores mostraron que en el intestino delgado, solo en el túbulo proximal, otro cotransportador es responsable de la absorción de otros nutrientes, con canales específicos en la membrana basolateral responsables del transporte a la sangre.

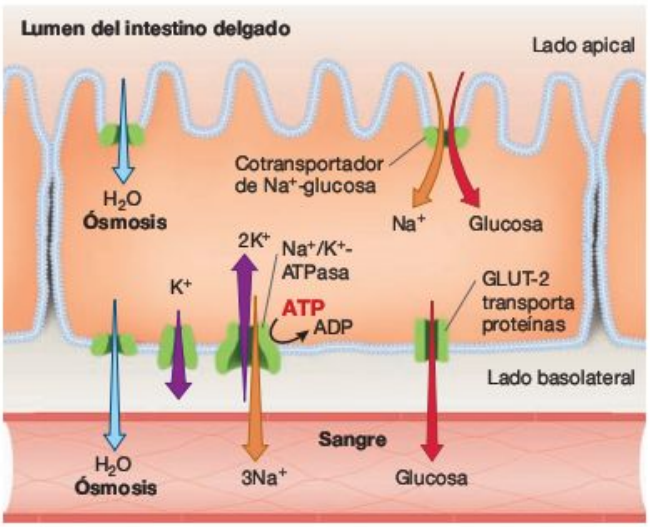


FIGURA 43.15 La glucosa es transportada de forma activa dentro de las células epiteliales. Resumen de cómo se entiende actualmente la absorción de la glucosa en el intestino delgado. El GLUT-2 transporta proteínas facilitando la difusión de glucosa por la membrana basolateral, dentro del torrente sanguíneo.

Cuando los solutos son llevados al epitelio gracias al transporte activo, el agua sigue de forma pasiva por la ósmosis. Esto es un mecanismo importante para absorber el agua ingerida, así como para recuperar los líquidos segregados dentro del tubo digestivo en forma de saliva, mucosa y fluido pancreático. El mecanismo de absorción de agua inspiró una estrategia médica importante llamada terapia de rehidratación oral. Si un paciente tiene diarrea, los médicos le recetarán normalmente soluciones diluidas de glucosa y electrolitos para que los tomen por vía oral. Cuando la glucosa de la bebida se absorbe en el intestino delgado por medio del cotransportador de glucosa y sodio, el agua y el sodio necesarios previenen los peligrosos efectos de la deshidratación. Este simple medicamento salva miles de vidas cada año. Si comprendes este concepto, deberías de ser capaz de prevenir dos efectos de una molécula que bloquea de forma selectiva al cotransportador de glucosa y sodio.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Digestion and Absorption of Food

El intestino grueso

Cuando los materiales digeridos llegan al intestino grueso, una gran cantidad de agua (aproximadamente 5 litros al día en total) y prácticamente todos los nutrientes disponibles han sido absorbidos. La función principal del **intestino grueso** es la de comprimir los desperdicios que quedan y absorber bastante agua para formar las heces. Este proceso tiene lugar en el colon, la sección principal de la estructura. Las heces están contenidas en el **recto,** que es la parte final del intestino grueso, hasta que pueden ser excretadas. Aunque los riñones son los responsables de mantener el equilibrio hídrico del organismo, la absorción de agua en el intestino grueso es importante para estar bien hidratados.

En un intento de identificar el mecanismo de la absorción de agua en el intestino grueso, los investigadores se han centrado recientemente en la membrana de proteínas llamada aquaporina, que fue introducida en el Capítulo 42. Recuerda que las **aquaporinas** son canales de agua situados en las membranas del plasma que proporcionan un mecanismo para aumentar el ritmo de los movimientos de agua por la ósmosis. La mejor estudiada de estas proteínas, llamada AQP1 de aquaporinas 1, es común en la nefrona del riñón. Es una de las proteínas responsables de la reabsorción de agua de la orina a lo largo del gradiente osmótico descrito en el Capítulo 42.

Hasta la fecha, se han encontrado cuatro aquaporinas distintas en el intestino grueso de las ratas, ratones y humanos. Las aquaporinas llamadas AQP3 y AQP4, por ejemplo, están localizadas en la membrana basolateral de las células en el epitelio del intestino grueso de los ratones. Sin embargo, los investigadores están trabajando para desenmarañar exactamente cómo está regulada la actividad de estas aquaporinas. Hasta la fecha, los mecanismos moleculares responsables de la absorción de agua en el intestino grueso no se conocen con tanta precisión como los del conducto colector de nefronas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En el hombre y muchos otros animales, la digestión empieza con la descomposición mecánica de alimentos en pequeñas piezas que están afectadas por ácidos, enzimas, agentes emulsionantes y otros tratamientos químicos.
- Los nutrientes están activa y selectivamente absorbidos por membranas de proteínas específicas en las células epiteliales del tubo digestivo.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama del tubo digestivo humano.
2) Explicar cómo cada compartimento del sistema digestivo ayuda en la digestión de alimentos, absorción de nutrientes y excreción de desperdicios.
3) Predecir las consecuencias de tratar a una persona con medicamentos que inhiben la liberación de sales biliares, que desactivan la tripsina o que bloquean la acción del Na^+/K^+-ATPasa en las células epiteliales del intestino delgado.

43.4 Homeostasis nutricional: la glucosa como un estudio de caso

Cuando se ha completado la digestión, los aminoácidos, los ácidos grasos, los iones y los azúcares entran en el torrente sanguíneo y son repartidos por las células que los necesitan. No obstante, muchos o pocos nutrientes pueden ser problemáticos o incluso mortales. Un ejemplo clásico es la enfermedad llamada **diabetes mellitus.** Las personas que tienen diabetes registran niveles anormalmente altos de glucosa en su sangre.

Durante el curso de una vida, el desequilibrio de la glucosa crónica asociado con la diabetes mellitus puede llevar a la ceguera, insuficiencia cardiaca y a la reducción de la circulación en las piernas.

¿Por qué se desarrolla la diabetes? Una señal clave apareció en 1879, cuando los investigadores extirparon el páncreas de un perro y observaron que tenía diabetes. Este experimento sugirió que el páncreas segrega un componente involucrado en la eliminación de la glucosa de la sangre. Cuando otros investigadores cortaron en pedazos los tejidos pancreáticos e inyectaron extractos dentro de perros diabéticos, sin embargo, esto no curó la enfermedad. Frustrados, los investigadores se dieron cuenta de que las enzimas digestivas del páncreas estaban probablemente destruyendo el agente activo durante el proceso de extracción.

En 1921 Frederick Banting y Charles Best dirigieron un experimento que supuso un gran avance. Empezaron atando el conducto pancreático de un perro (el tubo donde las enzimas digestivas colectan y fluyen hasta el intestino delgado). La lógica fue que el bloqueo de la secreción de las enzimas digestivas podría matar las células que las sintetizan. Los investigadores esperaron varias semanas para que las células cercanas al conducto muriesen y pudieran extraer la glándula. Congelaron los tejidos pancreáticos, los pulverizaron e inyectaron un extracto dentro de un perro diabético. Los niveles de azúcar en sangre del perro se estabilizaron y el perro se hizo más activo y parecía más sano. Después de que Banting y Best repitiesen el experimento y observasen el mismo resultado, pensaron que habían localizado la fuente de las moléculas responsables del control de la diabetes. La molécula comenzó a llamarse insulina.

El papel de la insulina en la homeostasis

Unos años después del descubrimiento de Banting y Best, se identificó la insulina en forma pura. Las compañías de medicamentos empezaron purificándola desde el páncreas de los corderos y otros animales domésticos en grandes cantidades para administrarla a las personas que sufren diabetes mellitus. Más tarde, el modo de acción de la insulina fue revelado. La **insulina** es una hormona que se produce en el páncreas cuando los niveles de glucosa en sangre son altos. Esta viaja por el torrente sanguíneo y se une a los receptores de las células por todo el organismo. Como respuesta, las células aumentan sus niveles de consumo y procesamiento de glucosa. Por ejemplo, las células del hígado y de los músculos esqueléticos responden a la insulina sintetizando más glucógeno de los monómeros de glucosa; las células que almacenan lípidos responden sintetizando más formas de almacenamiento de grasas, usando la glucosa como precursor. El resultado es que los niveles de glucosa en la sangre descienden.

Si los niveles de glucosa en sangre caen, como después de realizar ejercicio o cuando hay falta de alimentos, las células en el páncreas segregan una hormona llamada **glucagón.** Como respuesta al glucagón, las células del hígado catabolizan el glucógeno y producen glucosa por medio de la **gluconeogénesis** (la síntesis de la glucosa desde los componentes sin hidratos de carbono). El resultado es que los niveles de la glucosa en sangre aumentan. La **Figura 43.16** resume cómo

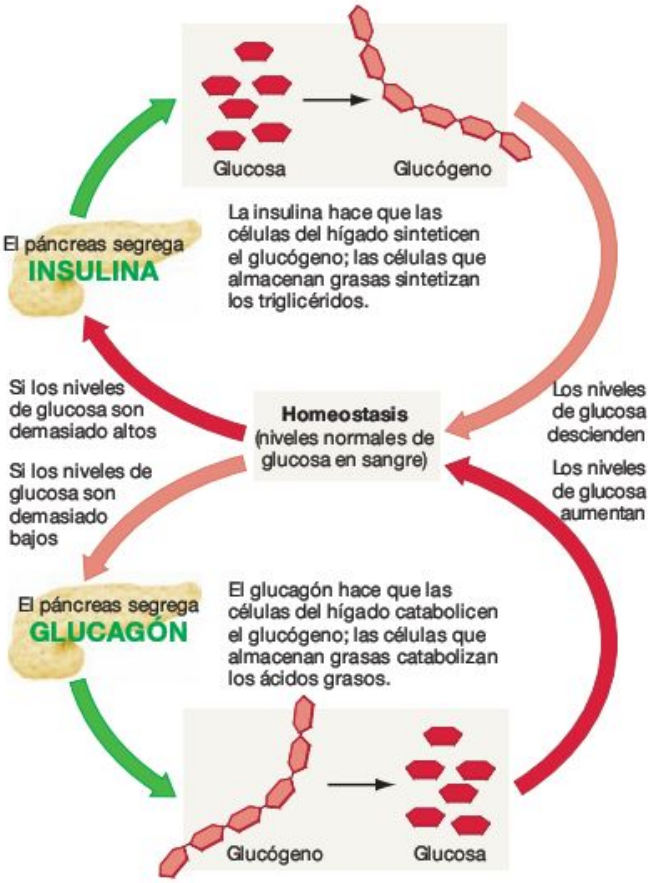


FIGURA 43.16 La insulina y el glucagón proporcionan una retroalimentación negativa en el sistema homeostático. Tanto la insulina como el glucagón son secretados por células del páncreas pero tienen efectos opuestos en las concentraciones de glucosa en sangre.

EJERCICIO Dibuja una X grande en la flecha que está interrumpida en los individuos con diabetes mellitus. Junto a la X, incluye notas que indiquen la naturaleza del defecto en los individuos con diabetes mellitus de tipo I frente a la diabetes mellitus de tipo II.

la insulina y el glucagón interactúan para formar un sistema de retroalimentación negativa capaz de conseguir la homeostasis con respecto a las concentraciones de glucosa en sangre.

La diabetes mellitus se desarrolla en la persona que no sintetiza la insulina o que tiene versiones defectuosas del receptor de la insulina. La primera enfermedad es conocida como diabetes mellitus de tipo 1, o diabetes insulino-dependiente. La segunda enfermedad se conoce como diabetes mellitus de tipo 2, o diabetes insulino-independiente. La diabetes mellitus de tipo 1 es el resultado de la falta de la propia hormona; la diabetes mellitus de tipo 2 es el resultado de defectos en el receptor de hormonas. En ambos casos, las células efectoras no reciben la señal que ocasionaría una caída de los niveles de glucosa en la sangre.

Ambos tipos de diabetes mellitus llevan a la producción de grandes volúmenes de orina. Normalmente, las señales de la insulina mantienen los niveles de glucosa en sangre tan bajos que toda la glucosa puede ser reabsorbida de la preorina for-

mada en el riñón. Sin embargo, cuando los niveles de glucosa de la sangre son altos, entra tanta glucosa en la preorina que no puede ser reabsorbida. Las concentraciones altas de glucosa en la preorina previenen que el agua sea reabsorbida por ósmosis, lo que produce volúmenes elevados de orina en los diabéticos.

La producción de mucha orina inspiró en realidad el nombre de la enfermedad. Recuerda del Capítulo 42 que diabetes significa «consumir», y que la enfermedad de la diabetes insípida está también caracterizada por la producción de grandes volúmenes de orina. Como señala el capítulo, la persona que tiene diabetes insípida produce grandes cantidades de orina porque los conductos colectores de sus riñones no pueden reabsorber el agua. *Insípido* significa «sin sabor», mientras que *mellitus* significa «meloso (dulce)». Antes de que los métodos para analizar la orina estuviesen disponibles, los médicos distinguirían entre la diabetes insípida y la diabetes mellitus probando la orina de sus pacientes. Esta prueba era efectiva porque un síntoma de la diabetes mellitus es la excreción de glucosa en la orina justo después de una comida.

Hoy en día, la diabetes mellitus de tipo 1 se trata con inyecciones de insulina y una dieta específica; la diabetes de tipo 2 se trata principalmente por medio de dietas prescritas y el control de los niveles de glucosa en sangre, así como por el uso de medicamentos que aumentan la sensibilidad celular a la insulina. Para los médicos y los pacientes, el reto es conseguir la homeostasis con respecto a la glucosa de la sangre en ausencia de los mecanismos de regulación normales del cuerpo. Si comprendes la diferencia entre la diabetes mellitus de tipo I y la de tipo II, deberías poder dibujar la superficie de una célula del hígado de un individuo con cada enfermedad y sin enfermedad, en el que se muestre cómo los receptores de insulina en la membrana del plasma interactúan con la insulina y cómo las células del hígado responden a las altas concentraciones de glucosa en la sangre.

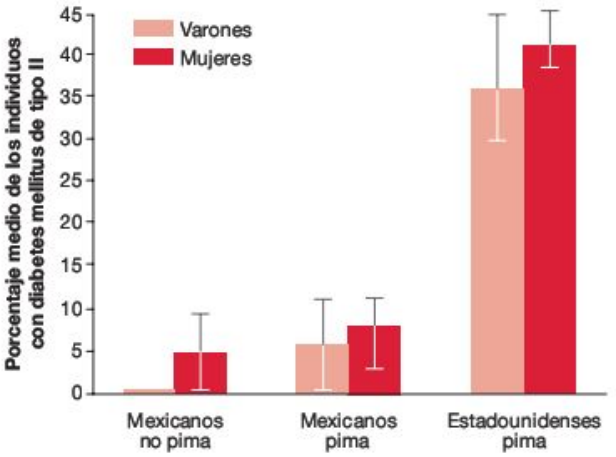
La epidemia de diabetes mellitus de tipo II

El descubrimiento de la insulina se considera uno de los mayores avances médicos del siglo XX, ya que condujo a grandes mejoras en la calidad de vida de las personas que sufrían la diabetes mellitus de tipo I. Desafortunadamente, una epidemia de diabetes mellitus de tipo II está hoy en día presente en varias poblaciones humanas. En EE.UU., un 6,6 por ciento de las personas de entre 20 y 74 años tiene diabetes de tipo II. Sin embargo, la frecuencia de esta enfermedad es mucho más alta en los americanos africanos, latinos y nativos americanos, y la frecuencia de la diabetes mellitus de tipo II en los adolescentes de todas las etnias está aumentando rápidamente.

Debido a que hay una gran asociación entre la prevalencia de la diabetes mellitus de tipo II en los padres e hijos, los investigadores han concluido que algunos individuos tienen una especial predisposición para desarrollar la enfermedad. Pero existe también una prueba de que las condiciones externas tienen un impacto importante.

Como ejemplo de cómo las diferencias del entorno afectan a la incidencia de la diabetes mellitus de tipo II, considera los datos de los indios pima de Norteamérica. Los pima están formados por dos poblaciones principales, una en el suroeste de Arizona en EE.UU. y otra en un área remota de las montañas de Sierra Madre en México. Aunque los investigadores no han sido capaces de encontrar ninguna diferencia genética significativa entre los dos grupos, existen diferencias espectaculares en la incidencia de la diabetes mellitus de tipo II (**Figura 43.17a**). Como en otras poblaciones de todo el mundo, la incidencia de la diabetes de tipo II está relacionada con la obesidad. Es mucho más probable que los pima que viven en EE.UU. tengan diabetes mellitus de tipo II y sean obesos que los pima que viven en México.

(a) Variación en la media de incidencia de la diabetes mellitus de tipo I.



(b) Variación en la media del índice de masa corporal (kg/m^2).

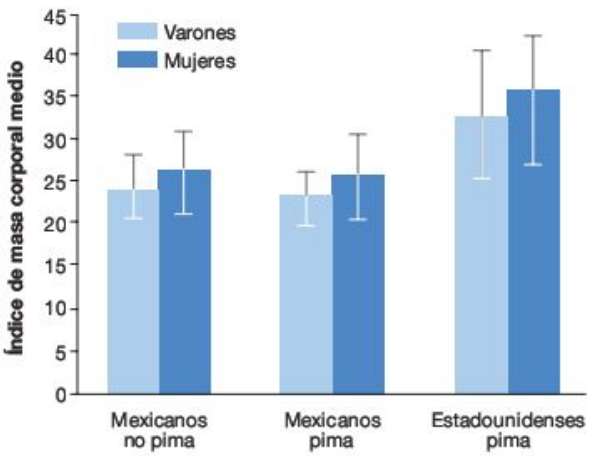


FIGURA 43.17 La incidencia de la diabetes mellitus de tipo II está correlacionada con la obesidad.

PREGUNTA En muchas poblaciones, la incidencia de la diabetes mellitus de tipo II ha aumentado rápidamente, particularmente entre la gente joven. ¿Por qué?

Una persona que tiene un índice de masa corporal superior o igual a 30 es considerado obeso. El **índice de masa corporal** se calcula al dividir el peso (kg) por la altura (m) al cuadrado. Entre los pima, las diferencias en el índice de masa corporal documentado en la **Figura 43.17b** están explicadas por diferencias en la actividad física: los hombres de los pima en México son físicamente activos una media de 33 horas a la semana, mientras que sus homólogos en EE.UU. son activos solo 12,1 horas a la semana. Las mujeres de los pima en México tienen una actividad física de 22 horas a la semana de media; las mujeres de los pima en EE.UU. tienen una media de solo 3,1 horas.

Aunque los pima de EE.UU. tienen las tasas más altas de la diabetes mellitus de tipo II documentada hasta la fecha, las mismas tendencias están ocurriendo en las poblaciones de todo el mundo. Las enfermedades relacionadas con la nutrición se han convertido en un problema de salud pública muy importante, especialmente entre la gente joven.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La insulina y el glucagón interaccionan para regular las concentraciones de glucosa en la sangre.
- La diabetes mellitus es el resultado de la falta de homeostasis en la concentración de los nutrientes de glucosa en la sangre.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar la diferencia entre diabetes insípida, diabetes mellitus I y diabetes mellitus II.
2) Predecir lo que una persona con diabetes mellitus de tipo I debería hacer cuando los niveles de glucosa en sangre son muy altos y cuando los niveles de glucosa en sangre son muy bajos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Understanding Diabetes Mellitus

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los animales necesitan una serie de nutrientes para estar sanos, incluyendo aminoácidos específicos, vitaminas y elementos, así como componentes orgánicos que tienen un potencial de energía muy alto.

La dieta de los animales incluye grasas e hidratos de carbono que proporcionan energía, proteínas que proporcionan aminoácidos, vitaminas que sirven como coenzimas y desarrollan otras funciones, iones necesarios para el equilibrio hídrico y para la función de los nervios y de los músculos, y elementos que están incorporados en moléculas sintetizadas por células.

Para determinar los niveles de nutrientes que necesita una especie de animales en concreto para mantener las actividades normales, los investigadores controlan la relación entre el consumo de nutrientes, los niveles de nutrientes mantenidos en el cuerpo y la salud. Para determinar cómo afecta la nutrición a las actividades atléticas, los investigadores alteraron el consumo de nutrientes específicos de forma experimental y valoraron cómo responden los atletas. Por ejemplo, los investigadores han demostrado que los atletas que ingieren una dieta de hidratos de carbono durante tres días superan a los que han seguido una dieta normal o una dieta alta en grasas o en proteínas.

Deberías ser capaz de diseñar un experimento para documentar los efectos de la privación de magnesio en ratones de laboratorio.

Los animales se alimentan de una gran variedad de productos. En los animales que ingieren su comida, existe normalmente una correspondencia cercana entre la estructura de las partes de la boca y la función de esas partes de la boca que capturan y procesan los alimentos.

Todos los animales son heterótrofos. Algunas especies son suspensívoros, lo que significa que filtran pequeñas partículas de alimentos del agua utilizando cilios u otras estructuras. Otros absorben los nutrientes directamente a través de la pared de su cuerpo. No obstante, la mayoría de los animales obtienen los alimentos al cazarlos y manipularlos con las partes de la boca como los dientes, mandíbulas o picos, o con órganos especiales que inyectan toxinas. La selección natural ha modificado las partes de la boca en especies distintas para que actúen como herramientas eficaces en la obtención de tipos concretos de alimentos.

Deberías ser capaz de descubrir los tipos de las partes de la boca y la naturaleza del tubo digestivo de un insecto o un mamífero que coma solo néctar de flores.

La digestión tiene lugar en el tubo digestivo, que está compartimentado en órganos que tienen funciones especializadas en la digestión de alimentos, absorción de nutrientes y agua, o excreción de desperdicios.

Una vez que los alimentos son digeridos, se procesan en el tubo digestivo, que empieza en la boca y termina en el ano. La frecuencia de procesamiento de alimentos empieza al rasgar y masticar con un pico, los dientes u otras partes de la boca. En muchas especies, la digestión química de los alimentos empieza también en la boca. Por ejemplo, la enzima amilasa empieza a hidrolizar los lazos que unen los monómeros de glucosa en el almidón, glucógeno y otros hidratos de carbono. Una vez que se han tragado los alimentos, bajan por el esófago por medio de la peristalsis.

La digestión continúa en el estómago. En el hombre, el estómago es un entorno altamente ácido que desnaturaliza las proteínas y en el que la enzima pepsina empieza la división de lazos de péptido que unen los aminoácidos.

Los alimentos pasan desde el estómago al intestino delgado, donde se mezclan con las secreciones del páncreas y del hígado. La digestión de hidratos de carbono la continúa la amilasa pancreática; las grasas se emulsionan por las sales biliares y son digeridas por la lipasa; la digestión de proteínas se completa por un conjunto de enzimas pancreáticas que están activadas por la enteropeptidasa. Las secreciones del hígado y del páncreas están provocadas por las hormonas de colecistocinina y secretina, las cuales se producen en el intestino delgado.

Las células que revisten el intestino delgado absorben los nutrientes liberados por la digestión gracias a los transportadores y cotransportadores de sus membranas. En muchos casos, el consumo está conducido por un gradiente electroquímico establecido por Na^+/K^+-ATPasa que favorece un flujo de Na^+ dentro de la célula. Cuando las soluciones abandonan el lumen del estómago, el agua es seguida por la ósmosis. La reabsorción de agua se completa en el intestino grueso, donde se forman las heces.

Deberías ser capaz de explicar por qué la cirugía de bypass gástricos, reduce el estómago y permite que los alimentos eviten parte del intestino delgado, a menudo favorece la pérdida de peso.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Digestion and Absorption of Food

La falta de homeostasis con respecto a los nutrientes como la glucosa y el colesterol puede causar enfermedades.

El mantenimiento de la homeostasis con respecto a los nutrientes es muy importante para la salud. La diabetes mellitus se desarrolla cuando las concentraciones de glucosa en la sangre son demasiado altas. Esta enfermedad está causada por un defecto en la producción de insulina, una hormona segregada por el páncreas que promueve el consumo de glucosa de la sangre, o por defecto del receptor de insulina en la superficie de las células. El desarrollo de la diabetes de tipo II está relacionado con la obesidad y está alcanzando proporciones epidémicas en algunas poblaciones.

Deberías ser capaz de explicar qué le pasa a la concentración de glucosa en sangre cuando una persona con o sin diabetes mellitus come una chocolatina.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Understanding Diabetes Mellitus

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué estimula la secretina?
   a. Secreción de HCO_3^- desde el páncreas.
   b. Secreción de HCl desde el epitelio del estómago.
   c. Secreción de enzimas digestivas del páncreas.
   d. Consumo de glucosa del torrente sanguíneo por las células de todo el cuerpo.
2. ¿Por qué los hidratos de carbono aumentan la potencia de atletas?
   a. Aumenta las reservas de glucógeno en el músculo y en el hígado.
   b. Aumenta las reservas de grasas.
   c. Aumenta la capacidad de la sangre para repartir oxígeno a los tejidos.
   d. Aumenta los niveles de ácidos grasos en la sangre.
3. ¿Por qué son únicas las mandíbulas faríngeas de los peces cíclidos?
   a. Ningún otro grupo de peces tiene mandíbulas faríngeas.
   b. Están hechas de huesos en vez de cartílago, por lo que son más duras y más duraderas.
   c. Solamente funcionan en el transporte de alimentos desde el principio de la boca hasta la garganta.
   d. Están articuladas con el cráneo y tienen músculos extra asociados, por lo que pueden morder.
4. ¿Cómo se digieren los hidratos de carbono?
   a. Por las lipasas del intestino delgado.
   b. Por la pepsina y HCl en el estómago.
   c. Por las aquaporinas del intestino grueso.
   d. Por las amilasas en la boca y en el intestino delgado.
5. ¿Qué papel desempeñan las sales biliares en la digestión de grasas complejas?
   a. Catalizan la división de lazos que conducen a la liberación de ácidos grasos y otros lípidos pequeños.
   b. Emulsionan lípidos, lo que significa que grandes masas de moléculas de grasa están descompuestas en masas más pequeñas.
   c. Incluyen ácidos grasos unidos a las proteínas, que están involucrados en la absorción de grasas.
   d. Activan las enzimas responsables de la digestión de grasas.
6. ¿Cómo se absorbe el agua en el intestino delgado?
   a. Por medio de aquaporinas.
   b. No se conoce el mecanismo exacto.
   c. Por los cotransportadores de sodio.
   d. Por ósmosis (siguiendo a los solutos).

Respuestas: 1. a; 2. a; 3. d; 4. d; 5. b; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe una enfermedad humana consecuencia de una deficiencia nutricional. ¿Cómo pueden los investigadores establecer las necesidades nutricionales, si no es ético hacer experimentos que reduzcan los niveles de nutrientes específicos?
2. ¿Por qué es lógico que las enzimas digestivas se produzcan en una forma inactiva y sean después activadas en el lumen del tubo digestivo?
3. ¿Aceptas la conclusión de que las enzimas digestivas de las mandíbulas faríngeas de los cíclidos son adaptaciones que aumentan la eficacia de la alimentación? ¿Por qué sí o por qué no?
4. ¿Cómo se estableció que el jugo gástrico es un ácido y que la función principal del estómago es la digestión de proteínas?
5. ¿Qué rasgos son los responsables de la gran área de superficie del intestino delgado? ¿Por qué es importante que este órgano tenga una superficie tan grande?
6. La diabetes mellitus es el resultado de la interrupción de mecanismos para mantener la homeostasis en concentraciones de glucosa en sangre. Explica esta afirmación. Haz un diagrama en el que expliques cómo la insulina y el glucagón proporcionan una retroalimentación negativa en el sistema de la homeostasis.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Predice cómo las necesidades nutricionales de los mamíferos hembras cambian durante el embarazo y el periodo de lactancia. Diseña estudios que pongan a prueba tus predicciones, usando hombres y ratones de laboratorio como tema de estudio.
2. Predice los síntomas físicos de la carencia de amilasa pancreática, pepsina, cotransportadores de Na^+-glucosa, proteínas que unen ácidos grasos y aquaporinas.
3. Los científicos que han apoyado la hipótesis de que la secreción del páncreas está bajo control nervioso se opusieron rotundamente a los experimentos que llevaron al descubrimiento del control hormonal. Ellos afirman que el experimento no fue concluyente porque era muy probable que no todos los nervios del intestino delgado hubiesen sido cortados. Los biólogos que realizaron el experimento contestaron que, incluso si no se hubieran cortado todos los nervios, el resultado sería aún válido. En tu opinión, ¿quién tiene razón? ¿Por qué?
4. Entre los vertebrados, el intestino grueso se da solo en linajes que son principalmente terrestres (anfibios, reptiles y mamíferos). Propón una hipótesis para explicar esta observación.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

44 Intercambio gaseoso y circulación

CONCEPTOS CLAVE

- Los animales tienen que tomar oxígeno y desprender dióxido de carbono para garantizar la respiración celular y permanecer con vida. Los animales terrestres y acuáticos se enfrentan a diferentes retos a la hora del intercambio de gases.
- Los órganos responsables del intercambio de gases aumentan el nivel de difusión del oxígeno y el dióxido de carbono al presentar una gran superficie fina al medioambiente. Estos órganos también tienen la función de mantener el gradiente de presión parcial que favorece la entrada de oxígeno y la eliminación del dióxido de carbono.
- La sangre es un tejido especializado que transporta gases, nutrientes y desechos, en determinados animales. La hemoglobina es una proteína transportada cuyas características la hacen muy eficaz para recoger el oxígeno de los pulmones y trasladarlo a los tejidos.
- Los aparatos circulatorios utilizan la presión generada por el corazón, o corazones, para transportar la sangre y otras sustancias por todo el organismo.

Durante el ejercicio intenso, los aparatos circulatorios animales deben llevar grandes cantidades de oxígeno a los tejidos y eliminar grandes cantidades de dióxido de carbono. Este capítulo explora cómo se realiza el intercambio de gases en los animales que viven en entornos acuáticos y terrestres.

Las células animales son como fábricas que trabajan 24 horas al día. En el interior de la membrana plasmática, las reacciones químicas en las que se basa la vida producen una gran cantidad de desechos en constante flujo. Esas reacciones también requieren un gran consumo de materias primas. El Capítulo 42 analizaba cómo los materiales desechados se eliminan del organismo y son excretados. El Capítulo 43 explicaba cómo los nutrientes accedían al organismo. Este capítulo se centra en dos cuestiones principales: (1) ¿cómo se intercambian con el entorno las dos moléculas más importantes de la economía celular, el oxígeno (O_2) que se requiere en la respiración celular y el dióxido de carbono (CO_2) que se produce en la respiración celular? y (2) ¿cómo se transportan estos gases en el organismo, junto con los desechos, nutrientes y otros tipos de moléculas?

La comprensión del intercambio de gases y la circulación es imprescindible para entender el funcionamiento de los animales. Si alguno de estos dos procesos falla, las consecuencias son nefastas. En humanos algunas de las consecuencias pueden ser anemia, cáncer de pulmón, tuberculosis, malaria, enfermedades del corazón, infartos cerebrales, y otras enfermedades provocadas por fallos en el intercambio de gases o en la circulación pueden conllevar enfermedades graves o la muerte. Empecemos con un repaso de los aparatos respiratorio y circulatorio de los animales, y luego pasaremos a estudiar en profundidad cómo se intercambian y se transportan los gases.

44.1 Los aparatos respiratorio y circulatorio

Cuando la mitocondria del interior de las células animales produce ATP a través de la respiración celular, consumen oxígeno y producen dióxido de carbono. Para garantizar una producción de ATP continua, las células necesitan obtener oxígeno y expulsar el exceso de dióxido de carbono continuamente.

¿Cómo se realiza el intercambio de gases entre el entorno del animal y sus mitocondrias? En la mayoría de los casos, el intercambio de gases implica los cuatro pasos ilustrados en la **Figura 44.1:** (1) la ventilación se lleva a cabo cuando el aire o el agua penetran en un órgano de intercambio de gases, como los pulmones o branquias; (2) el intercambio de gases tiene lugar ya que el O_2 y el CO_2 se transfieren entre el aire o el agua y la sangre en la superficie de ventilación; (3) a través de la circulación, el O_2 y el CO_2 disueltos se transportan por todo el cuerpo (junto con los nutrientes, desechos y otros tipos de moléculas) a través del aparato circulatorio; y (4) en los tejidos, donde la respiración celular provoca bajos niveles de CO_2, el O_2 y el CO_2 se traspasan entre las células y la sangre.

Los pasos 1 y 2 se completan por el **aparato respiratorio:** el conjunto de células, tejidos y órganos responsables del intercambio de gases entre el individuo y el entorno. Esencialmente, el aparato respiratorio está formado por estructuras que conducen el aire o el agua a la superficie en la que el intercambio de gases tiene lugar. En algunos animales el intercambio de gases se realiza en la piel, pero en la mayoría de las especies se localiza en órganos especializados como los pulmones de los tetrápodos, la tráquea en los insectos o las branquias de los moluscos, artrópodos y muchos tipos de peces. La **Figura 44.2** proporciona un ejemplo: el aparato respiratorio de los seres humanos. La estructura y función de las branquias, tráquea y pulmones se estudia con más detalle en la Sección 44.3.

El **aparato circulatorio** de un animal es el responsable de transportar O_2, CO_2 y otros materiales por todo el cuerpo. Sin embargo, no todos los animales tienen aparato circulatorio. Algunos animales son tan pequeños o tienen el cuerpo aplanado con una gran área superficial que los materiales pueden

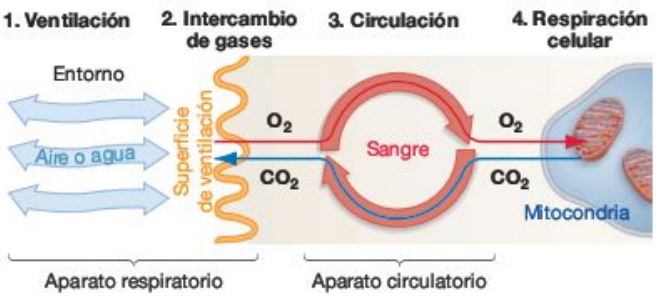


FIGURA 44.1 La ventilación, la circulación y la respiración están involucradas en el intercambio de gases. En la mayoría de animales, el oxígeno y el dióxido de carbono se intercambian a través de la superficie de un pulmón, branquias, piel u otro órgano intercambiador de gases. Estos gases se transportan hacia y desde las células, donde de nuevo tiene lugar el intercambio de gases, en la sangre.

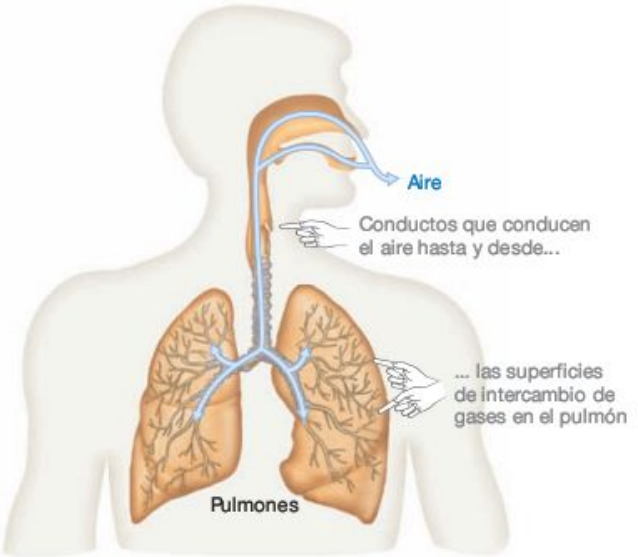


FIGURA 44.2 El aparato respiratorio humano. Un aparato respiratorio está formado por estructuras que conducen el aire o agua a la superficie donde se lleva a cabo el intercambio de gases.

intercambiarse directamente entre el interior y el entorno. Aun así, en la mayoría de los casos un tejido líquido especializado es propagado por todo el cuerpo por un corazón muscular, a través de los vasos.

Los aparatos circulatorios se clasifican en abiertos o cerrados. En un **aparato circulatorio cerrado,** el aparato de vasos es continuo (**Figura 44.3a**). Sin embargo, en un **aparato circulatorio abierto** al menos algunos de los vasos se abren a porciones de cavidades del organismo (**Figura 44.3b**). El tejido transportador en aparatos continuos se llama **sangre** y el tejido transportador de los aparatos cerrados se llama **hemolinfa.** Es necesario diferenciarlos ya que los animales con aparatos cerrados normalmente tienen dos subaparatos: un aparato de vasos sanguíneos que lleva la sangre y un aparato de vasos linfáticos que llevan linfa. La **linfa** está formada por fluidos que fluyen en los vasos linfáticos desde los espacios extracelulares. También contiene células que luchan contra las enfermedades. Los dos subaparatos circulatorios están conectados ya que los vasos linfáticos vacían su contenido en los vasos sanguíneos. La sangre y la linfa no están separadas en el aparato circulatorio abierto, por lo que el nombre de hemolinfa es adecuado ya que en griego la raíz *hemo* significa «sangre».

Teniendo en cuenta este repaso general sobre el intercambio de gases y los aparatos circulatorios, pasemos a los detalles de cómo funcionan. Empezaremos con la cuestión de cómo el oxígeno y el dióxido de carbono se mueve entre el cuerpo del animal y el entorno.

44.2 El agua y el aire como medios de respiración

El intercambio de gases entre el entorno y las células se basa en la difusión. Bajo condiciones normales, las concentraciones de oxígeno son relativamente altas en el entorno y bajas en los te-

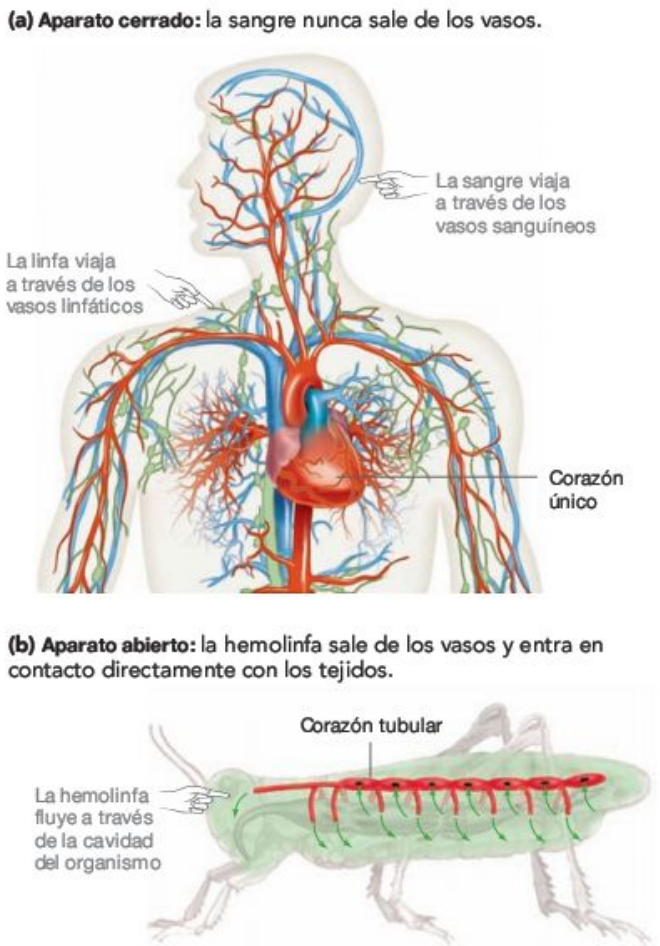


FIGURA 44.3 Aparatos circulatorios abierto y cerrado. Las flechas en estas figuras indican la dirección del flujo sanguíneo.

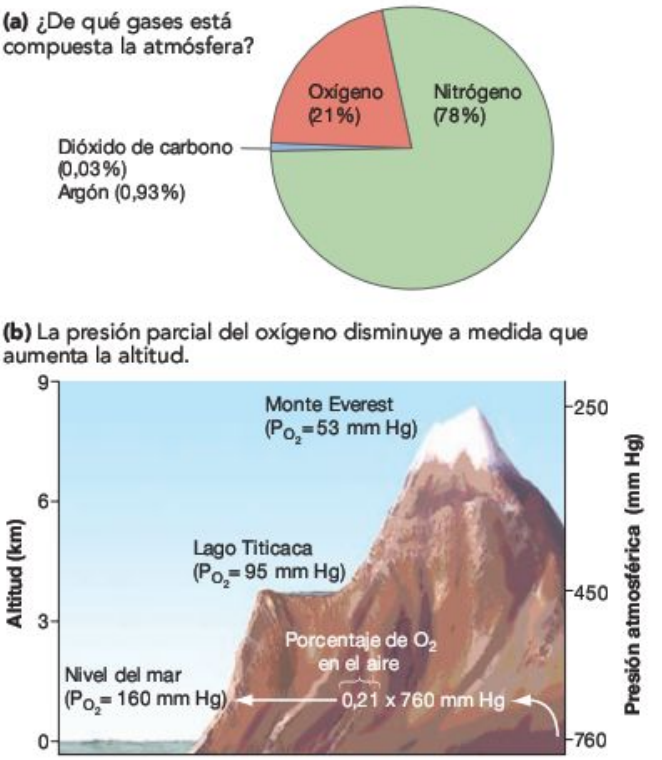


FIGURA 44.4 El oxígeno representa el 21 por ciento de la atmósfera, pero su presión parcial varía en grandes proporciones. **(a)** La atmósfera de la Tierra está dominada por nitrógeno y oxígeno. El oxígeno representa el 21 por ciento de la atmósfera en todos los niveles de altitud. **(b)** La presión atmosférica, y por tanto la presión parcial del oxígeno (P_{O_2}), desciende a medida que aumenta la altitud.

EJERCICIO Indica cómo se ha calculado la presión parcial del oxígeno en la cima del monte Everest.

jidos, mientras que los niveles de dióxido de carbono son relativamente altos en los tejidos y bajos en el entorno. Por tanto, el oxígeno tiende a entrar en los tejidos desde el entorno, y el dióxido de carbono tiende a salir al entorno desde los tejidos.

Para comprender mejor cómo el intercambio de gases se realiza a través de la difusión, es importante considerar algunas cuestiones sobre cómo se lleva a cabo la difusión en entornos tanto acuáticos como terrestres. ¿Cuánto oxígeno y dióxido de carbono están presentes en la atmósfera y el océano? ¿Qué factores influyen en la rapidez en que se mueven estos gases por difusión?

Comportamiento del oxígeno y del dióxido de carbono en el aire

Tal y como muestra la **Figura 44.4a,** la atmósfera está compuesta principalmente de nitrógeno (N_2) y oxígeno, con proporciones de argón y CO_2. El nitrógeno y el argón no son importantes para los animales que viven a nivel del mar y normalmente se ignoran en los estudios de intercambio de gases.

En cierto modo, la información de la Figura 44.4a no es del todo completa. Para entender por qué, considera que el porcentaje de O_2 en la atmósfera no varía con la altitud. La atmósfera del pico del monte Everest está compuesta por un 21 por ciento de O_2, al igual que a nivel del mar. La diferencia principal es que a gran altitud la presencia de moléculas de oxígeno es mucho menor que a nivel del mar. El aire en el monte Everest es mucho menos denso que a nivel del mar, por lo que hay menos oxígeno presente.

Para comprender cómo los gases se transfieren por difusión, es importante expresar su presencia en términos de presiones parciales en vez de en porcentajes. La presión es un tipo de fuerza. Una **presión parcial** es la presión de una partícula de gas en una mezcla de gases. Para calcular la presión parcial de un gas concreto, se multiplica la composición fraccional de ese gas por el total de presión ejercida por la mezcla en su totalidad.* Por ejemplo, la **Figura 44.4b** muestra que la presión atmosférica total a nivel del mar es de 760 mm Hg (milímetros de mercurio). Si se multiplica este valor por 0,21, que es la fracción de O_2 que hay en el aire, se obtiene una presión parcial del oxígeno, P_{O_2}, a nivel del mar a 160 mm Hg. La presión atmosférica es solamente de 250 mm Hg en el pico del monte Everest, por lo que la P_{O_2} en este lugar es de 0,21 × 250 = 53 mm Hg.

*Este cálculo es válido porque la presión total en una mezcla de gases es la suma de las presiones parciales de todos los gases individuales. Esta relación se llama ley de Dalton.

El oxígeno y el dióxido de carbono se intercambian por difusión entre el entorno y las células según sus gradientes de presión parcial. Tanto en el aire como en el agua, el O_2 y el CO_2 se desplazan de regiones con una presión parcial alta a regiones con una presión parcial baja. Es difícil respirar en la cima del monte Everest ya que el gradiente de difusión entre la atmósfera y los tejidos de los pulmones no es muy alto en este lugar.

Comportamiento del oxígeno y del dióxido de carbono en el agua

Para obtener oxígeno, los animales acuáticos se enfrentan a un reto mucho más difícil que los terrestres. Los animales acuáticos viven en un entorno que contiene mucho menos oxígeno que los entornos habitados por animales terrestres. Con 15 °C de temperatura, un litro de aire puede contener hasta 209 ml de O_2, mientras que un litro de agua puede contener hasta un máximo de solo 7 ml de O_2. Para extraer una cantidad determinada de oxígeno, un animal acuático tiene que procesar 30 veces más agua que la cantidad de aire que un animal terrestre tiene que respirar. Además, el agua es aproximadamente mil veces más densa que el aire y fluye con mucha más dificultad. Como resultado, los animales acuáticos gastan mucha más energía en ventilar su superficie respiratoria que los terrestres.

La presión parcial del oxígeno varía en diferentes tipos de hábitats acuáticos, así como con la altitud en la tierra. El oxígeno y el dióxido de carbono se intercambian por difusión al agua desde la atmósfera, pero la cantidad de gas que se disuelve depende de diferentes factores:

- *La solubilidad del gas en el agua.* El oxígeno tiene una solubilidad muy baja en el agua. Solo 0,003 ml de oxígeno se disuelven en 100 ml de agua por cada 1 mm Hg de aumento en la presión parcial del oxígeno. A causa de esta baja solubilidad, la sangre contiene moléculas que se unen al oxígeno y lo transportan a los tejidos. Sin esta molécula transportadora, el nivel de flujo sanguíneo a los tejidos tendría que aumentar de forma abundante para satisfacer la demanda de oxígeno.
- *La temperatura del agua.* A medida que la temperatura del agua aumenta, la cantidad de gas que se disuelve en ella disminuye. Aunque hay muchas cosas similares, en los hábitats de aguas cálidas hay mucho menos oxígeno disponible que en los hábitats de aguas frías. Para un pez, respirar en aguas cálidas es comparable a un animal que respira a gran altitud.
- *La presencia de otros solutos.* El agua del mar tiene mayor concentración de solutos que el agua dulce, por lo que admite menos cantidad de gas disuelto. A 10 °C, hasta 8,02 ml de O_2 puede estar presente en un litro de agua fresca, mientras que el agua del mar solo llega a 6,35 ml de O_2 por litro. Como resultado, los hábitats de agua fresca tienden a contener más oxígeno disponible que los entornos marinos.
- *La presión parcial del gas en contacto con el agua.* El aumento de la presión parcial externa incrementa el nivel al cual el gas se difunde en un líquido. Pero si la presión parcial en estado líquido es mayor que en estado gaseoso, el gas saldrá del líquido. Esto es lo que pasa cuando se abre el tapón de una botella de bebida gaseosa. La caída de la presión parcial en estado gaseoso que sucede cuando se abre la botella permite que el dióxido de carbono se escape del líquido.

La superficie del agua, la producción de oxígeno por fotosíntesis y el agotamiento de oxígeno por los organismos que lo usan en su respiración celular son otros aspectos importantes de la disponibilidad del oxígeno en el agua. La superficie es importante ya que afecta a la capacidad del oxígeno para intercambiarse por difusión en el agua. Por ejemplo, lagunas y riachuelos tienden a estar mucho mejor oxigenados que las masas profundas de aguas, ya que las masas de agua estancada tienen un ratio más alto de superficie/volumen. Los rápidos, cataratas y otros tipos de agua dulce tienden a ser los entornos acuáticos más oxigenados, como consecuencia de su gran superficie expuesta a la atmósfera, como los saltos de agua sobre rocas, y porque las burbujas están incorporadas en el agua. Por el contrario, el contenido de oxígeno tiende a ser extremadamente bajo en ciénagas y otros hábitats de agua estancada. Las pequeñas cantidades de oxígeno que se intercambian por difusión a las aguas estancadas se usan rápidamente por los descompositores que utilizan el oxígeno como un electrón aceptor en la respiración celular.

Ahora consideremos cómo están diseñados los órganos de ventilación. ¿Cómo afrontan las diferencias entre aire y tierra las branquias de los peces, las tráqueas de los insectos y los pulmones de los mamíferos?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- El O_2 y el CO_2 se desplazan de regiones con alta presión parcial a regiones con baja presión parcial.
- La respiración acuática es mucho más difícil que la respiración terrestre, en parte porque la presión parcial del oxígeno en el agua es mucho más baja que su presión parcial en el aire.

Deberías ser capaz de...

1) Describir los hábitats acuáticos en los que las presiones parciales del oxígeno sean relativamente altas y relativamente bajas.
2) Explicar si una cantidad grande, media o pequeña de aire debería presentarse en forma de burbujas en acuarios con especies de temperaturas cálidas, especies de temperaturas frías, crecimiento intensivo de algas, animales altamente activos o animales sedentarios.

44.3 Órganos del intercambio de gases

Muchos pequeños animales no tienen órganos específicos para el intercambio gaseoso, como branquias o pulmones. En su lugar, obtienen O_2 y eliminan el CO_2 a través de la difusión

directa mediante la superficie del organismo. Para estos organismos, la difusión a través de la superficie del organismo es lo suficientemente rápida para completar sus necesidades de O_2 y eliminar el CO_2. Sin embargo, la mayoría de estos animales solo pueden vivir en entornos húmedos. Su piel necesita ser extremadamente fina para que la difusión se realice correctamente, pero la piel es propensa a la pérdida de agua. La vida en entornos húmedos permite a estos animales intercambiar gases a través de su superficie exterior y evitar la deshidratación.

Por el contrario, los animales que son mayores o que viven en hábitats secos necesitan algún tipo de órgano respiratorio especializado. Para comprender por qué la presencia de las branquias y los pulmones está asociada con el tamaño, revisa el Capítulo 41 en el que se explica que el volumen del cuerpo de un animal aumenta más rápido que su superficie. Los órganos respiratorios proporcionan una superficie mucho mayor para el intercambio de gases, que es suficiente para satisfacer las necesidades de un cuerpo más grande lleno de células.

Los biólogos se han asombrado durante mucho tiempo de la eficacia de las branquias y de los pulmones. Para entender el porqué, primero examinemos los factores físicos que controlan los niveles de difusión; después trataremos la estructura y la función de estos órganos respiratorios.

Parámetros de diseño: la ley de difusión

En 1855, Adolf Fick formuló una ecuación sobre la difusión, basada en los resultados de los experimentos que había efectuado sobre el nivel de difusión de los gases. Tal y como muestra la **Figura 44.5,** la **ley de difusión de Fick** constata que el nivel de difusión de un gas depende de cinco parámetros: la solubilidad del gas en una película acuosa en contacto con la superficie de intercambio de gases, la temperatura, la superficie disponible para la difusión, la diferencia en presiones parciales de los gases a través de la superficie de intercambio de gases y el grosor de la barrera de difusión.

La ley de Fick proporciona una forma compacta de identificar características que permitan que los animales maximicen el nivel de difusión de oxígeno y dióxido de carbono a través de superficies de las branquias y pulmones. De forma específica, la ley establece que todos los gases, incluyendo el O_2 y el CO_2, se intercambian por difusión en grandes cantidades cuando se dan tres condiciones:

1. *A* es grande, es decir, el área de la superficie disponible para el intercambio de gases es grande. Basándonos en la ley de Fick, no es de sorprender que la superficie respiratoria de los pulmones humanos pueda cubrir 100 m^2 (o casi un cuarto de una pista de baloncesto), si el epitelio se estirase por completo.
2. *D* es pequeña, es decir que la superficie respiratoria es extremadamente fina. Para apreciar lo fina que es la superficie del intercambio de gases, ten presente que unos investigadores que pidieron a unos ciclistas que subiesen una cuesta durante siete minutos observaron un aumento notable de la cantidad de sangre en la superficie respiratoria de los pulmones de los atletas. Para explicar esta observación, los investigadores propusieron que los ciclistas con un alto ritmo cardiaco (hasta 177 pulsaciones/minuto durante el *sprint* al subir la colina) aumentaron la presión sanguínea hasta el punto en el que los vasos de paredes finas en los pulmones se dañan y escapa sangre en la estructura.
3. $P_2 - P_1$ es grande, es decir, que el gradiente de presión parcial del gas a través de la superficie es grande. Los gradientes de presión parcial alto se mantienen en parte por tener el aparato circulatorio en contacto directo con la superficie de intercambio de gases. Cuando la sangre fluye cerca de la superficie respiratoria, el oxígeno se toma rápidamente del área donde la difusión interna se realiza, y el dióxido de carbono se lleva rápidamente al área donde tiene lugar la difusión externa. Como resultado, $P_1 - P_2$ permanece alto.

¿Qué otros aspectos del diseño de las branquias y pulmones forma parte de lo establecido en la ley de Fick? ¿Qué otros factores afectan a la estructura de estos órganos respiratorios? Para responder estas preguntas, examinemos la anatomía de las branquias y pulmones.

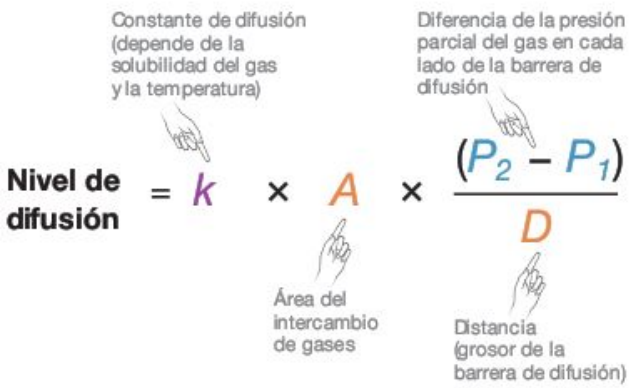


FIGURA 44.5 La ley de difusión de Fick.

PREGUNTA Imagina que vas a diseñar un aparato para la difusión rápida de oxígeno a través de una doble capa de fosfolípido. Según la ley de Fick, ¿qué aspectos del aparato deberían maximizarse para optimizar el nivel de difusión? ¿Cuáles deberían minimizarse?

¿Cómo funcionan las branquias?

Las **branquias** son crecimientos de la superficie del organismo o de la garganta que se usan en el intercambio de gases de los animales acuáticos. Para apreciar la estructura y la función de estos órganos, es importante identificar hasta qué punto el medio acuático supone un reto mucho mayor para realizar la respiración que el medio terrestre. Recuerda que el agua contiene mucho menos oxígeno que el aire y que el agua es mucho más difícil de transferir a través de las superficies respiratorias a causa de su densidad y viscosidad.

Las branquias son una solución eficaz para los problemas que supone la respiración acuática, principalmente porque presentan un área de superficie extremadamente grande para que el oxígeno se intercambie por difusión a través de un epitelio muy fino. En algunas especies de invertebrados, como los moluscos cuya foto puedes ver en la **Figura 44.6a,** las branquias están proyectadas fuera de la superficie del organismo y con-

(a) Las branquias externas están en contacto directo con el agua.

(b) Las branquias internas necesitan que se lleve el agua hasta ellas.

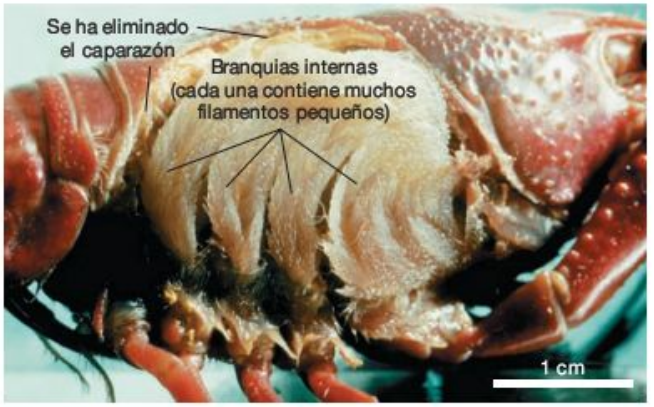


FIGURA 44.6 Las branquias pueden ser externas o internas. (a) Los nudibranquios son caracoles marinos cuyas branquias se encuentran en el exterior de la piel. **(b)** Los cangrejos tienen las branquias en el interior de la piel. Una porción del exoesqueleto del cangrejo se ha eliminado para mostrar las branquias más claramente.

PREGUNTA En lo referente al ejercicio físico, ¿cuáles son las ventajas y desventajas de las branquias externas e internas? ¿Por qué es lógico esperar que las branquias de color naranja en el apartado (a) estén protegidas por toxinas?

tactan directamente con el agua. En otras especies invertebradas, como el cangrejo de la **Figura 44.6b,** las branquias se localizan dentro del exoesqueleto del organismo. Si las branquias son internas, el agua debe llegar hasta ellas a través de cilios, ramas u otras estructuras especializadas.

En contraste con la diversidad de branquias de los invertebrados, las branquias de los peces de espinas son muy similares en cuanto a la estructura. Las branquias de los peces se localizan en ambos lados de la cabeza y en los teleósteos (véase Capítulo 34) están formadas por cuatro arcos, tal y como muestra la **Figura 44.7.** Para llevar el agua a estas estructuras, la mayoría de los peces abren y cierran la boca, y un pliego fijo del tejido, llamado **opérculo,** cubre la estructura. La acción bombeadora de la boca y el opérculo crean un gradiente de presión que mueve el agua hacia las branquias. Pero los atunes y otros peces que nadan especialmente rápido llevan el agua hasta sus branquias nadando con sus bocas abiertas. Este proceso se llama *ventilación ram*.

Independientemente de cómo se ventilan las branquias, el flujo de agua de estas es unidireccional. Para entender por qué, observa que los largos y finos **filamentos branquiales** se extienden en cada arco de la branquia. Cada filamento branquia está compuesto por cientos o miles de **lamelas branquiales.** Estas son estructuras en forma de hoja, que se muestran en detalle al final de la Figura 44.7, a través de las cuales se dispone una base de pequeños vasos sanguíneos llamados capilares. El objetivo principal es que el flujo sanguíneo a través de la base de capilares vaya en dirección opuesta al flujo del agua sobre la superficie de la branquia. Como resultado, se lleva a cabo un **intercambiador a contracorriente.** Recuerda que en el Capítulo 41 se explica que los intercambiadores a contracorriente se basan en dos fluidos adyacentes que fluyen en sentidos opuestos. Este método es importante porque en un aparato cocorriente, en el que dos fluidos adyacentes fluyen a través de tuberías en la misma dirección, la transferencia de oxígeno no sería posible a causa de que el gradiente de presión parcial de la difusión descendería a cero a lo largo de todos los capilares (**Figura 44.8**).

El flujo contracorriente hace que las branquias sean eficaces para extraer el oxígeno del agua, ya que garantiza que la diferencia de la presión parcial del oxígeno y del dióxido de

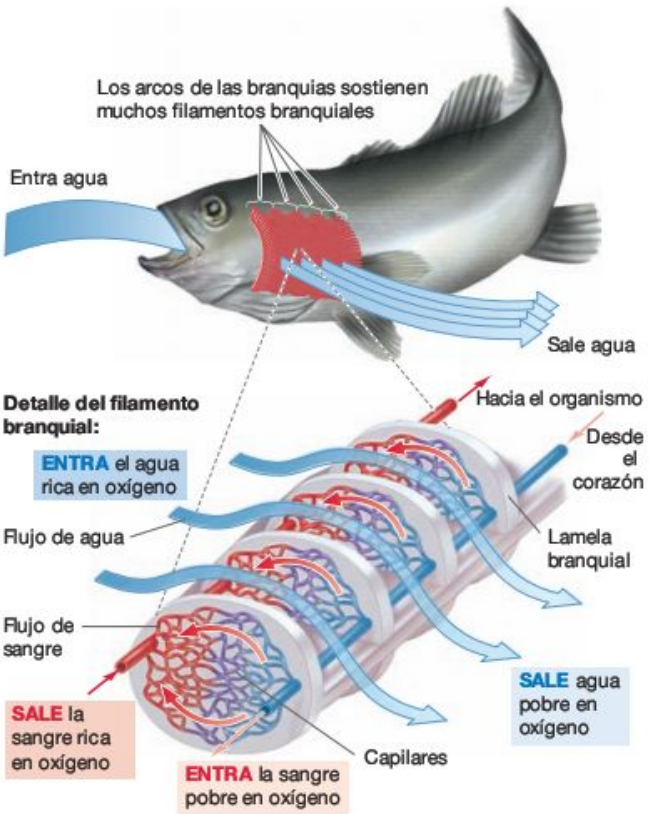


FIGURA 44.7 Las branquias de los peces son un aparato de intercambio a contracorriente. En las branquias de los peces, los flujos de agua y sangre discurren en sentidos contrarios. (Ten en cuenta que el opérculo se ha eliminado en la parte superior del dibujo para mostrar las branquias más claramente).

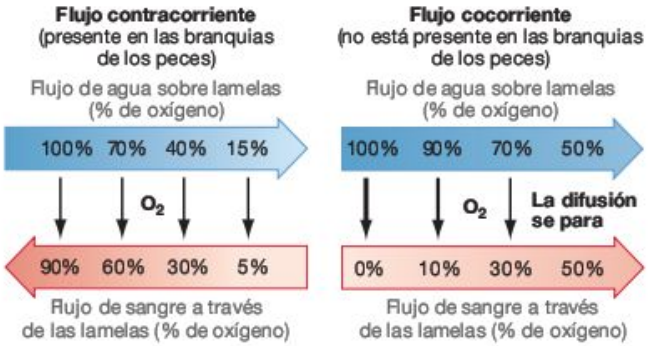


FIGURA 44.8 El intercambio contracorriente es mucho más eficaz que el intercambio cocorriente. En el aparato contracorriente de las branquias de los peces, el oxígeno se transfiere a lo largo de todos los capilares. Si el flujo cocorriente se lleva a cabo, la transferencia de oxígeno no sería posible porque el gradiente de presión parcial de la difusión descendería a cero a lo largo de todos los capilares.

carbono en el agua contra la sangre sea mucho mayor sobre la superficie de intercambio de gases en su conjunto. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de calcular cuánto oxígeno de más se extrae del agua a través de un intercambio contracorriente frente a un intercambio cocorriente, utilizando la información de la Figura 44.8. Es decir, el efecto de un intercambio contracorriente es maximizar el término $P_2 - P_1$ de la ley de difusión de Fick sobre la superficie completa de la branquia. Teniendo en cuenta esta observación, los biólogos citan el intercambio contracorriente como otro ejemplo de cómo las branquias son óptimas para el intercambio de gases.

¿Cómo funcionan las tráqueas?

El aire y el agua son medios de ventilación completamente diferentes, ya que tienen distintas densidades, viscosidades y capacidades para retener el oxígeno y el dióxido de carbono. Además, las consecuencias de exponer la superficie de intercambio de gases al aire en vez de al agua son diferentes. En hábitats acuáticos, la ventilación tiende a descompensar el equilibrio de electrolitos y agua, y la homeostasis debe mantenerse por un aparato osmorregulatorio activo. Como se explica en el Capítulo 42, la ósmosis provoca que los animales marinos pierdan agua a través de la superficie de intercambio de gases y que los animales de agua dulce la obtengan. La difusión tiende a provocar que los animales marinos adquieran sodio, cloro y otros iones, y que los animales de agua dulce los pierdan. Por el contrario, la respiración conlleva una pérdida de agua por evaporación en los entornos terrestres.

¿Cómo minimizan los animales terrestres la pérdida de agua al mismo tiempo que maximizan la eficacia del intercambio de gases? Para responder a esta pregunta, piensa en el aparato traqueal de los insectos. Recuerda que en el Capítulo 42 se explica que las **tráqueas** son un aparato extensivo de los tubos situados en el organismo. Estos se conectan con el exterior a través de unas aberturas llamadas **espiráculas,** que pueden cerrarse para minimizar la pérdida de agua por evaporación.

Una idea clave sobre el aparato traqueal de los insectos es que está formado por una serie de tubos que se extienden por todo el organismo. Los tubos de las tráqueas son diminutos, están llenos de fluido y son muy ramificados. En este sentido, el aparato traqueal transporta el aire cerca de las células para que se lleve a cabo el intercambio celular a través de la membrana plasmática. Por tanto, los insectos no utilizan su aparato circulatorio para transportar gases desde y hasta los tejidos, aunque el aparato circulatorio de los insectos transporta nutrientes y desechos.

Recientemente las investigaciones sobre el aparato traqueal se han centrado en cómo se desplaza el aire desde y hacia los tubos a través de las espiráculas. ¿La difusión simple es lo suficientemente eficaz para ventilar el aparato, o está involucrado algún tipo de mecanismo de respiración?

La respuesta corta a esta pregunta es que los movimientos respiratorios pueden desempeñar una función al menos en al-

Experimento

Pregunta: ¿La actividad física afecta al movimiento del aire a través del aparato traqueal?

Hipótesis: El aire se mueve a través del aparato traqueal más rápido durante la actividad física.

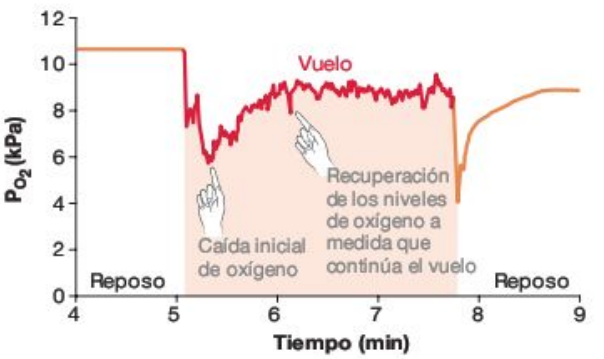
Hipótesis nula: La actividad física no afecta al nivel de movimiento del aire.

Diseño del experimento:

Predicción: El vuelo aumentará la ventilación del aparato traqueal, provocando un aumento de la P_{O_2} en el ala.

Predicción de la hipótesis nula: El vuelo no aumentará la ventilación del aparato traqueal; la P_{O_2} en el músculo del ala irá disminuyendo proporcionalmente durante el vuelo.

Resultados:



Conclusión: Las contracciones musculares pueden ayudar a ventilar el aparato traqueal al menos en algunos insectos.

FIGURA 44.9 Prueba de que el aparato traqueal se ventila durante el movimiento. En el eje Y del gráfico, kPa es una unidad de presión (o fuerza por unidad de área), llamada kilopascal.

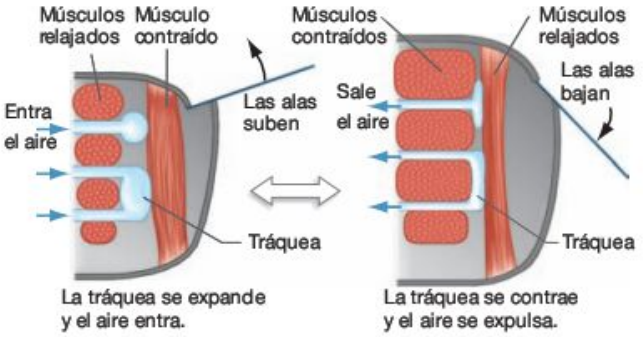


FIGURA 44.10 La actividad muscular puede ventilar la tráquea. Para explicar el resultado en la Figura 44.9, los biólogos proponen que la tráquea cambia de forma cuando se baten las alas.

gunos insectos. Para comprender por qué esto es correcto, ten en cuenta los últimos trabajos de investigación sobre las águilas de las batatas. Un investigador se propuso estudiar cómo el O_2 se transporta a los músculos durante el vuelo. Para documentar la presión parcial del oxígeno en los músculos de las alas, insertó un electrodo en forma de aguja en las alas de una mariposa esfinge. El electrodo se conecta a un instrumento que mide la presión parcial del oxígeno mientras la esfinge estaba atada (**Figura 44.9**).

Cuando la esfinge se recuperó del procedimiento y empezó a batir sus alas con normalidad, el biólogo empezó a registrar la P_{O_2} en reposo del insecto. Entonces el investigador estimuló a la polilla para que volase exponiéndola al viento. El apartado de «Resultados» de la Figura 44.9 muestra cómo los niveles de P_{O_2} cambian con este experimento. (El procedimiento se repitió con varias polillas, y se observó el mismo patrón). El vuelo es una actividad que requiere una gran cantidad de energía, por lo que no es sorprendente que los niveles de P_{O_2} en los músculos de las alas disminuyan precipitadamente en un principio. Sin embargo, a medida que el vuelo continúa los niveles de P_{O_2} se recuperan hasta que son casi tan altos como en reposo.

Estos resultados pueden explicarse por el mecanismo de respiración propuesto en la **Figura 44.10.** La observación principal es que la tráquea de los insectos voladores es como un sándwich entre los músculos. Cuando estos músculos se contraen y se relajan, la tráquea se constriñe y se expande en respuesta. Como resultado, cuando se baten las alas se fuerza al aire a entrar y salir de la tráquea y se realiza una ventilación eficaz de la superficie respiratoria.

¿Cómo funcionan los pulmones?

En la mayoría de los mamíferos, el aire entra en el organismo a través de la nariz y la boca. Un tubo conocido como la **tráquea** (que no hay que confundir con la tráquea de los insectos) lleva el aire inhalado a unos tubos más finos llamados **bronquios.** Los bronquios se ramifican en tubos aún más finos llamados **bronquiolos.** Los órganos de ventilación, los pulmones, incluyen los bronquiolos y parte de los bronquios (**Figura 44.11a**). Los **pulmones** son pliegos internos de la garganta que se utilizan para el intercambio de gases. Están presentes en los anfibios, reptiles (incluyendo las aves), mamíferos y algunos peces e invertebrados. Sin embargo, la cantidad de área de superficie disponible para el intercambio de gases varía bastante entre especies con pulmones. En las ranas y otros anfibios, el pulmón es simplemente un saco con vasos sanguíneos. Por el contrario, los pulmones de los mamíferos están divididos cuidadosamente en diminutos sacos llamados **alveolos** (**Figura 44.11b**). Cada pulmón humano contiene aproximadamente 150 millones de estos sacos. Debido a la presencia de los alveolos, los pulmones de los mamíferos tienen alrededor de 40 veces más área de superficie de intercambio de gases que el equivalente al volumen del tejido del pulmón de una rana.

Como muestra la **Figura 44.11c,** un alveolo proporciona una interfaz entre el aire y la sangre que está formada por una fina película acuosa , una capa de células epiteliales, un poco de material de matriz extracelular (ECM), y la pared de un capilar. En

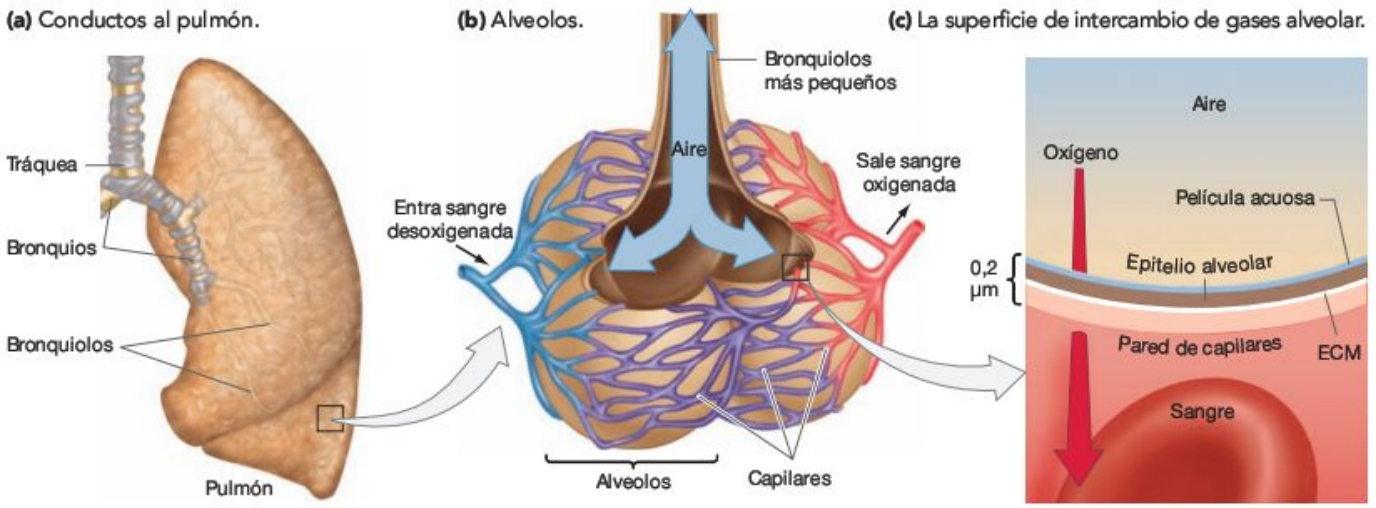


FIGURA 44.11 Los pulmones ofrecen un área de superficie amplia y fina para el intercambio de gases entre el aire y la sangre. **(a)** El tracto respiratorio humano se ramifica repetidamente desde el mayor conducto, la tráquea, al más pequeño, el bronquiolo. El intercambio de gases no se lleva a cabo en estos conductos. El aparato de conductos termina en unos sacos diminutos llamados alveolos. **(b)** Los alveolos están cubiertos de redes de capilares y **(c)** son el lugar donde por fin se realiza el intercambio de gases.

el pulmón humano, esta barrera para la difusión solo tiene 0,2 µm de grosor (frente a 1/200 del grosor de esta página).

Además del área total de la superficie, la otra característica esencial de los pulmones que varía entre especies es el modo de la ventilación. En los pulmones de los caracoles y las arañas, el movimiento del aire se realiza solo por difusión. Los vertebrados, por el contrario, ventilan activamente sus pulmones impulsando el aire a través de contracciones musculares. Un mecanismo para el impulso del aire es la **ventilación de presión positiva,** utilizada por las ranas y animales similares. La rana desciende la pared de su garganta para tomar el aire de la atmósfera, a través de los conductos nasales y hasta la cavidad oral.

El animal a menudo cierra entonces el conducto nasal y contrae los músculos de la garganta. Estas acciones aumentan la presión del aire en las cavidades orales y lo fuerzan a desplazarse a los pulmones. ¿Cómo funciona esta **ventilación de presión negativa?**

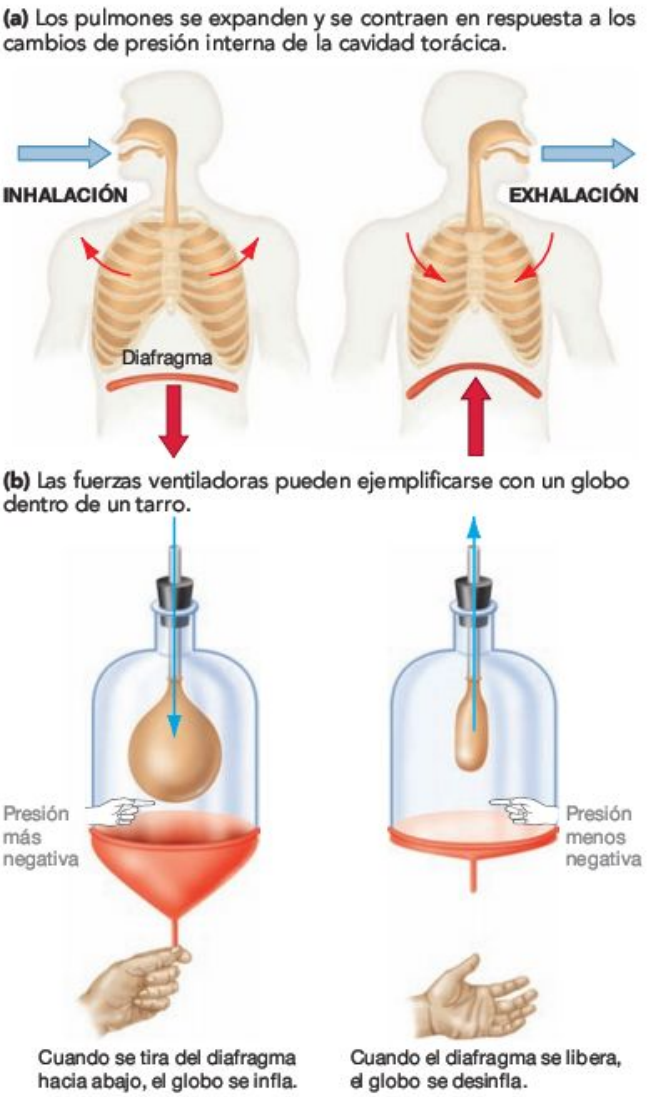


FIGURA 44.12 Los cambios en el volumen de la cavidad torácica conducen a una ventilación de presión negativa. (a) La inhalación: cuando el diafragma y los músculos de las costillas se contraen, el volumen de la cavidad pulmonar aumenta, provocando una presión interna aún más negativa. En respuesta, los pulmones se expanden y el aire penetra. La exhalación: cuando el diafragma y los músculos de las costillas se relajan, el volumen de la cavidad pulmonar disminuye, provocando que la presión interna se haga menos negativa. En respuesta, el volumen de los pulmones disminuye (debido a la elasticidad de los pulmones) y el aire sale. **(b)** Un modelo de ventilación de presión negativa.

PREGUNTA ¿Qué pasa cuando una persona suspira o respira profundamente?

La ventilación del pulmón humano La presión interior de la cavidad torácica humana es alrededor de 5 mm Hg menos que la presión atmosférica. Aunque el pulmón es **elástico** (vuelve a su estado original compacto si no se estira o comprime) la presión negativa que lo envuelve no es lo suficientemente intensa para mantenerlo expandido. Si un daño llega a convertirse en un agujero en la pared del tórax y la presión diferencial entre la cavidad torácica y la atmósfera desaparece, el pulmón en el lado de la herida dejará de funcionar como un globo desinflado.

Los seres humanos ventilan sus pulmones cambiando la presión de su cavidad torácica entre –5 mm Hg y –8 mm Hg relativamente con la atmósfera. Como muestra la **Figura 44.12a,** la inhalación se basa en disminuir la presión de la cavidad torácica. El cambio se produce por una fuerza hacia abajo de una fina capa muscular llamada **diafragma** y una fuerza hacia afuera ejercida por las costillas. Estos movimientos aumentan el volumen de la cavidad torácica y por tanto disminuyen su presión interna. A medida que la presión que envuelve a los pulmones desciende, el aire entra en los conductores por el gradiente de presión. La exhalación, por el contrario, es un proceso pasivo dirigido por el tejido elástico de los pulmones y la pared torácica a medida que el diafragma y los músculos de las costillas se relajan. (Esto es cierto en estado de reposo, ya que la exhalación es activa y requiere energía cuando se está realizando ejercicio). Los cambios en la presión que se llevan a cabo durante la ventilación de presión negativa es similar al cambio de volumen en un tarro, como se muestra en la **Figura 44.12b.**

Alrededor de 450 ml de aire entra y sale de los pulmones en una respiración normal. Sin embargo, solo alrededor de dos tercios de su volumen se usa realmente en el intercambio de gases, ya que 150 ml de aire ocupan un **espacio muerto** (porciones del aire de los pasajes que no tienen una superficie respiratoria). La tráquea y las branquias que se muestran en la Figura 44.11a, por ejemplo, presentan un espacio muerto. La respiración es mucho más eficaz durante el ejercicio, cuando la cavidad torácica experimenta mayores cambios de volumen. Cuando una persona respira con dificultad, más de 2.500 ml de aire se mueve con cada ciclo de inhalación-exhalación, pero 150 ml de los espacios muertos permanecen igual.

Los cambios de presión y volumen que se realizan durante un ciclo respiratorio son bastante directos. ¿Pero para qué sirve la elasticidad del pulmón humano? Es decir, ¿qué fuerza es la responsable de que el tejido del pulmón vuelva a su forma anterior? Una primera hipótesis se inspiró en la fina película que existe en la superficie de los alveolos. La idea consistía en que los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua en la película podrían crear un alto nivel de tensión en la

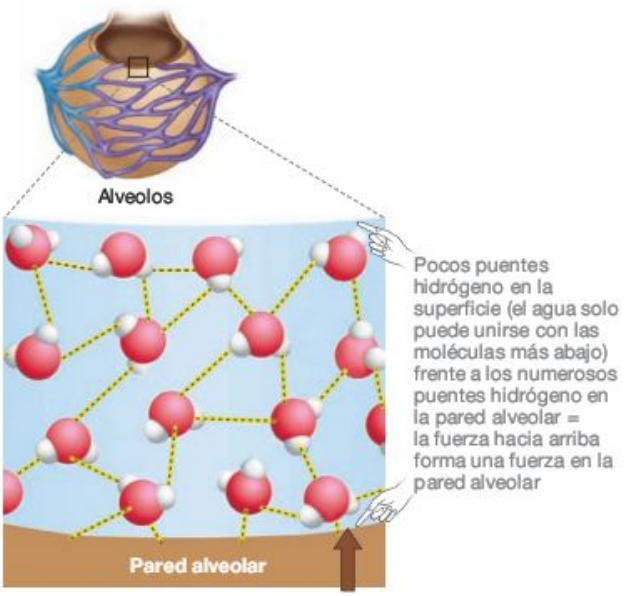


FIGURA 44.13 La tensión de la superficie crea una fuerza sobre la superficie del pulmón.

superficie y por tanto crear una tensión en la pared alveolar (**Figura 44.13**). Una vez que un alveolo acaba de expandirse durante la inhalación, la fuerza contráctil creada por la tensión de la superficie volvería a la forma original de la estructura, proporcionando elasticidad a todo el pulmón.

Para comprobar esta hipótesis, un biólogo observó que podía cuantificar la elasticidad de un pulmón midiendo la presión requerida para forzar un volumen determinado de aire en la estructura. Si la hipótesis de la tensión de la superficie es correcta, entonces haría falta mucha menos presión para forzar el mismo volumen de solución salina en vez de aire, en el mismo pulmón. Esta predicción es lógica, ya que la presencia de la solución eliminaría la interfaz acuosa dentro del alveolo y por tanto eliminaría la tensión de la superficie. El biólogo probó su predicción en los pulmones de un cadáver y mostró que estaba en lo cierto. Mucha menos presión se requería para inflar los pulmones con solución salina que con aire. Cuando otros investigadores repitieron el experimento y obtuvieron resultados similares, los biólogos aceptaron la hipótesis de que la mayoría de la elasticidad de los pulmones se debe a la tensión de la superficie. Los estudios de seguimientos han mostrado que la tensión de la superficie dentro del alveolo es tan fuerte que debe disminuirse de alguna forma para que la respiración se dé de todas formas (véase **Cuadro 44.1**).

La ventilación de los pulmones de las aves El vuelo es una de las actividades realizadas por animales que requieren más energía. Sin embargo, las aves pueden volar decenas de miles de kilómetros durante las migraciones anuales. Aún más sorprendente es el hecho de que los gansos vuelen de forma regular sobre el pico del monte Everest. A esa altitud, la presión parcial del oxígeno es tan baja que la mayoría de los seres humanos se desmayarían si se les dejara allí. ¿Cómo consiguen las aves el oxígeno suficiente de la atmósfera para soportar vuelos de larga duración o a gran altitud?

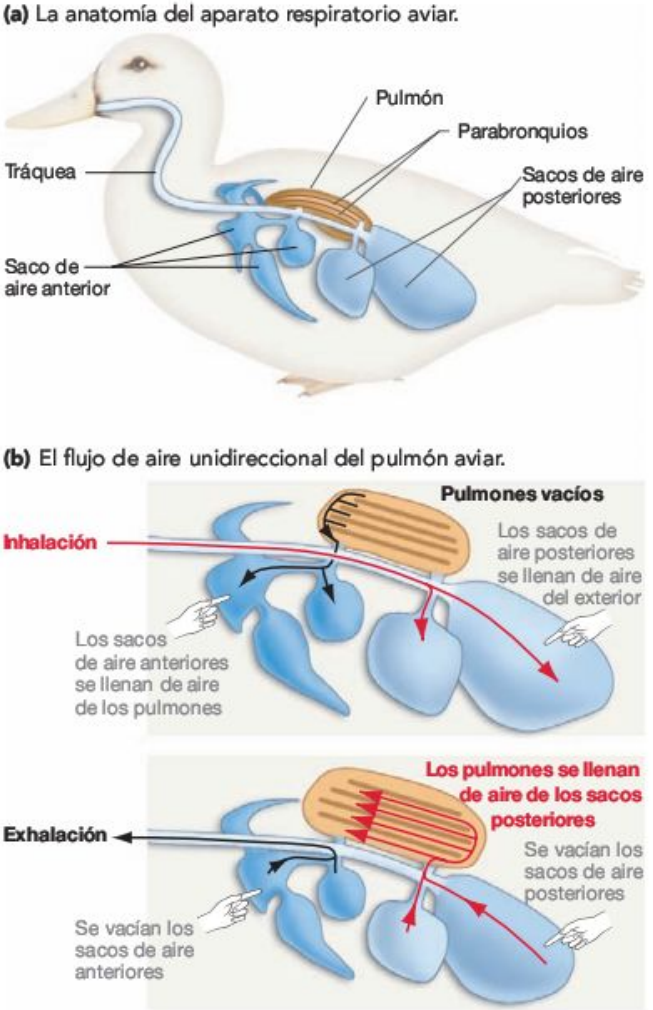


FIGURA 44.14 El aire fluye en un único sentido a través del pulmón del ave.

Los biólogos empezaron a trabajar en esta cuestión analizando la anatomía del aparato respiratorio aviario. Tal y como muestra la **Figura 44.14a,** la tráquea de las aves pasa por los pulmones por completo y penetra en dos sacos de aire posteriores a los pulmones. Estos sacos están conectados con la porción posterior del pulmón mediante una serie de tubos. Dichos tubos se ramifican en diminutas vías respiratorias, llamadas **parabronquios,** dentro del pulmón. Los parabronquios pasan a través del pulmón y terminan en otro sistema de alveolos, que están unidos con la tráquea cerca de la porción anterior del pulmón. El intercambio de gases se lleva a cabo en millones de tubos esponjosos de aire, que se extienden lateralmente a lo largo de los parabronquios.

Para explorar cómo funciona el aparato respiratorio, Knut Schmidt-Nielsen y sus colaboradores utilizaron una variación de la técnica de pulso-seguimiento introducida en el Capítulo 7. En este caso, el pulso es una respiración única de oxígeno puro, seguido de un «seguimiento» que consiste en una respiración de aire normal. Para sorpresa de los investigadores, el aire enriquecido en oxígeno no se detectó en la boca del pájaro hasta la segunda exhalación después del pulso. Los expe-

CUADRO 44.1 Síndrome del estrés respiratorio en niños prematuros

Los alveolos tienen una gran parte de su superficie en contacto con el gas, por lo que la película acuosa que los cubre genera una mucha tensión en la superficie. Si el agua fuese la única molécula presente, la fuerza de la pared alveolar sería tan fuerte que la estructura no se inflaría en la inhalación. Afortunadamente, las células de cada alveolo producen una mezcla de fosfolípidos y proteínas que actúan de **surfactante,** es decir, que interrumpen la película acuosa que recubre la pared y reduce en gran cantidad la tensión de la superficie. La presencia del surfactante disminuye la rigidez del pulmón lo suficiente para reducir la cantidad de trabajo necesario del diafragma y de los músculos de las costillas durante la inhalación.

Los bebés humanos adquieren la capacidad de producir la cantidad adecuada de surfactante entre las semanas 32 y 34 de la gestación, y normalmente el nacimiento se produce a las 36 semanas. Si el bebé nace antes de las 32 semanas, un niño puede tener pulmones rígidos que hace que se cansen con facilidad del esfuerzo de respirar y provoca asfixia. Esta enfermedad se llama **síndrome de estrés respiratorio.** Menos mal que puede tratarse con una mezcla de surfactante sintético administrado directamente en los pulmones, a través de un tubo que se coloca en la tráquea. Esta tecnología es relativamente simple, y ha permitido que los bebés sobrevivan si nacen hasta con tan solo 24 semanas de gestación.

rimentos para el seguimiento mostraron que el aire se mueve a través del aparato respiratorio del ave como se detalla en la **Figura 44.14b.** La conclusión principal fue que la corriente de aire a través del pulmón es unidireccional.

Para explicar en qué consiste la respiración de las aves, los biólogos la comparan con el funcionamiento de la gaita escocesa. El aire se introduce de forma intermitente en una gran reserva, como es la bolsa de la gaita o el saco de aire posterior de las aves. Entonces, se expulsa el aire de forma continua a través de los conductos de aire, como las pipas del instrumento o los parabronquios del pulmón del ave. En las aves, el aire expulsada de los parabronquios se recoge en el saco de aire anterior y por último se exhala hacia la tráquea a través de una apertura que evita la mezcla del aire inhalado y exhalado. El flujo de aire unidireccional es posible porque el tórax y los sacos de aire no presionan al mismo tiempo, sino de forma alternativa.

Tres características hacen que el aparato respiratorio aviar sea eficaz:

1. El espacio muerto en las aves solo comprende la pequeña parte de la tráquea entre la boca y la apertura del saco de aire anterior. Como resultado, el aire inhalado se usa mucho más eficazmente en las aves que en los mamíferos.
2. Las aves intercambian gases durante la inhalación y la exhalación. Por el contrario, no se produce intercambio de gases durante la exhalación de la mitad del ciclo respiratorio de los animales. La ventilación de las aves se parece a la continua ventilación de las branquias de los peces en este sentido.
3. La sangre circula a través del pulmón del ave en capilares que atraviesan los parabronquios perpendicularmente. Este patrón de corriente perpendicular no es tan eficaz como la circulación contracorriente de las branquias de los peces, pero es mucho más eficaz que el método de capilares en forma de red alrededor de los alveolos.

Control homeostático de la ventilación

Un animal se encuentra en peligro si falla la homeostasis relacionada con la oxigenación de la sangre o la eliminación del dióxido de carbono. Para garantizar una producción adecuada de ATP, las presiones parciales del oxígeno y el dióxido de carbono deben mantenerse dentro de un margen muy estrecho, tanto en estado de reposo como durante el ejercicio intensivo. ¿Cómo se controla la ventilación para conseguir esta homeostasis tan importante?

Cuando los mamíferos están en estado de reposo, el nivel de respiración se establece por el centro respiratorio medular, un área en la base del cerebro justo encima de la columna vertebral. Este centro estimula a las costillas y el diafragma a que se contraigan de 12 a 14 veces por minuto en seres humanos. Pero durante el ejercicio, esto cambia y el tejido muscular activo toma más oxígeno de la sangre. Como resultado, la presión parcial del oxígeno (P_{O_2}) de la sangre cae. Esos mismos músculos liberan cantidades de dióxido de carbono a la sangre, tendiendo a aumentar su presión parcial (P_{CO_2}) en la sangre. Cuando esta señal llega al cerebro, el dióxido de carbono rápidamente difunde la sangre al fluido cerebroespinal en el que está sumergido el cerebro. Tanto en la sangre como en el fluido cerebroespinal, el CO_2 reacciona con el agua en forma de ácido carbónico (H_2CO_3), que entonces se disocia para liberar un ion hidrógeno (H^+) y un ion bicarbonato (HCO_3^-):

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

El resultado es una leve caída del pH de la sangre y del fluido cerebroespinal. El cambio se siente por nervios especializados situados cerca de las grandes arterias que viajan del corazón al cuello y a la base del propio cerebro. Las señales de estos nervios o de los de detectores de pH en el centro respiratorio medular provocan que el nivel de respiración aumente. El aumento resultante en el nivel de ventilación incrementa el nivel de transporte de oxígeno a los tejidos y el nivel al que se elimina del cuerpo el dióxido de carbono, recuperando los niveles en estado de reposo de las P_{O_2} y P_{CO_2}.

Este aparato de control es tan eficaz que se pueden mantener estables los niveles de oxígeno y de dióxido de carbono en la sangre incluso cuando se está realizando un ejercicio intensivo. Además, permite que el cuerpo regule el pH de la sangre cuidadosamente. Para explicar por qué, es importante saber que el dióxido de carbono se transporta en la sangre en forma de iones

bicarbonatos. Cuando la sangre con alta proporción de dióxido de carbono llega a los pulmones, los iones bicarbonatos tienen que reaccionar con los iones hidrógeno para regenerar el dióxido de carbono, que se intercambia por difusión a través de las paredes de los alveolos y se exhala. Cuando el nivel de respiración aumenta, entonces se elimina el exceso de iones hidrógeno que se producen durante el metabolismo rápido, junto con el exceso de CO_2 que se genera, y el pH de la sangre se estabiliza.

Ahora examinemos con más detalle la sangre. ¿Qué es esta sustancia y cómo transporta oxígeno y dióxido de carbono entre la superficie de intercambio de gases y los tejidos animales?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

La mayoría de los animales de gran tamaño intercambian gases a través de las branquias, la tráquea o los pulmones.

Deberías ser capaz de...

1) Identificar al menos tres características que sean comunes a estos tipos de órganos, así como un conducto que sea único para cada uno.
2) Explicar la diferencia entre el flujo de aire en los pulmones de los mamíferos y los pulmones de las aves.
3) Hacer un diagrama resumiendo el sensor, integrador y efector implicados en el control homeostático de la ventilación.

44.4 ¿Cómo se transporta el oxígeno y el dióxido de carbono en la sangre?

La sangre es un tejido, un grupo de células que funcionan como una unidad integrada. De forma más específica, la **sangre** es un tejido conector que está formado por una matriz extracelular acuosa. De media, los seres humanos tienen el 50-60 por ciento del volumen de la sangre compuesto por esta matriz extracelular llamada **plasma.** El resto del volumen consiste en una variedad de células y fragmentos celulares que reciben el nombre colectivo de elementos formes.

Teniendo en cuenta la gran variedad de funciones de la sangre, no es de sorprender que este tejido sea complejo. Además de transportar el oxígeno y el dióxido de carbono entre las células y los pulmones, la sangre transporta nutrientes de tracto digestivo a otros tejidos del cuerpo, transporta los productos de desecho a los riñones y al hígado para que sean procesados, hace llegar hormonas de las glándulas para tejidos específicos, y distribuye el calor de los órganos más internos a los más externos.

Los elementos formes de la sangre son las plaquetas, varios tipos de glóbulos blancos, y glóbulos rojos. Las **plaquetas** son fragmentos de células que minimizan la pérdida de sangre en los vasos sanguíneos dañados, al liberar material que ayuda a la formación de un bloqueo llamado coágulo. Los **glóbulos blancos** son parte del aparato inmunitario. Tal y como explicará el Capítulo 49 en detalle, los glóbulos blancos son los responsables de luchar contra las infecciones. Aunque las plaquetas y los glóbulos blancos desempeñen una función esencial en el cuerpo, los glóbulos rojos los superan en número considerablemente. En los seres humanos, los glóbulos rojos conforman el 99,9 por ciento de los elementos formes. Los **glóbulos rojos** transportan oxígeno de los pulmones a los tejidos por todo el cuerpo. También desempeñan una función importante en el transporte de dióxido de carbono de los tejidos a los pulmones.

En los seres humanos, los nuevos glóbulos rojos se sintetizan a un ritmo de 2,5 millones por segundo para reemplazar los antiguos glóbulos rojos, que mueren al mismo ritmo. Estos glóbulos rojos viven alrededor de 120 días. Se desarrollan junto con los glóbulos blancos y las plaquetas de las células madre situadas en el tejido dentro del hueso (la médula ósea). Los vertebrados no mamíferos transportan oxígeno en los glóbulos rojos que retienen sus núcleos. Pero en la mayoría de mamíferos, los glóbulos rojos son esencialmente bolsas llenas de aproximadamente 280 millones de copias de la molécula que transporta el oxígeno, la **hemoglobina.** (El **Cuadro 44.2** de la página 993 analiza alguna de las proteínas de las membranas que se encuentran en los glóbulos rojos humanos y su importancia en las transfusiones de sangre).

Estructura y función de la hemoglobina

Aunque el oxígeno no sea muy soluble en agua, a menudo se encuentra en altas concentraciones en la sangre. La sangre tiene una gran capacidad transportadora de oxígeno, ya que el O_2 es propenso a unirse a las moléculas de hemoglobina que se encuentran en la sangre. La evolución de la hemoglobina ha sido clave para la diversificación de los animales. Al aumentar la capacidad transportadora de oxígeno en la san-

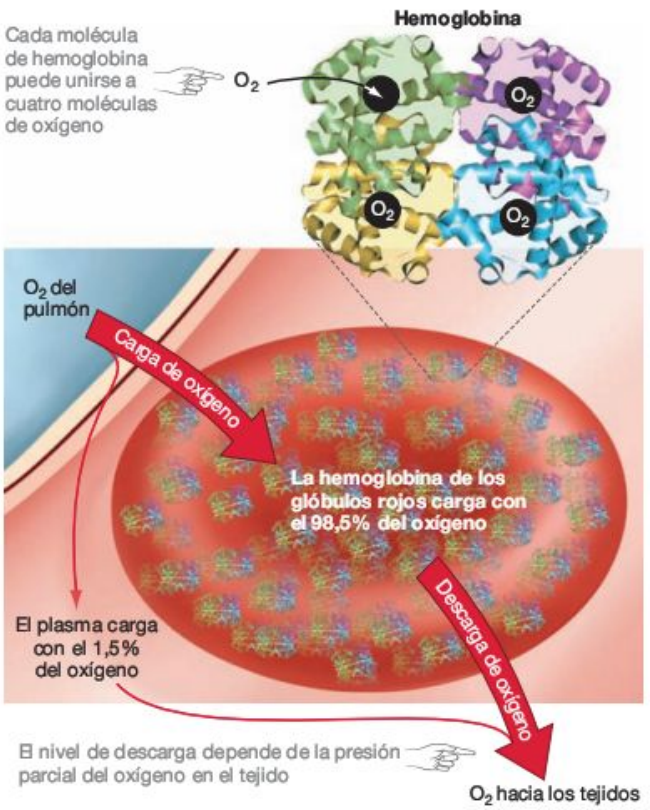


FIGURA 44.15 La hemoglobina transporta el oxígeno a los tejidos.

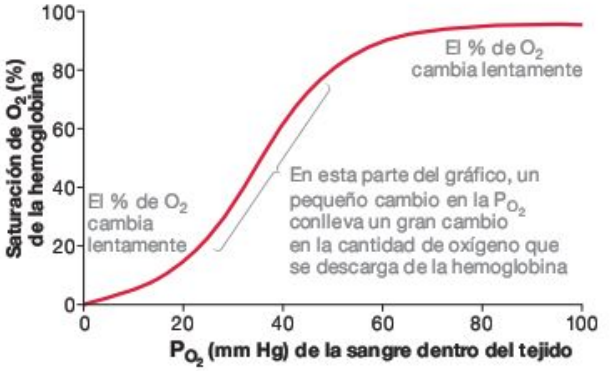


FIGURA 44.16 La curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina. Presión parcial del oxígeno de la sangre y los tejidos en relación con el porcentaje de los puentes de unión de la hemoglobina que mantiene las moléculas de oxígeno. La curva sigmoidea tiene tres regiones diferenciadas.

gre, la hemoglobina hizo posible que el nivel de respiración celular pueda aumentar. Los altos niveles de producción de ATP, en cambio, apoyan altos niveles de crecimiento, movimiento, digestión y otras actividades.

La hemoglobina es un tetrámero, es decir, está compuesta por cuatro cadenas de polipéptidos (**Figura 44.15**). Todas ellas se unen a un grupo no proteico llamado **hemo.** Cada molécula hemo, por el contrario, contiene un ion de hierro (Fe^{2+}) que puede unirse a la molécula de oxígeno. Como resultado, cada molécula de hemoglobina se une a cuatro moléculas de oxígeno. En la sangre el 98,5 por ciento se une a la hemoglobina, mientras que solo el 1,5 por ciento se disuelve en el plasma.

¿Qué sucede cuando los glóbulos rojos que transportan hemoglobina con altos niveles de oxígeno contactan con células que contienen poco oxígeno?

Unión cooperativa La sangre que sale de los pulmones humanos tiene una P_{O_2} de alrededor de 100 mm Hg, mientras que el resto de músculos y otros tejidos tienen niveles de P_{O_2} de alrededor de 40 mm Hg. Esta diferencia de presión parcial crea un gradiente de difusión que provoca la descarga de O_2 de la hemoglobina a los tejidos.

Los investigadores que estudian la dinámica de la descarga de O_2 en los tejidos encontraron un patrón que se muestra en la **Figura 44.16.** Este gráfico, que explica la saturación de porcentaje de la hemoglobina en los glóbulos rojos, en relación con los niveles de P_{O_2} en la sangre dentro de los tejidos, recibe el nombre de **curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina.** Cada 25 por ciento del cambio de saturación corresponde a una media de una molécula de oxígeno adicional unida a una molécula de hemoglobina transportada a los tejidos.

La característica más remarcable de la curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina es que es sigmoidea, es decir, en forma de ese. El patrón se sucede porque la unión de cada molécula de oxígeno sucesiva con una subunidad de la molécula de hemoglobina provoca un cambio de estado en la proteína que hace que las unidades restantes sean mucho más propensas a unirse al oxígeno. Este fenómeno se llama **unión cooperativa.** Por el contrario, la pérdida de una unión de oxígeno cambia la forma que se hace más propensa a la pérdida de las moléculas adicionales de oxígeno.

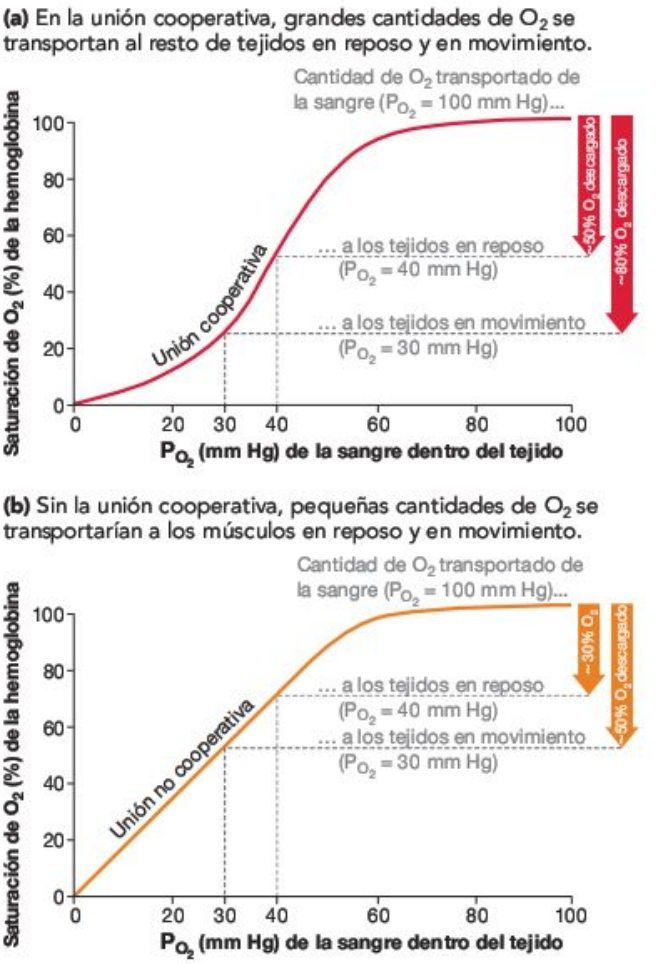


FIGURA 44.17 La unión cooperativa del O_2 por la hemoglobina genera un mayor transporte de O_2 que la unión no cooperativa. **(a)** Efecto de la unión cooperativa frente a **(b)** la unión no cooperativa. A medida que la sangre modifica el nivel de P_{O_2} de 100 mm Hg en los pulmones a 30 mm Hg en el tejido en movimiento, la unión cooperativa provoca una mayor transferencia de oxígeno a los tejidos.

La unión cooperativa es importante porque hace a la hemoglobina extremadamente sensible a los cambios de la P_{O_2} en los tejidos. Piensa en qué le sucede a la saturación de hemoglobina cuando la P_{O_2} de un tejido cambia de su estado de reposo de alrededor de 40 mm Hg a 30 mm Hg, como puede apreciarse durante el ejercicio (**Figura 44.17a**). En respuesta a este pequeño cambio de la P_{O_2} del tejido, hay un enorme cambio en el porcentaje de saturación de la hemoglobina (de alrededor de 52 por ciento a alrededor de 22 por ciento). Esto significa que cuando la sangre entra en contacto con tejidos en reposo, la hemoglobina transfiere alrededor del 50 por ciento de oxígeno que transporta (de alrededor de 100 por ciento de saturación al 50 por ciento más o menos). Pero cuando la sangre entra en contacto con tejidos en movimiento, esta transfiere alrededor del 80 por ciento de su oxígeno (del 100 por ciento de saturación a alrededor del 20 por ciento). Como consecuencia de la unión cooperativa, la pérdida de una molécula de oxígeno a los tejidos colindantes significa que otras moléculas van a hacer lo mismo. Dicho de otro modo,

la forma sigmoidea de la curva de equilibrio de oxígeno significa que un pequeño cambio en el P_{O_2} del tejido produce un gran cambio en cómo el oxígeno sigue unido a la hemoglobina. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar las consecuencias de una curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina con una sección media que es aún más brusca que la mostrada en la Figura 44.17a.

Si la unión cooperativa no se produce, todas las subunidades de hemoglobina cargarían y descargarían oxígeno de forma independiente. Se ganaría o perdería oxígeno en proporción directa a la presión parcial del oxígeno en la sangre, hasta que la molécula esté completamente saturada o insaturada de oxígeno. Entonces tendría lugar la relación mostrada en la **Figura 44.17b.** Como indican las líneas de puntos en esta figura, se transportaría mucho menos oxígeno cuando la P_{O_2} del tejido cambia de su nivel de reposo de alrededor de 40 mm Hg a 30 mm Hg (específicamente, el porcentaje de saturación de O_2 caería de alrededor de 68 por ciento a alrededor de 52 por ciento). La cantidad total de oxígeno transportada solo aumentaría del 30 al 50 por ciento, en vez del cambio del 50 al 80 por ciento observado con la unión cooperativa.

¿Cómo afecta la temperatura y el pH a la hemoglobina? La unión cooperativa es solo una parte del mecanismo completo del transporte de oxígeno. La hemoglobina, como otras proteínas, es sensible a los cambio de pH y temperatura. Durante el ejercicio, la temperatura y la presión parcial del CO_2 de los tejidos de músculos activos aumenta. El CO_2 producido al ejercitar los músculos reacciona con el agua de la sangre en forma de ácido carbónico, que se disocia y libera un ion hidrógeno. Como resultado, el pH de la sangre de los músculos en movimiento cae.

La disminución del pH y el aumento de la temperatura alteran el estado de la hemoglobina. Como muestra el gráfico de la **Figura 44.18,** este cambio de forma hace que la hemoglobina sea más propensa a liberar O_2 a cualquier valor del P_{O_2} del tejido. Este fenómeno es conocido como el **cambio de Bohr.** El nombre hace honor a Christian Bohr, que publicó un trabajo sobre este fenómeno en 1904, y pone de manifiesto el cambio de la curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina con la disminución del pH. El cambio de Bohr es importante porque hace que la hemoglobina sea más propensa a liberar oxígeno durante el ejercicio u otras condiciones en las que la P_{CO_2} sea alta, el pH sea bajo o los tejidos estén faltos de oxígeno por alguna razón. Si entiendes el cambio de Bohr y la unión cooperativa, deberías ser capaz de añadir comentarios a la Figura 44.15 en los que indiques (1) qué le pasa a las otras tres moléculas de oxígeno que están unidas a grupos hemo una vez que una molécula de O_2 se va, y (2) qué se necesita para que moléculas de O_2 se unan en tejidos que son ácidos.

Para apreciar el efecto de la unión cooperativa y el cambio de Bohr en acción, vamos a fijarnos en un experimento sobre cómo el aparato transportador de oxígeno en la trucha arco iris responde al ejercicio contenido. Para explorar los cambio en el O_2 contenido de la sangre durante el ejercicio, los biólogos pusieron a varios peces a nadar contracorriente en un túnel de agua. A medida que los investigadores aumentaban la velocidad de la corriente y por tanto la velocidad del pez, recogían datos del contenido de O_2 en la sangre de las arterias y las venas de los individuos bajo estudio. La sangre arterial estaba oxigenada y se dirigía hacia las branquias; la sangre de las venas volvía a las branquias desde el resto del organismo. No es sorprendente que los biólogos hallaran que los niveles de O_2 en las arterias se mantuviesen bastante constantes a medida que la velocidad aumentaba (es decir, que las branquias continuaban funcionando eficazmente para saturar la hemoglobina con oxígeno). Por el contrario, el contenido de O_2 de las venas, que había experimentado un intercambio de gases con los tejidos, disminuyó proporcionalmente a medida que la velocidad aumentaba. Cuando el pez alcanzaba su límite de velocidad, todo el contenido de oxígeno disponible en la hemoglobina de las venas había sido extraído. La información muestra que en tejidos bajo un gran esfuerzo, la combinación de aumento de temperatura, un pH bajo y un nivel de P_{O_2} bajo provocaba que la hemoglobina se desoxigene prácticamente. Los aparatos de transporte de oxígeno basados en la hemoglobina son extremadamente eficaces.

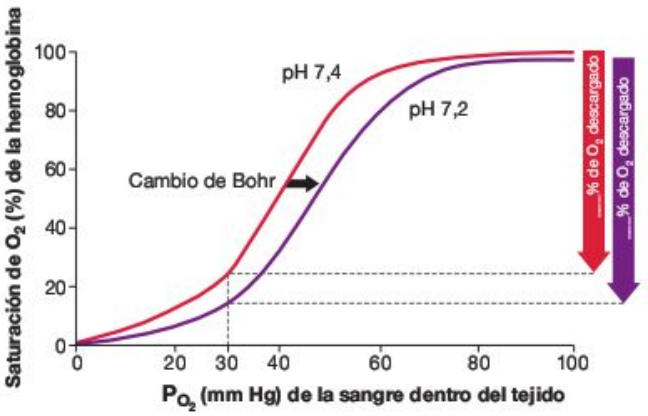


FIGURA 44.18 El cambio de Bohr hace que la hemoglobina sea más propensa a liberar oxígeno a los tejidos con un pH bajo. A medida que el pH desciende, el oxígeno se hace menos propenso a mantener el enlace con la hemoglobina a todos los valores de la P_{O_2} del tejido. Los tejidos en movimiento tienen un pH más bajo que el resto de los tejidos y por tanto reciben más oxígeno de la hemoglobina.

EJERCICIO Calcula cuánto oxígeno de más se libera de la hemoglobina con un pH 7,2 que de la que tiene un pH 7,4 cuando el tejido tiene una P_{O_2} de 30 mm Hg.

Comparación de hemoglobinas Además de saber que las moléculas de hemoglobina individuales pueden cambiar en estructura y función dependiendo de las condiciones en las que se encuentre el organismo, es importante apreciar que las moléculas de hemoglobina de diferentes individuos o especies pueden variar la capacidad de sobrevivir y de reproducción. Por ejemplo, considera la curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina de la **Figura 44.19.**

La curva en rojo oscuro pertenece a una mujer en estado de gestación; la curva en rojo claro pertenece al feto que está dentro de ella. La hemoglobina encontrada en los fetos

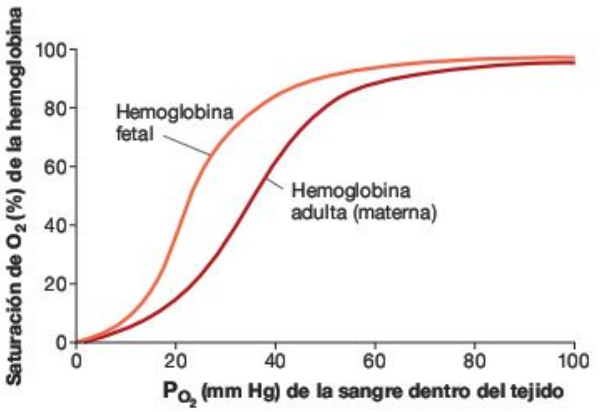


FIGURA 44.19 Algunos tipos de hemoglobina se unen al oxígeno con más fuerza que otras.

PREGUNTA Imagina que tuvieses que comparar las curvas de equilibrio oxígeno-hemoglobina a gran altitud y a baja altitud, encontradas en especies de animales emparentadas. ¿Serían las curvas diferentes? Si así fuera, ¿cómo y por qué? Si no, ¿por qué no?

está codificada por genes diferentes a los de la hemoglobina adulta y tiene una estructura y función distinta. De forma específica, la curva de equilibrio de oxígeno-hemoglobina para la hemoglobina fetal gira a la izquierda con respecto a la curva de la hemoglobina humana. Esto significa que para todos los valores de P_{O_2} la hemoglobina fetal tiene una mayor afinidad por el oxígeno que por la hemoglobina adulta. Como resultado, el oxígeno se traspasa desde la sangre de la madre a la sangre del feto. Esta diferencia en la estructura y la función de la hemoglobina entre madre y feto garantiza un suministro adecuado de oxígeno para el desarrollo del feto.

Ahora examinemos la otra parte del intercambio de gases: ¿qué le pasa al CO_2 que se libera de los tejidos de la sangre? ¿Qué hace el organismo para combatir la disminución de pH que resulta de este proceso? Después de todo, si el estado y la actividad de la hemoglobina están tan afectados por los cambios de pH, es probable que otras muchas proteínas también se alteren. Si estas proteínas funcionan peor con niveles de pH bajos, entonces la producción del dióxido de carbono debería provocar una enfermedad.

El transporte de CO_2 y el amortiguador del pH de la sangre

El dióxido de carbono que se produce por la respiración celular en los tejidos penetra en la sangre, donde reacciona con el agua para formar ácido carbónico. Recuerda que la caída resultante del pH de la sangre estimula el aumento del nivel de respiración. Entonces, la exhalación rápida de CO_2 contrarresta la caída del pH de la sangre.

Los cambios en el pH de la sangre también se disminuyen por una serie de reacciones que tienen lugar en el interior de los glóbulos rojos. Los biólogos han sido capaces de descubrir lo que pasaba cuando encontraban grandes cantidades de la enzima **anhidrasa carbónica** en los glóbulos rojos. Recuerda que en el Capítulo 43 se explicaba que esta enzima cataliza la formación de ácido carbónico de la reacción entre el dióxido de carbono con el agua. Por tanto, el CO_2 que se difunde a los glóbulos rojos se convierte rápidamente en iones y protones bicarbonatos. Este es el mecanismo responsable de la observación de la Sección 44.3, en la que se menciona que la mayor parte del CO_2 se transporta en la sangre (específicamente en el plasma) en forma de HCO_3^-, ion bicarbonato. La misma reacción se produce en el plasma que rodea a los glóbulos rojos, pero de forma mucho más lenta por la ausencia de la enzima.

¿Por qué es la actividad de la anhidrasa carbónica tan importante en los glóbulos rojos? La respuesta tiene dos partes. Primero, los protones producidos por la reacción catalizador-enzima inducen al cambio de Bohr, que hace que la hemoglobina sea más propensa a liberar oxígeno. Y segundo, la presión parcial del CO_2 en la sangre cae cuando el dióxido de carbono se convierte en un ion bicarbonato soluble, manteniendo un gradiente de presión parcial fuerte que favorece la entrada del CO_2 en los glóbulos rojos. Por tanto, la actividad de la anhidrasa carbónica hace que la absorción de CO_2 de los tejidos sea más eficaz (**Figura 44.20**).

Una vez que los iones bicarbonatos se forman en los glóbulos rojos, estos se intercambian por difusión en todo el plasma de la sangre a través de un gradiente de concentración. Los iones bicarbonatos se desplazan a través de un elemento que intercambia a los iones bicarbonatos por los de cloro (estos elementos transportadores se explican en el Capítulo 37). Por el contrario, los protones producidos por la reacción perma-

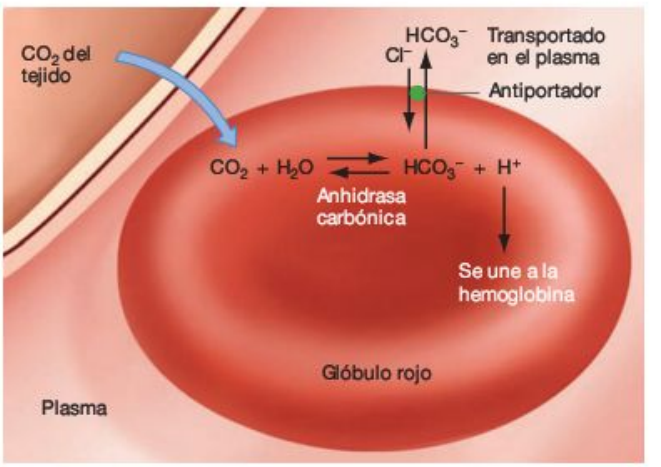


FIGURA 44.20 ¿Cómo se transporta el dióxido de carbono a la sangre? Cuando el CO_2 se intercambia por difusión a los glóbulos rojos, la anhidrasa carbónica convierte rápidamente su ácido carbónico, el cual se disocia en iones bicarbonatos (HCO_3^-) y protones (H^+). Esta reacción mantiene favorable el gradiente de presión parcial a la entrada de CO_2 en la sangre. Los protones producidos por la reacción se unen a la hemoglobina desoxigenada. La mayoría del CO_2 en la sangre se transporta a los pulmones en forma de HCO_3^-.

PREGUNTA Este diagrama muestra la secuencia de eventos en los tejidos. Explica qué sucede cuando el glóbulo rojo del diagrama llega a los pulmones.

necen en el interior de los glóbulos rojos. Solo una cantidad relativa de H^+ se fabrica el plasma.

¿Qué pasa con los protones dentro de los glóbulos rojos? La respuesta a esta pregunta surgió cuando investigadores estudiaron la composición de la hemoglobina desoxigenada. Estos análisis mostraron que cuando la hemoglobina no portaba moléculas de oxígeno, tenía una alta afinidad por los protones. Como resultado, la hemoglobina recoge muchos de los protones H^+ que se producen por la disociación del ácido carbónico. En este sentido, la hemoglobina actúa como un **amortiguador,** un compuesto que minimiza los cambios en el pH. Además, los análisis de la sangre con hemoglobina desoxigenada revelaron que el CO_2 que no se transporta como HCO_3^- se une a los grupos amino de la porción proteica de la molécula. El efecto general de todos estos eventos es el transporte de CO_2, con un efecto mínimo del pH sanguíneo.

CUADRO 44.2 Tipos de ABO y Rh sanguíneos

A medida que los glóbulos rojos maduran en la médula ósea, sus membranas plasmáticas adquieren glicolípidos que tienen la función de las mascarillas de seguridad que llevan los trabajadores de un hospital (ayudan a identificar las células como componentes legítimos del organismo). Su presencia evita que los glóbulos rojos sean atacados por las células del aparato inmunológico, que son las responsables de detectar y eliminar virus, bacterias y otros tipos de invasores dañinos.

Algunos de los glicolípidos más importantes de los glóbulos rojos humanos son codificados por un único gen. Tres alelos de este gen (simbolizados como *i*, I^A e I^B) son comunes en la mayoría de las personas y son responsables de los **tipos de sangre ABO.** El alelo *i* conlleva a la falta de glicoproteína en la superficie de la célula. El I^A codifica el glicolípido A y el I^B codifica el glicolípido B. Los individuos con el genotipo *ii* tienen tipo sanguíneo O. Los individuos con $I^A I^A$ e $I^A i$ tienen tipo A. Los individuos con $I^B I^B$ e $I^B i$ tienen tipo B. Y los individuos con genotipo $I^A I^B$ tienen tipo sanguíneo AB.

Los tipos sanguíneos ABO han sido estudiados en profundidad ya que son esenciales para el éxito del tipo más común de transfusiones de tejidos: las transfusiones de sangre. Si la sangre de un individuo con tipo sanguíneo A se introduce en el organismo de otra persona con tipo O o B, el aparato inmunológico del receptor producirá proteínas llamadas anticuerpos que se unen a los glicolípidos A y provocarán que los glóbulos rojos se agrupen. La reacción de agrupamiento inhibe al flujo sanguíneo y puede poner en peligro la vida del receptor.

Un asunto similar se lleva a cabo en respuesta a la proteína de la superficie de los glóbulos rojos llamada Rhesus o factor Rh (llamado así porque fue descubierto en el macaco Rhesus). Los individuos que tienen el **factor Rh** reciben el nombre de Rh positivo (Rh^+); aquellos que no lo tienen se les llama Rh negativos (Rh^-). Los individuos Rh^- producen un anticuerpo al factor Rh. Si sangre Rh^+ se introduce en un individuo Rh^-, puede darse agrupamiento.

Para evitar estos problemas, las agencias que recogen y distribuyen las trasfusiones de sangre realizan pruebas simples para determinar el tipo de sangre del donante, para que pueda corresponderse con el receptor. La **Tabla 44.1** resume qué transfusiones pueden hacerse según los tipo ABO y Rh.

TABLA 44.1 **Las transfusiones de sangre y los tipos sanguíneos ABO/Rh**

OK= la transfusión es óptima.
X = la transfusión puede causar que los glóbulos rojos se agrupen.

Tipo de sangre del receptor (anticuerpos presentes)	Tipo de sangre del donante								
	A^+	A^-	B^+	B^-	AB^+	AB^-	O^+	O^-	
A^+ (anti-B)	OK	OK	X	X	X	X	O	O K	K
A^- (anti-B, anti-Rh)	X	OK	X	X	X	X	X	O	K
B^+ (anti-A)	X	X	OK	OK	X	X	OK	OK	
B^- (anti-A, anti-Rh)	X	X	X	OK	X	X	X	OK	
AB^+ (ninguno)	OK	OK	OK	OK	OK	OK	OK	OK	
AB^- (anti-Rh)	X	OK	X	OK	X	OK	X	OK	
O^+ (anti-A, anti-B)	X	X	X	X	X	X	O	O K	K
O^- (anti-A, anti-B, anti-Rh)	X	X	X	X	X	X	X	O	K

PREGUNTA ¿Por qué el tipo O^- es conocido como donante universal y el tipo AB^+ se considera el receptor universal?

Cuando la sangre desoxigenada llega a los alveolos, un gradiente de presión parcial favorece la difusión de CO_2 del plasma y los glóbulos rojos a la atmósfera. A medida que la CO_2 se intercambia por difusión de la sangre a los alveolos, la P_{CO_2} de la sangre disminuye. La caída fomenta las reacciones químicas opuestas que se dan en los tejidos: los iones hidrógeno rompen sus uniones con la hemoglobina y se combinan con el bicarbonato para formar CO_2, que entonces se intercambia por difusión a los alveolos y se exhala desde los pulmones.

Mientras tanto, la hemoglobina ha tomado el O_2. La transferencia de oxígeno del aire a la sangre es eficaz. La afinidad de la hemoglobina por el oxígeno es alta en los alveolos ya que el pH de la sangre aumenta a medida que disminuye laP_{CO_2}.

Cuando la sangre abandona los pulmones, ya se ha descargado del dióxido de carbono y la hemoglobina se ha saturado con oxígeno. El ciclo empieza de nuevo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En la sangre, el oxígeno se une a la hemoglobina y se transporta al interior de los glóbulos rojos. El dióxido de carbono se convierte en iones bicarbonatos y son transportados en el plasma.
- La hemoglobina tiene varias propiedades que hacen que el transporte de proteínas sea eficaz: la unión cooperativa de oxígeno, la respuesta del cambio de Bohr a los niveles bajos de pH, y la capacidad de unirse a los protones que se generan cuando el dióxido de carbono se convierte en iones bicarbonatos.

Deberías ser capaz de...

Dibujar una curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina y explicar cómo aumenta la eficacia del transporte de oxígeno, en relación con una curva de equilibrio en la que no se produce la unión cooperativa.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Gas exchange in the Lungs and Tissues

44.5 El aparato circulatorio

Recuerda que en el Capítulo 41 se explicaba que los animales grandes tienen una cantidad más pequeña del área de la superficie en relación con su volumen, de lo que la tienen los animales más pequeños. Para la mayor parte de los animales que tienen algo más de unos pocos milímetros de tamaño, el área de superficie es demasiado pequeña para que se intercambien por difusión los gases, nutrientes y desechos entre la superficie y su interior. Como resultado, la difusión a través de la superficie exterior no es lo suficientemente rápida para mantener el metabolismo. En los animales grandes, este problema se resuelve con el aparato circulatorio.

La función de un aparato circulatorio es transportar la sangre o la hemolinfa en contacto con cada célula del organismo. En este caso, «el contacto» es una distancia de aproximadamente 0,1 mm entre los vasos sanguíneos más pequeños y las células de los tejidos. La difusión es eficaz a este nivel. Pero hace falta una enorme cantidad de conductos para distribuir la sangre tan cerca de todas las células del organismo. Si se unieran todos los vasos sanguíneos del organismo humano de principio a fin, estirados medirían alrededor de 100.000 km.

Los aparatos circulatorios más sofisticados están formados por uno o más motores llamados **corazones.** Las **arterias** de paredes finas y fuertes son vasos que recogen la sangre del corazón a gran presión; los vasos llamados **capilares,** cuyas paredes tienen el grosor de una sola célula, permiten que los gases y otras moléculas se intercambien con el tejido en redes llamadas **lechos capilares;** y las **venas,** que son vasos que devuelven la sangre al corazón a baja presión. Es importante saber que los animales pueden carecer de algunos de estos componentes o incluso pueden ni siquiera tener aparato circulatorio. Por ejemplo, en los corales y medusas, una gran cavidad gastrovascular interna ofrece la suficiente área de superficie para que se produzca un intercambio de moléculas a través de la difusión.

Las lombrices tampoco cuentan con aparatos circulatorios, ya que su cuerpo está lo suficientemente aplanado como para que el ratio del área de superficie por el volumen sea alto. En estos animales, las moléculas se intercambian con el entorno directamente a través de la superficie exterior de su organismo. Los gusanos no tienen corazón pero facilitan el intercambio entre sus cavidades llenas de fluidos y el entorno a través de contracciones musculares. De hecho, los gusanos que hacen circular los fluidos se desplazan hacia adelante y hacia atrás.

Para conocer otros aparatos circulatorios sofisticados, empecemos a distinguir los dos tipos generales de aparatos: abiertos y cerrados.

¿Qué es un aparato circulatorio abierto?

En un aparato circulatorio abierto, la hemolinfa es activamente propulsada a través del organismo pero no se reduce únicamente a los vasos sanguíneos. La observación clave sobre la hemolinfa es que está en contacto directo con los tejidos, es decir, que las moléculas que se intercambian entre la hemolinfa y los tejidos no tienen que intercambiarse por difusión a través de la pared de un vaso sanguíneo. La **hemolinfa** transporta desechos y nutrientes y también puede contener pigmentos portadores de oxígeno, algunas células y agentes coagulantes.

La **Figura 44.21** muestra el aparato circulatorio de una almeja. Ten en cuenta que el corazón impulsa la hemolinfa a los vasos sanguíneos que se vacían en un espacio abierto lleno de fluido. La hemolinfa vuelve al corazón cuando este se relaja y su presión interna es menor que en la cavidad corporal. Los movimientos generales del cuerpo también desplazan la hemolinfa desde y hasta el corazón (o corazones).

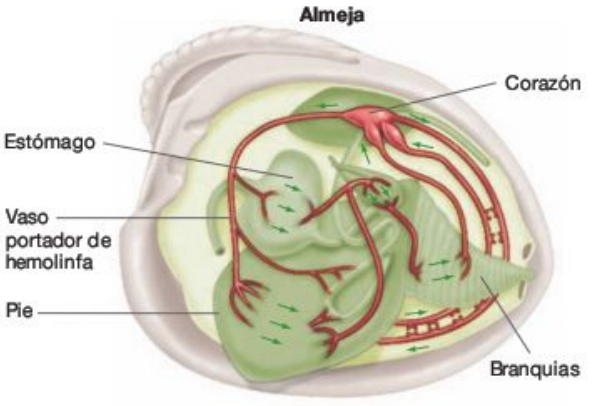


FIGURA 44.21 Aparato circulatorio abierto de las almejas.

EJERCICIO Señala los lugares en los que la hemolinfa está en contacto directo con los tejidos.

PREGUNTA ¿Qué está «abierto» en un aparato circulatorio abierto?

Una característica notable de un aparato circulatorio es que la hemolinfa está relativamente a poca presión. Como resultado, el flujo de hemolinfa también puede ser bajo. Esta característica hace que los aparatos abiertos sean más aptos para organismos relativamente sedentarios, que no tienen una gran demanda de oxígeno. Los insectos, con sus movimientos rápidos y su estilo de vida más activo, son una excepción clara a esta regla. Los insectos sobrepasan los límites impuestos por la baja presión de la hemolinfa a través de su aparato respiratorio traqueal, que transporta el oxígeno directamente a los tejidos.

Otra característica de los aparatos circulatorios abiertos es que sin los vasos continuos y pequeños el flujo hemolinfático no puede dirigirse hacia los tejidos que tienen una demanda de oxígeno y producción de CO_2 altos. Un aparato circulatorio abierto desplaza la hemolinfa a través del organismo del animal de forma bastante parecida a como un ventilador de techo mueve el aire por toda la habitación.

¿Qué es un aparato circulatorio cerrado?

En un aparato circulatorio cerrado, el flujo sanguíneo es un circuito continuo a través del organismo bajo presión generada por el corazón. La sangre está encerrada por los vasos, por lo que un aparato cerrado puede generar suficiente presión para mantener un flujo alto. El flujo sanguíneo también puede dirigirse en un sentido determinado. Los aparatos reguladores pueden dirigir la sangre a vasos específicos y por tanto a lugares concretos, como a los músculos cuando se está realizando ejercicio, a los intestinos después de la comida o a las regiones del cerebro cuando se está realizando una tarea mental especial.

Los aparatos circulatorios cerrados se encuentran en vertebrados y en otras pocas especies en las que los individuos son más activos. Por ejemplo, las lombrices de tierra y otros anélidos tienen aparatos circulatorios cerrados. Los anélidos intercambian gases con el entorno a través de su fina e hidratada piel, que tiene una densa red de capilares. Con esta superficie de ventilación y el aparato circulatorio cerrado, los anélidos son capaces de obtener y hacer circular la cantidad suficiente de oxígeno para mantener una actividad muscular intensa. Teniendo en cuenta estas observaciones, es lógico descubrir que la mayoría de los anélidos viven tan activamente como los cazadores o similares. Una situación similar se da en los calamares, pulpos y otros cefalópodos que cazan en las profundidades del mar. El aparato circulatorio cerrado de estos animales genera un alto nivel del flujo sanguíneo, que oxigena sus músculos lo suficiente para mantener el estilo de vida de un predador de rápidos movimientos. Y aunque el aparato circulatorio de los crustáceos se considera abierto, estos tienen una fina red de vasos que pueden desplazar la sangre preferentemente a los tejidos que tengan mayor demanda de oxígeno.

Los aparatos circulatorios cerrados contienen varios tipos de vasos sanguíneos, y cada cual tiene distintas estructuras y funciones. Repasemos algunos de los tipos más importantes y después examinaremos cómo los vasos de un aparato circulatorio cerrado interaccionan con el aparato linfático.

Tipos de vasos sanguíneos En un aparato circulatorio cerrado, el corazón impulsa la sangre hacia una arteria mayor, normalmente denominada **aorta.** A pesar de que todas las arterias tienen tanto fibras musculares como elásticas en sus paredes, las paredes de la aorta están dominadas por fibras elásticas. Por tanto, la aorta puede expandirse cuando la sangre procedente del corazón penetra a baja presión. Cuando la contracción del corazón termina, el diámetro de la aorta vuelve a su estado de reposo. Esta respuesta elástica propulsa la sangre fuera del corazón y aumenta la fuerza generada por la contracción muscular. Tipos similares de acción bombeadora secundaria se producen hasta cierto punto en las otras arterias de tamaño medio también, y ayudan a mantener el flujo sanguíneo en las pausas entre contracciones.

En las paredes de los pequeños vasos sanguíneos, llamadas **arteriolas,** una capa continua de fibras musculares suaves se interrumpe por unas bandas distintas de fibras que envuelven la circunferencia del vaso. Estas fibras musculares se llaman **esfínteres** y permiten que el diámetro del vaso se regule cuidadosamente en respuesta a las señales del aparato nervioso. Cuando las fibras musculares se relajan, el diámetro de la arteriola aumenta, se reduce la resistencia al flujo de la arteriola y el flujo sanguíneo de los tejidos aumenta en los tejidos a los que llegan los vasos. Pero cuando estos esfínteres arteriolares se contraen, estos aumentan su resistencia al flujo, disminuyen el pasaje del flujo y por tanto invierten el flujo sanguíneo para usarlo en otros tejidos.

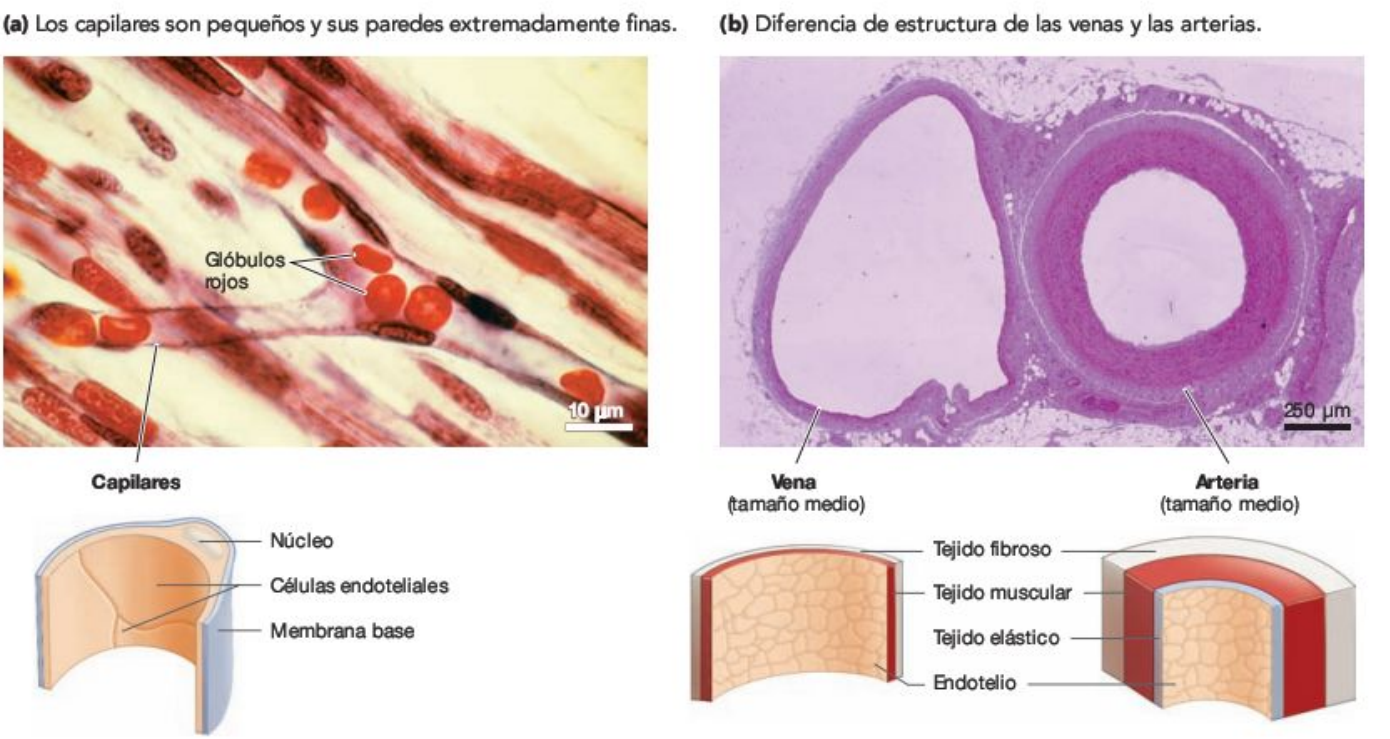


FIGURA 44.22 Capilares, venas y arterias. Micrográficos de **(a)** un capilar y **(b)** una intersección de una vena con una arteria. Ten en cuenta la diferencia del grosor relativo de las paredes y el tamaño total de la arteria y la vena.

Los capilares son los vasos sanguíneos más pequeños. Sus paredes tienen el grosor una sola capa de células, y son lo suficientemente anchos para dejar pasar de uno en uno a los glóbulos rojos (**Figura 44.22a**). Los capilares son muy finos y tienen forma de una red densa, por lo que son la estructura en la que se lleva a cabo el intercambio de gases, nutrientes y desechos entre la sangre y otros tejidos. En algunos órganos, como el hígado, las paredes de los capilares contienen numerosas aberturas pequeñas que disminuyen la barrera de la difusión entre la sangre y los tejidos. A pesar de su grosor, la ruptura de los capilares es muy anómala, ya que la presión sanguínea cae notablemente a medida que la sangre atraviesa las arteriolas en su camino hacia los lechos capilares.

Las venas transportan la sangre de vuelta al corazón tras haber pasado por los capilares. La sangre está bajo una presión relativamente baja cuando sale de los tejidos, por lo que las venas tienen unas paredes más finas y un diámetro interior mayor que las arterias (**Figura 44.22b**). Las venas grandes están comprimidas por la actividad muscular en las extremidades (es decir, manos y pies), lo que ayuda a acelerar la vuelta de la sangre al corazón. Las venas mayores también contienen **válvulas** unidireccionales, que son finas capas del tejido que evitan un contraflujo de la sangre. Todas las venas contienen algunas fibras musculares, que se contraen en respuesta a las señales del aparato nervioso. La presión sanguínea de un aparato circulatorio cerrado se regula, en parte, por el ajuste del volumen de la sangre contenido dentro de las venas.

Sangre, fluido intersticial y el aparato linfático La relativamente alta presión operativa de los aparatos circulatorios cerrados combinados con el grosor de los capilares produce un pequeño pero continuo goteo de fluido de los vasos sanguíneos al espacio colindante. El área entre las células se llama espacio intersticial, y el fluido que lo rellena se llama **fluido intersticial.** Las células sanguíneas se retienen dentro de los capilares, por lo que el fluido intersticial se parece al plasma en su composición electrolítica.

En 1896 Ernest Starling propuso que dos fuerzas se ejercían sobre el flujo de fluidos a través de los capilares (**Figura 44.23**). La primera es la fuerza hidrostática dirigida hacia el exterior creada por la presión sobre la sangre ejercida por el corazón. Esta fuerza es similar a la presión que ejerce el agua a través de la pared de una manguera de jardín que gotea. La segunda es una fuerza osmótica hacia el interior, creada por una concentración de solutos en el plasma sanguíneo más alta que la del espacio intersticial.

Starling razonó que al final de los capilares más próximos a una arteriola, la fuerza hidrostática excedería la fuerza osmótica y el fluido saldría de los capilares al espacio intersticial. Pero como resultado de la caída de la presión a medida que el fluido pasa a través de un tubo fino y largo, él propuso que la fuerza osmótica excedería la fuerza hidrostática en la parte final venosa de los capilares. Por tanto, el fluido perdido en la parte final arteriolar se reclamaría notablemente en el final venoso.

Starling también propuso que cualquier fluido intersticial que no se reclamara en los capilares se recogería por el **aparato linfático,** que está formado por una pared fina, unos

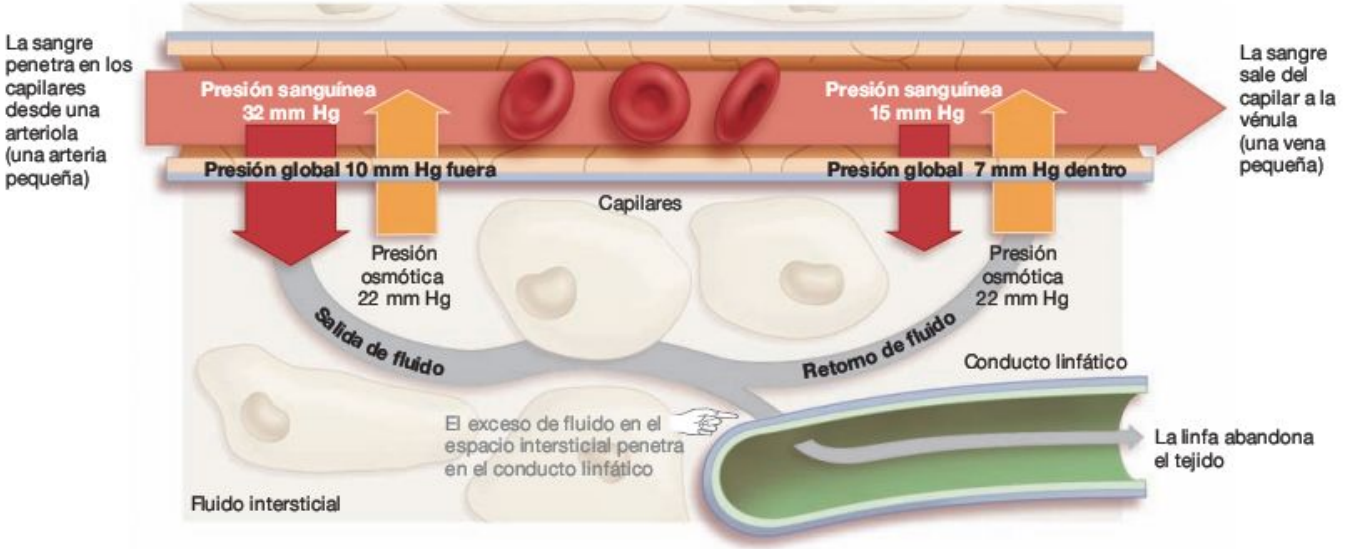


FIGURA 44.23 Las diferencias de presión en los capilares crean el fluido intersticial y la linfa. El equilibrio de presión sanguínea y las fuerzas osmóticas favorecen la pérdida de fluido del principio de los capilares (por donde penetra el flujo) y la recuperación de fluido en el otro extremo (por donde sale el flujo). El fluido que no se recupera por los capilares se transporta al exterior del tejido en forma de linfa.

tubos ramificados llamados conductos o vasos linfáticos. Se ha sabido durante muchos años que estos diminutos conductos llegan a todos los tejidos y que se unen los unos con los otros como los afluentes de un río, para formar vasos más grandes. Los mayores vasos linfáticos devuelven el exceso de fluido intersticial, en forma de **linfa,** a las mayores venas que entran en el corazón. El modelo de Starling fue una propuesta completa sobre cómo la sangre, la linfa y los conductos linfáticos interaccionan.

Este modelo se fundamenta en una suposición clave, sin embargo: para que la hipótesis de Starling funcione, las concentraciones de soluto total en el plasma y el fluido intersticial deben ser lo suficientemente diferentes para llevar el fluido a los capilares vía ósmosis. Para que esto sea cierto, los capilares deberían actuar como filtros. Específicamente, las moléculas proteicas grandes u otros solutos tendrían que retenerse en el interior de los capilares como un fluido que gotea. Para probar esta suposición, un grupo de biólogos colocaron pequeños tubos en los conductos linfáticos de los animales de forma que pudiesen recoger muestras de linfa. Entonces el equipo introdujo proteínas etiquetadas radiactivamente de diferentes tamaños en la sangre de las venas. Estos hallaron que aunque las proteínas pequeñas pasaban rápidamente de la sangre a la linfa, las proteínas más grandes no lo hacían. Las proteínas mayores se retenían en los capilares para crear el gradiente osmótico necesario por el modelo Starling.

Los trabajos de seguimiento han mostrado que la más importante de estas proteínas mayores es la **albúmina.** El gran tamaño de la albúmina y la red cargada negativamente la excluye eficazmente del fluido intersticial. La presencia de la albúmina en la sangre mantiene las concentraciones altas, conservando un gradiente osmótico fuerte que lleva el fluido a los capilares. Como resultado, la formación diaria total de linfa está limitada a solo 2-5 por ciento del volumen del plasma. La linfa toma fácilmente esta cantidad por los vasos linfáticos y la devuelve a la sangre. Para resumir, el aparato linfático está formado por vasos de paredes finas que eliminan el exceso de fluidos de todo el cuerpo y lo devuelven a las venas del aparato circulatorio.

¿Cómo funciona el corazón?

En los animales con aparatos circulatorios cerrados, el corazón contiene al menos dos cámaras. Al menos hay un **atrio,** que es una cámara que recibe la sangre, y al menos una cámara de pared gruesa llamada **ventrículo,** que genera la fuerza necesaria para impulsar la sangre fuera del corazón. Los atrios están separados de los ventrículos por válvulas atrioventriculares.

Cuando los estudios del corazón de los vertebrados avanzaron lo suficiente como para hacer comparaciones entre grupos, los biólogos observaron varios patrones importantes. Para comprenderlos, estudia la **Figura 44.24.** Este árbol filogenético muestra la relación evolutiva entre algunos grupos de vertebrados. Los esquemas de cada grupo ofrecen una versión simplificada del corazón y el aparato circulatorio de cada especie. Hay dos ideas especialmente importantes:

1. El número de cámaras diferenciadas en el corazón aumenta con la diversificación de los vertebrados. Los corazones de los peces tienen dos cámaras, los anfibios tienen tres, las tortugas y lagartijas tienen cinco (si el ventrículo parcialmente dividido se cuenta como tres cámaras), los cocodrilos, aves y mamíferos tienen cuatro.

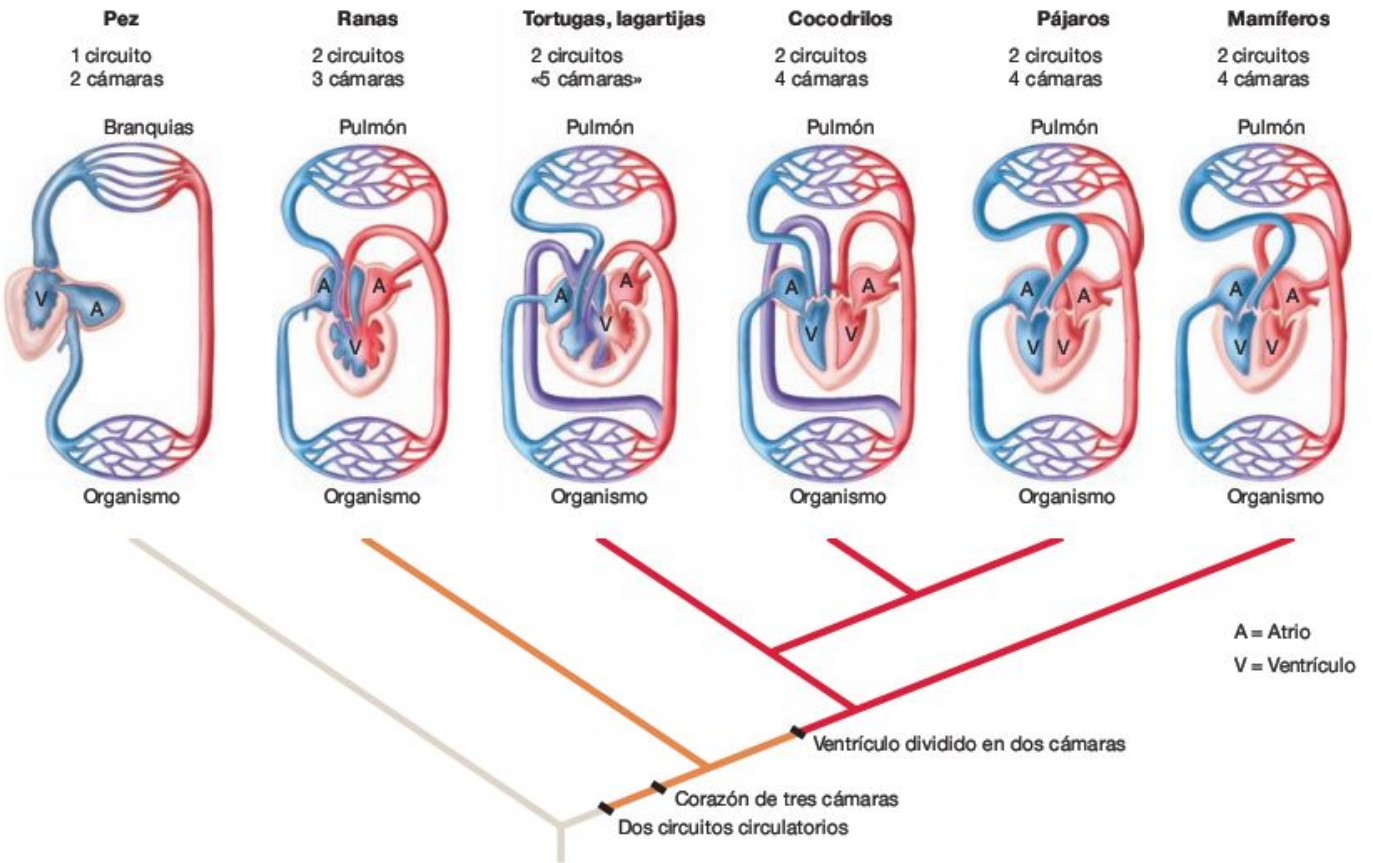


FIGURA 44.24 La evolución del aparato circulatorio de los vertebrados. La «A» señala los atrios (cámaras que reciben la sangre procedente del organismo y los pulmones). La «V» señala los ventrículos (cámaras que impulsan la sangre al exterior del corazón hacia los pulmones y el organismo).

EJERCICIO Las tortugas (y similares) y los cocodrilos tienen un vaso sanguíneo que cambia la sangre entre los dos circuitos, según sea necesario. Etiqueta estos cambios en el esquema.

EJERCICIO Añade flechas a los vasos sanguíneos más importantes, mostrando la dirección del fluir de la sangre.

2. En las aves, el aparato circulatorio forma un circuito único (un circuito sirve a las branquias y al organismo). En otros grupos, hay circuitos separados para los pulmones y para el organismo.

Para comprender estos patrones de evolución, primero examinemos el corazón y el aparato circulatorio relativamente simples de un pez. El corazón con dos cámaras y un circuito único son apropiados para los peces. Incluso cuando la presión sanguínea cae a medida que la sangre pasa a las branquias (debido a la resistencia mecánica al flujo que se produce en los lechos capilares de las branquias), la presión sanguínea se mantiene lo suficientemente alta para desplazar la sangre por todo el organismo. Esto ocurre en gran parte porque los peces viven en un entorno neutral de agua, donde la gravedad no tiene ningún impacto sobre el flujo sanguíneo.

Por el contrario, la circulación en los terrestres vertebrados está mucho más afectada por la fuerza de la gravedad. La gravedad es particularmente importante para evitar el flujo sanguíneo a partes elevadas del organismo. Para superar la gravedad en los entornos terrestres, la sangre debe ser impulsada a alta presión. Pero la alta presión del flujo sanguíneo presenta un problema, ya que los capilares y alveolos de los pulmones son demasiado finos para resistir grandes presiones.

La solución perfecta utilizada por los terrestres vertebrados fue la evolución de dos circuitos impulsadores separados. La **circulación pulmonar** es un circuito de baja presión hacia y desde el pulmón, mientras que la **circulación sistémica** es un circuito de alta presión hacia y desde el organismo. Las circulaciones pulmonar y sistémica están completamente separadas en los corazones con cuatro cámaras de las aves y los mamíferos, que son esencialmente dos corazones de pez colocados el uno junto al otro.

Sin embargo, las circulaciones pulmonar y sistémica están solo parcialmente separadas en los corazones con tres cámaras de los anfibios y los corazones con cinco cámaras de las tortugas y las lagartijas. Además, algunos de estos animales tienen un vaso intermedio que va desde el lado derecho del ventrículo directamente a la circulación sistémica. Esto también se observa en los corazones atípicos de los cocodrilos con cuatro cámaras. El vaso intermedio tiene una función importante: permite que la sangre se cambie de circulación sistémica con la pulmonar cuando el animal está bajo agua. Como re-

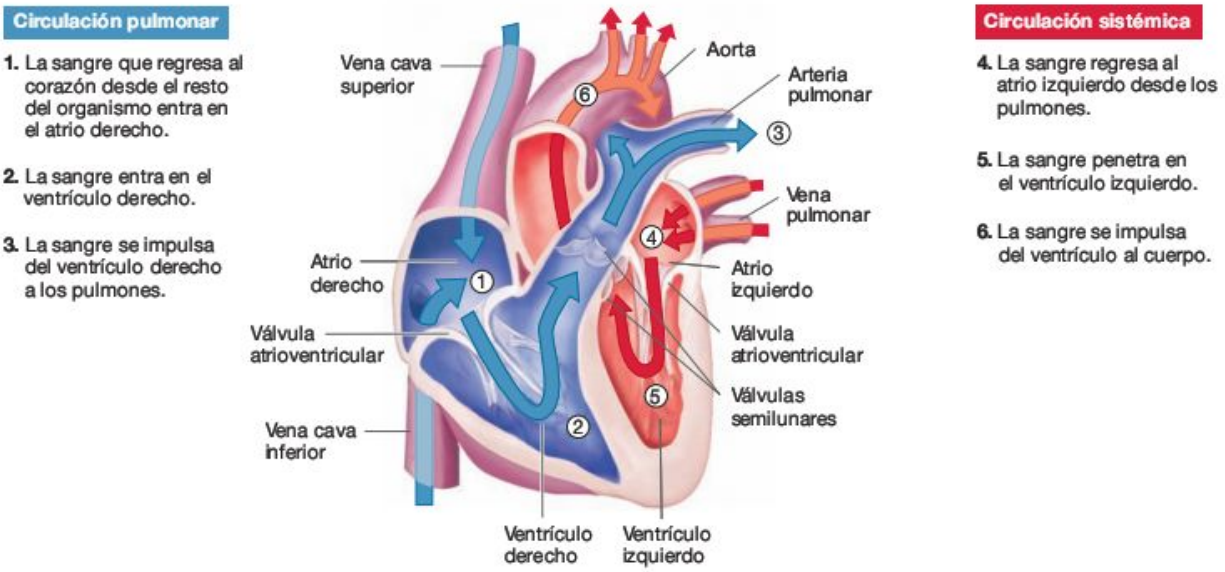


FIGURA 44.25 El corazón humano. La sangre fluye a través de los corazones con cuatro cámaras tal y como se muestra en la secuencia.

EJERCICIO Señala las válvulas que separan los atrios de los ventrículos, y las válvulas que separan los ventrículos de la arteria pulmonar (a los pulmones) y la aorta (al resto del cuerpo).

sultado, el individuo reduce notablemente el flujo sanguíneo a los pulmones cuando no está respirando.

El corazón humano El corazón humano está situado en la cavidad torácica entre los pulmones y apenas tiene el tamaño de un puño. Tal y como muestra la **Figura 44.25,** el aparato circulatorio vuelve a la sangre desde el cuerpo al atrio derecho del corazón humano a través de dos grandes venas llamadas **venas cavas** inferior y superior. Esta sangre contiene poco oxígeno. Cuando los músculos que recubren el atrio derecho se contraen, la sangre desoxigenada se envía al ventrículo derecho. El ventrículo derecho, a su vez, se contrae y envía la sangre hacia los pulmones a través de la **arteria pulmonar.** De esta forma, del ventrículo derecho impulsa el movimiento de la sangre a través de la circulación pulmonar. La sangre que vuelve al corazón desde el organismo se envía a los pulmones.

La sangre fluye del atrio al ventrículo y a la arteria por un único camino, ya que las válvulas unidireccionales son las que separan las cámaras las unas de las otras y de los vasos sanguíneos adyacentes. Tal y como muestra la Figura 44.25, las válvulas son circuitos orientados en un sentido que garantice el flujo unidireccional de la sangre con poca cantidad de contraflujo o sin él. Si las válvulas del corazón están dañadas o defectuosas, el contraflujo resultante puede oírse con un estetoscopio. El contraflujo reduce la eficacia del órgano y recibe el nombre de **murmuro del corazón.**

Después de que la sangre circule a través de los lechos capilares de los alveolos del pulmón y se oxigene, vuelve al corazón a través de las **venas pulmonares.** La sangre oxigenada penetra en el atrio izquierdo. Cuando la cámara se contrae, la sangre se impulsa al ventrículo izquierdo. Las paredes del ventrículo izquierdo, formadas por células musculares, son tan gruesas que su contracción envía la sangre oxigenada a alta presión hacia la aorta y al resto de arterias y capilares que forman la circulación sistémica.

La **Figura 44.26** resume el patrón del flujo a través del aparato circulatorio humano y la concentración de gases en la sangre en los diferentes puntos de las circulaciones pulmonar y sistémica. Ten en cuenta que los vasos sanguíneos se llaman arterias o venas dependiendo de la dirección del flujo sanguíneo con respecto al corazón, no del contenido de oxígeno que se encuentre en ellas. Por tanto, la arteria pulmonar recibe el nombre de arteria porque recoge la sangre del corazón, aunque esta sangre tenga un bajo contenido en oxígeno.

La información sobre las presiones parciales de los gases de la Figura 44.26 también tratan una idea importante: en individuos sanos, el intercambio de gases en los pulmones y tejidos es un proceso relativamente rápido en comparación con el nivel de sangre que fluye a través de los capilares. Esta situación garantiza que se recoja la máxima cantidad de oxígeno y se libere la máxima cantidad de dióxido de carbono. Por tanto, las presiones parciales del oxígeno y el dióxido de carbono en los alveolos y en las venas pulmonares son iguales. De forma similar, la máxima cantidad de oxígeno se libera de la sangre a los tejidos y la máxima cantidad de dióxido de carbono se recoge, provocando que las presiones parciales del oxígeno y el dióxido de carbono de los tejidos y las venas sistémicas sean iguales.

El ciclo cardiaco A pesar de que lo explicado anteriormente sugiere que cada cámara actúa de forma independiente, este no es el caso. La fase de contracción de los atrios y los ventrículos, llamada **sístole,** está coordinada cuidadosamente con sus fases de relajación, o **diástole.** Por ejemplo, ambas aurículas se contraen de forma simultánea alrededor de 0,1 segundos antes de la contracción ventricular. Los dos ventrícu-

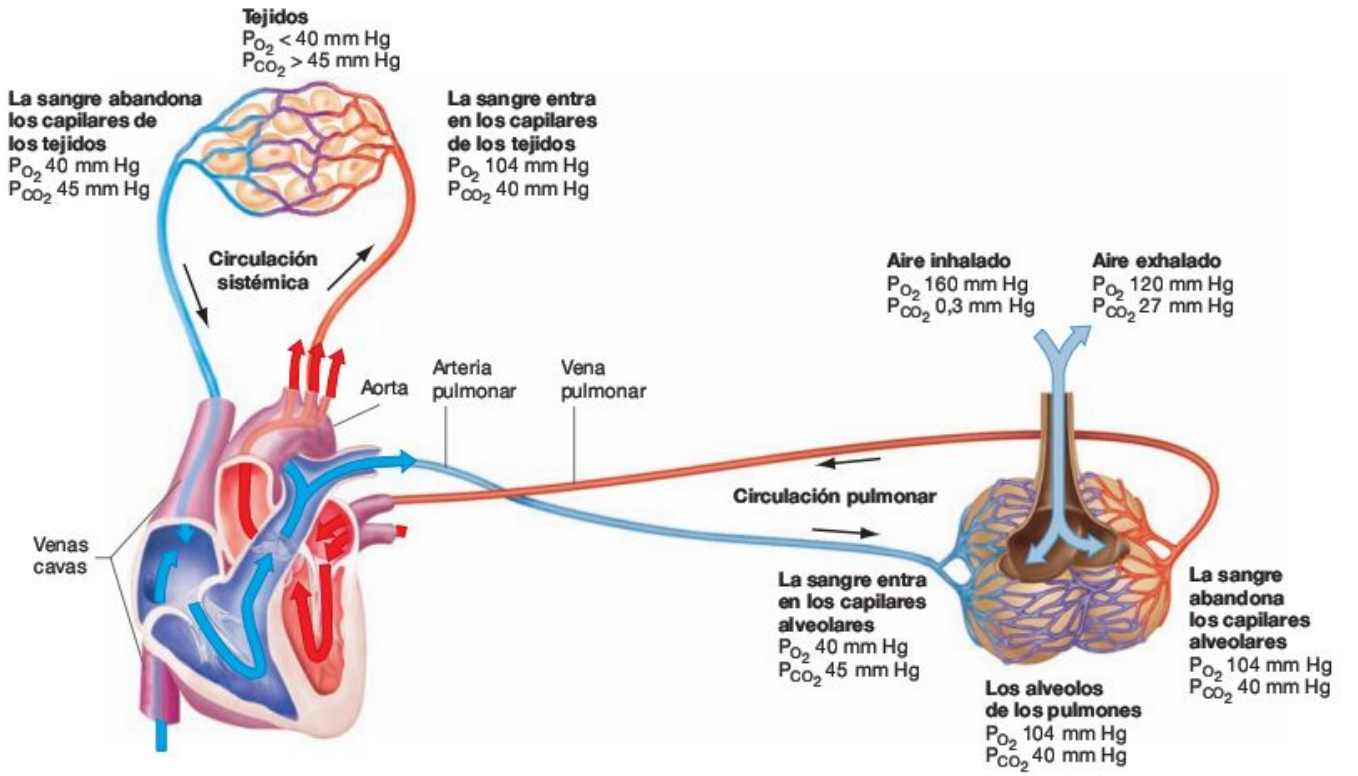


FIGURA 44.26 Las presiones parciales de los gases varían a lo largo del aparato circulatorio humano.
Las presiones parciales del oxígeno y el dióxido de carbono cambian según el lugar del aparato circulatorio.

PREGUNTA ¿Por qué son las presiones parciales del oxígeno y dióxido de carbono del aire exhalado intermedios en magnitud entre las presiones parciales del aire inhalado y el aire alveolar?

los están todavía en diástole y relajados cuando los atrios se contraen; entonces, los ventrículos se llenan con sangre de los atrios justo antes de que entren en sístole y se contraigan. Esta secuencia de contracción y relajación se llama **ciclo cardiaco.** Consiste en una diástole y una sístole de los atrios y los ventrículos.

La contracción ventricular (sístole ventricular) lleva a un aumento rápido de la presión dentro de ambos ventrículos (**Figura 44.27**). La sangre se expulsa a las arterias pulmonares y la aorta cuando la presión ventricular iguala la presión dentro de cada arteria respectivamente. La presión sanguínea medida en la circulación arterial sistémica en el nivel máximo de la expulsión ventricular a la aorta se llama **presión sanguínea sistólica.** La presión sanguínea medida justo antes de la expulsión ventricular se llama **presión sanguínea diastólica.** Los clínicos informan la medida de la presión sanguínea de forma fraccionada, con presión sistólica como numerador y presión sistólica como denominador. En el ejemplo mostrado en la Figura 44.27, la presión sanguínea es 120/80 mm Hg. Las personas con presión sanguínea de 150/90 mm Hg tienen tensión alta, o **hipertensión.** La medida de la presión sanguínea o algunas de las consecuencias de la hipertensión se tratarán más adelante en el **Cuadro 44.3.**

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Human Heart

Activación eléctrica del corazón ¿Cómo se coordina la actividad de cada cavidad del corazón? Las células musculares cardiacas como otros músculos, se contraen en respuesta a las señales eléctricas. En invertebrados, los impulsos eléctricos desencadenan la contracción directamente del aparato nervioso. Pero en los vertebrados, un grupo de células del corazón es responsable de generar la señal inicial. Las células que inician la contracción, conocidas como **células marcapasos,** están localizadas en un región del atrio derecho llamada **nódulo sinoatrial (SA)** (**Figura 44.28**). El nódulo sinoatrial y las células musculares del corazón reciben la aportación del aparato nervioso y de los mensajeros químicos llevados en la sangre. Esta aportación es importante para regular tanto el ritmo cardiaco como la fuerza de contracción ventricular. Sin embargo, el corazón de un animal vertebrado latirá incluso si todos los nervios suministradores están dañados.

El impulso eléctrico generado por el nódulo SA se conduce rápidamente a través de los atrios derecho e izquierdo. La señal se extiende rápidamente de célula a célula a causa de la propiedad sorprendente de las células musculares cardiacas:

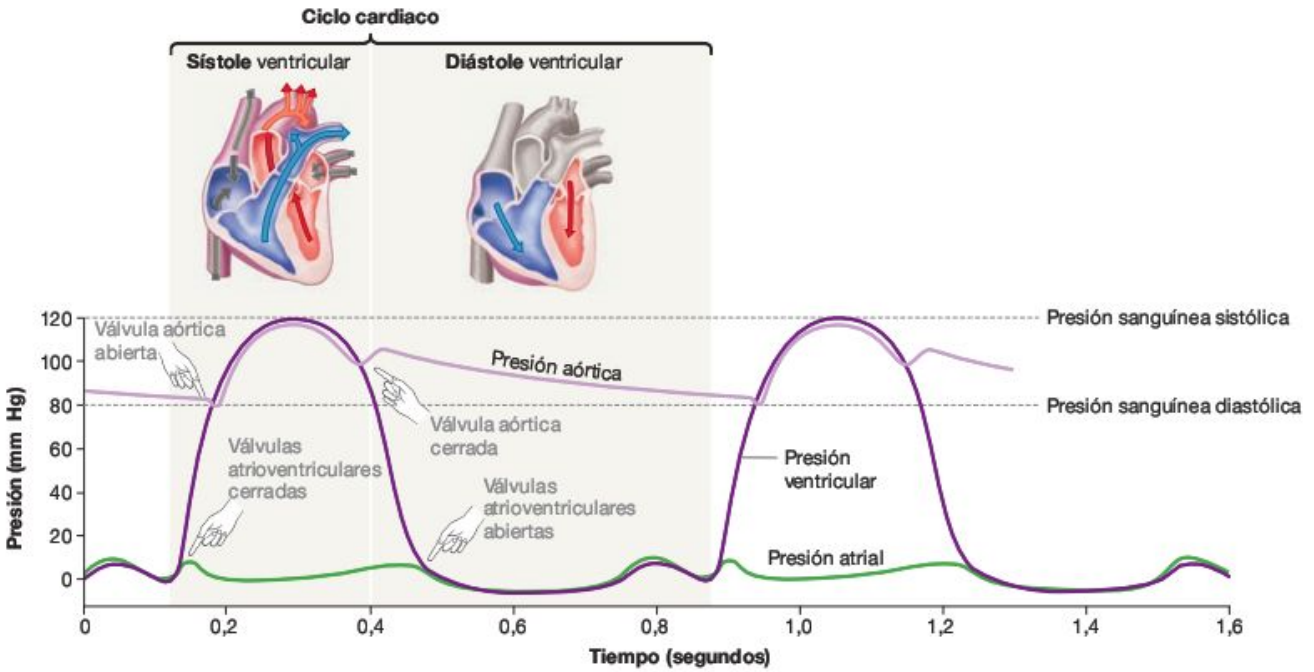


FIGURA 44.27 La presión sanguínea cambia durante el ciclo cardiaco. Las presiones creadas por el ventrículo izquierdo y la aorta en el ciclo cardiaco. En este caso, la presión sanguínea medida en el antebrazo podría ser 120/80 mm Hg. Las presiones del ventrículo derecho y la arteria pulmonar siguen un patrón similar, pero la presión sanguínea medida en la arteria pulmonar sería más bien 25/8 mm Hg.

PREGUNTA ¿Por qué la válvula aórtica izquierda se abre un poco después del comienzo de la sístole ventricular y se cierra ligeramente antes del final de la sístole?

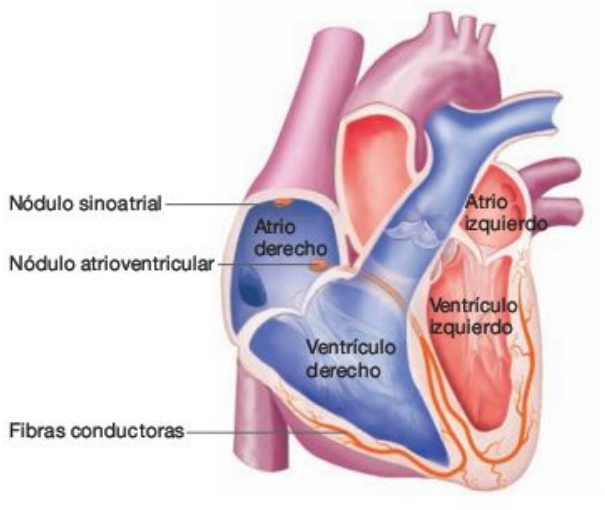


FIGURA 44.28 La activación eléctrica secuencial conlleva la contracción coordinada del corazón. La activación eléctrica del corazón comienza con las células marcapasos en el nódulo sinoatrial, que se expande a través de las células musculares de los atrios conectadas eléctricamente, y convergen en el nódulo atrioventricular, donde se retiene el tiempo suficiente para permitir que los atrios expulsen la sangre a los ventrículos. Entonces, los ventrículos se activan rápidamente por el alcance de la electricidad a través de las fibras conductoras de las paredes ventriculares.

EJERCICIO En este diagrama, el corazón está dividido mediante la arteria pulmonar. Señala las fibras conductoras dorsales hacia esta arteria.

forman conexiones físicas y eléctricas las unas con las otras. Más específicamente, todas las células de los músculos cardiacos se ramifican para contactar otras células, se unen extremo con extremo por estas estructuras especializadas llamadas **discos intercalados.** Estos discos contienen numerosas conjunciones intermedias (en el Capítulo 8 se describen las conexiones célula a célula), por lo que las señales eléctricas pasan directamente de un músculo cardiaco al siguiente. (En el Capítulo 45, exploraremos cómo las señales eléctricas de animales se inician y se propagan). Como resultado, los atrios se contraen simultáneamente y rellenan los ventrículos.

Sin embargo, una vez que las señales eléctricas han llegado a los atrios, se conduce a un área del corazón llamada **nódulo atrioventricular (AV),** que retrasa la señal ligeramente antes de pasarla a los ventrículos. Este retraso permite que los ventrículos se llenen completamente antes de que se contraigan. Después del retraso, el impulso eléctrico se transmite rápidamente a través de fibras conductoras especializadas que recubren la pared muscular que separa los ventrículos. El impulso se expande a ambos ventrículos, provocando que se contraigan cuando los atrios se relajan. Los ventrículos se vacían eficazmente porque la señal y la contracción muscular resultante llega hasta la parte superior del ventrículo y entonces avanza por las arterias permitiendo que la sangre salga.

Los eventos eléctricos responsables de la contracción sincronizada de los atrios y los ventrículos se resumen en la **Fi-**

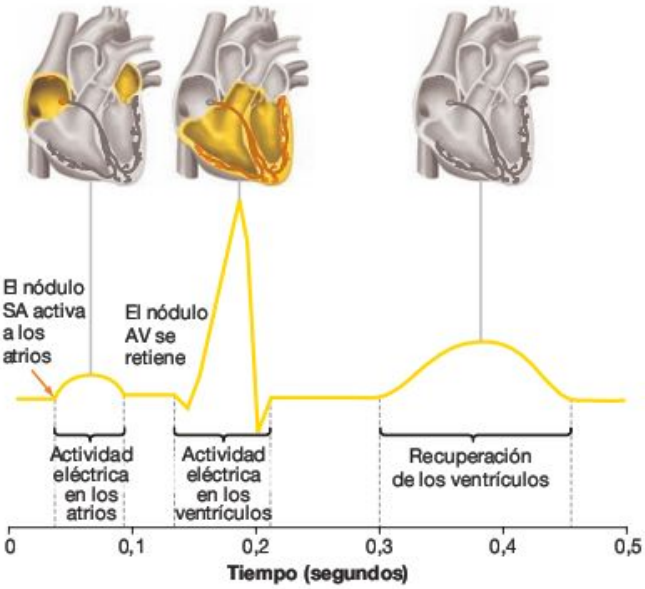


FIGURA 44.29 El EKG registra los eventos eléctricos asociados por las contracciones musculares cardiacas.

PREGUNTA La actividad eléctrica generada por la contracción ventricular es mucho mayor y más comprimida que en la actividad generada por la contracción atrial. ¿Por qué?

gura 44.29. Esta figura también muestra la información conocida como **electrocardiograma,** o **EKG,** que corresponde a la actividad eléctrica relacionada con la contracción muscular cardiaca. La información EKG se genera al amplificar la señal eléctrica total conducida desde el corazón a la pared torácica a través de los tejidos del cuerpo. Al estudiar las ondas generadas por el EKG, los médicos pueden diagnosticar problemas o daños en el corazón.

Patrones de la presión sanguínea y flujo sanguíneo

A medida que la sangre se desplaza por los capilares, la presión sanguínea disminuye drásticamente. La **Figura 44.30** explica por qué. La idea clave es que a medida que las arterias se ramifican, el total de redes de capilares que forman áreas cubiertas de vasos aumenta (aunque el tamaño de los vasos sanguíneos sea más pequeño a medida que la sangre se aleja del corazón). La cantidad de resistencia mecánica al flujo es una función del área total, por lo que la pérdida de fricción es alta en los lechos capilares y la presión sanguínea disminuye drásticamente. La naturaleza de la presión de las arterias mayores disminuye como resultado de la caída de la presión.

La velocidad del flujo sanguíneo también disminuye bastante en los lechos capilares en relación con las arterias y venas, ya que la misma cantidad de fluido pasa a través de un área mucho mayor. El bajo nivel de flujo sanguíneo a través de los capilares es importante, ya que esto proporciona el tiempo suficiente para que los gases, nutrientes y desechos se trasfieran entre los tejidos y la sangre.

Sin embargo, estos patrones generales de la presión sanguínea y el flujo sanguíneo no están totalmente completos, ya que el movimiento de la sangre en todo el cuerpo también está regulado cuidadosamente. Recuerda que las arterias tienen esfínteres musculares en sus paredes, y que el cambio de tamaño de estos esfínteres puede permitir o prohibir que pase el flujo sanguíneo. Esto significa que el aparato nervioso, junto con algunos mensajeros químicos de la circulación, puede controlar de forma precisa el flujo sanguíneo de diferentes tejidos al contraer o relajar los esfínteres arteriolares. Por ejemplo, las arteriolas de la piel pueden dilatarse durante el ejercicio e invertir el flujo sanguíneo a la piel con el objetivo de eliminar el exceso de calor. Lo mismo sucede cuando nuestra cara se enrojece por un ejercicio intenso.

CUADRO 44.3 Hipertensión y medida de la presión sanguínea

La hipertensión es una preocupación seria para los médicos porque puede conllevar numerosos defectos en el corazón y el aparato circulatorio. La presión sanguínea desproporcionadamente alta estresa a las arterias. Si las paredes de una arteria fallan, el individuo puede sufrir un ataque al corazón, un infarto cerebral, un fallo renal o que los vasos sanguíneos se dilaten o revienten.

Los médicos a menudo confían en la medida de la presión sanguínea para diagnosticar la hipertensión. El análisis de la presión sanguínea (especialmente cuando se compara con la medida del pulso en estado de reposo) y el test de colesterol aportan a los doctores una información relativamente rápida, precisa y asequible sobre la salud del corazón y el aparato circulatorio del paciente.

Para medir la presión sanguínea de una persona, un médico envuelve alrededor del brazo una almohadilla hinchable conectada a un indicador de presión. Cuando la almohadilla se llena por completo, la presión que ejerce se transmite por todo el brazo y cierra la arteria principal en esta parte del cuerpo. Entonces, el médico utiliza un estetoscopio para escuchar el sonido del flujo sanguíneo debajo de la almohadilla.

Primero, el médico no escucha ningún sonido a través del estetoscopio, porque la sangre aún no esta fluyendo por debajo de la almohadilla. Sin embargo, a medida que el médico libera lentamente el aire de la almohadilla, la presión de esta comienza a caer hasta justo antes de la presión sistólica en la arteria. En este momento, la sangre empieza a acelerarse por la arteria, la cual alcanza el nivel máximo de presión sistólica. El flujo es turbulento, por lo que el médico puede detectar un sonido sordo en el estetoscopio. Al principio la presión de la almohadilla es igual a la presión sistólica. A medida que se libera el aire de la almohadilla la presión cae a diastólica en la arteria. En este momento, el flujo sanguíneo de la arteria es muy suave y el flujo turbulento va desapareciendo. La presión de la almohadilla cuando el sonido empieza a desaparecer representa la presión diástolica.

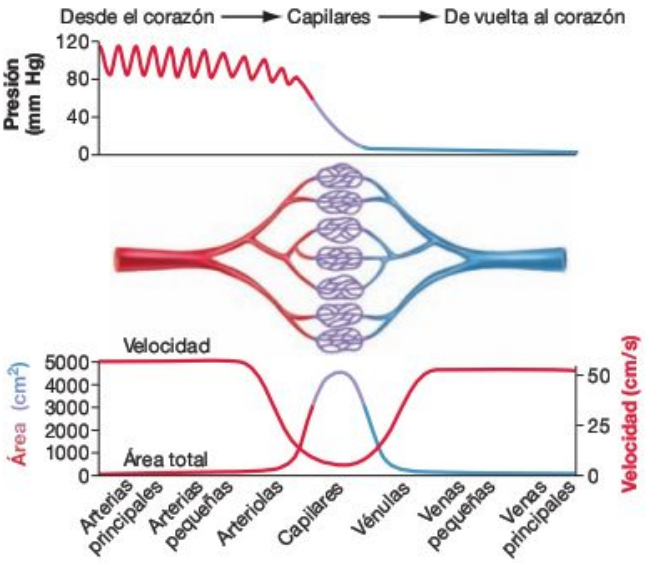


FIGURA 44.30 La presión sanguínea disminuye en el aparato circulatorio. El gráfico superior muestra cómo la presión sanguínea cambia a medida que la sangre deja el corazón y viaja a través de las arterias, capilares y venas, como en el patrón de ramificación del diagrama. En las arterias cercanas al corazón, cada latido provoca cambios en la presión sanguínea. Estos pulsos de presión desaparecen en los capilares, por lo que la sangre fluye hasta allí a una velocidad constante. El gráfico inferior explica el área total de los vasos sanguíneos mostrados en el diagrama, así como la velocidad a la que fluye la sangre través de los vasos.

EJERCICIO Señala las presiones sistólica y diastólica de la sangre en el gráfico superior.

Como otro ejemplo de cómo se regulan la presión de la sangre y el flujo sanguíneo, podemos considerar lo que sucede si te sientas durante el tiempo suficiente como para que la sangre se acumule en tus piernas, bajo la influencia de la gravedad. Si te levantas rápidamente, tu presión sanguínea puede disminuir lo suficiente para limitar el flujo sanguíneo al cerebro y causar mareos o incluso desmayos. Otros cambios de la presión sanguínea más serios, que son debidos a una deshidratación severa o a una pérdida de sangre debida a una herida, pueden provocar la muerte. Afortunadamente, el descenso de la presión sanguínea conlleva a su vez una respuesta homeostática poderosa.

Recuerda que en el Capítulo 41 se explicaba que todas las respuestas homeostáticas implicaban (1) sensores que detectaban el cambio del estado, (2) un integrador que procesa la información sobre el cambio, y (3) efectores que disminuyen el impacto del cambio. En el aparato circulatorio, el descenso de la presión sanguínea se detecta por unas células nerviosas especializadas llamadas **barorreceptores.** Los barorreceptores se encuentran en las paredes del corazón y de las arterias más importantes, tanto para las que entran en el cuello como para las que salen. Esta distribución es lógica, ya que la cabeza tiende a ser la parte más elevada del animal terrestre y la preservación del flujo sanguíneo al cerebro tiene total prioridad.

Cuando los barorreceptores trasmiten señales al cerebro indicando que hay una caída seria de la presión sanguínea, un efector triple responde rápidamente:

1. Un aumento de la producción cardiaca, es decir, el volumen de sangre que sale del ventrículo izquierdo, conlleva que aumenten el nivel de latidos y el volumen sistólico (la cantidad de sangre expulsada de los ventrículos durante cada ciclo cardiaco). (Producción cardiaca = nivel de latidos × volumen sistólico).
2. La constricción de las arteriolas que van a los capilares de los tejidos como la piel o los intestinos, que pueden garantizar restricciones a corto plazo del suministro sanguíneo. Desplaza la sangre a los órganos más importantes.
3. Una constricción generalizada de las venas, que tiene como resultado un descenso del volumen total. Más de la mitad de la sangre del aparato circulatorio está dentro de las venas, por lo que la constricción de estos vasos cambia el volumen sanguíneo hacia el corazón y las arterias para mantener la presión sanguínea y el flujo sanguíneo a los órganos vitales.

Esta respuesta coordinada se lleva a cabo por una parte del aparato nervioso llamado el aparato nervioso simpatético (Capítulo 45) y las hormonas (Capítulo 47) producidas por las glándulas adrenales. Los nervios simpatéticos y las hormonas implicadas en la regulación de la presión sanguínea llevan sus mensajes directamente al nódulo sinoatrial para aumentar el ritmo cardiaco, los ventrículos del corazón para aumentar el volumen sistólico, los esfínteres de las arteriolas para modificar su resistencia y las paredes musculares de las venas para modificar su volumen total.

La respuesta homeostática a la caída de la presión sanguínea se parece a la **respuesta lucha o abandona,** que se desencadena por un estímulo amenazante (véase Capítulo 47). Un organismo se prepara para defenderse o huir del peligro. Parte de esta respuesta implica dirigir la sangre al cerebro y músculos para prepararse para una acción inmediata. Los efectos secundarios son «sudor frío» y náuseas provocados por una situación que produce miedo. Estas sensaciones surgen cuando en el flujo sanguíneo se transporta de la sangre a los intestinos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los aparatos circulatorios de los animales pueden ser abiertos o cerrados, pero en los dos tipos de sistemas se hace circular la sangre o la hemolinfa a través de la presión generada por uno o más corazones.
- En los sistemas cerrados, los cambios de diámetro de los vasos sanguíneos pueden dirigir la sangre a regiones específicas, y la presión global de la sangre se controla cuidadosamente a través del gasto cardiaco.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar cómo interaccionan el aparato linfático y el aparato circulatorio en los mamíferos.
2) Dibujar un diagrama con etiquetas sobre la circulación de la sangre en los mamíferos a través del corazón.
3) Explicar por qué la presión de la sangre disminuye repentinamente a medida que la sangre se desplaza desde las arteriolas a los lechos capilares.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los animales tienen que tomar oxígeno y expulsar dióxido de carbono para mantener la respiración celular y mantenerse con vida. Los animales terrestres y los acuáticos se enfrentan a retos diferentes cuando llevan a cabo el intercambio de estos gases.

Como medio para el intercambio del oxígeno y el dióxido de carbono, el aire y el agua son completamente diferentes. Comparado con el agua, el aire contiene mucho más oxígeno y es mucho menos denso y viscoso. Como resultado, los animales terrestres tienen que procesar un volumen mucho más pequeño de aire para extraer la misma cantidad de O_2 y no tienen que esforzarse tanto.

Tanto los animales terrestres como los acuáticos pagan un precio a cambio del intercambio de gases. Los animales de tierra pierden agua en forma de vapor durante la ventilación. Los animales de agua dulce pierden sus iones a través de la difusión y obtienen exceso de agua por ósmosis. Los animales marinos adquieren sodio y cloro a través de la difusión y pierden agua por ósmosis.

Deberías ser capaz de explicar por qué los animales que respiran en el agua tienen niveles extremadamente altos de metabolismo necesario para la endotermia.

Los órganos responsables del intercambio de gases maximizan el nivel de oxígeno y dióxido de carbono por difusión a través de la exposición de una gran área de superficie fina al entorno. Estos órganos también funcionan de forma que mantienen el gradiente de presión parcial que favorece la entrada del oxígeno y la eliminación del dióxido de carbono.

La selección natural ha tenido como resultado la evolución de las branquias, tráquea, pulmones y otros órganos de intercambio de gases que minimizan los costes de la ventilación al mismo tiempo que se maximiza el nivel de O_2 y CO_2 que se difunde. De acuerdo con las predicciones hechas por la ley de Fick, los epitelios respiratorios tienen a ser extremadamente finos y plegados para aumentar el área de superficie. En las branquias de los peces, el intercambio a contracorriente garantiza que las diferencias de presión parcial entre el O_2 y el CO_2 del agua y la sangre sean altas en toda la superficie de ventilación. En los pulmones de las aves, las adaptaciones estructurales han conllevado un ratio mucho mayor del espacio de ventilación útil que el espacio muerto, que el observado en los mamíferos. El nivel de respiración se regula mediante una zona del cerebro que permite mantener el contenido de dióxido de carbono estable durante estados de reposo y de ejercicio.

Deberías ser capaz de explicar por qué los animales de mayor tamaño no realizan el intercambio de gases únicamente a través de la piel.

La sangre es un tejido especializado que transporta gases, junto con nutrientes y desechos, en algunos animales. La hemoglobina es una proteína transportadora de oxígeno cuyas características la hacen extremadamente eficaz para tomar el oxígeno de los pulmones y transportarlo a los tejidos.

Alrededor de la mitad del volumen de la sangre de una persona media está formada por glóbulos rojos que están especializados en el intercambio de gases. Los glóbulos rojos carecen de la mayor parte de los orgánulos, pero cuentan con cientos de millones de moléculas de hemoglobina. Cada molécula de hemoglobina puede llevar hasta cuatro moléculas de oxígeno. La tendencia de la hemoglobina a ceder estas moléculas de oxígeno varía como función de la P_{O_2} en el tejido colindante formando una curva sigmoidea. Como resultado, el relativamente pequeño cambio en la P_{O_2} del tejido provoca un gran cambio en la cantidad de oxígeno liberado de la hemoglobina. Además, el oxígeno se une menos fuertemente a la hemoglobina cuando el pH es bajo. El CO_2 tiende a reaccionar con el agua para formar ácido carbónico, por lo que la existencia de la presión parcial del CO_2 en los tejidos de los músculos en movimiento disminuye el pH y hace que el oxígeno sea menos propenso a mantener su enlace con la hemoglobina y más propenso a ser liberado a los tejidos.

El CO_2 que se difunde a los glóbulos rojos desde los tejidos se convierte rápidamente en ácido carbónico por la enzima anhidrasa carbónica. Los protones liberados del ácido carbónico disociado se unen con la hemoglobina desoxigenada. De esta forma, la hemoglobina reacciona como un amortiguador que toma los protones de la solución y evita grandes cambios en el pH de la sangre.

Deberías ser capaz de explicar cómo el oxígeno y el dióxido de carbono se transportan en la sangre en los peces del Antártico, ya que estos peces carecen de hemoglobina.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Gas Exchange in the Lungs and Tissues

Los aparatos circulatorios utilizan la presión generada por uno o más corazones para transportar la sangre y otras sustancias por todo el cuerpo.

En muchos animales, la sangre o la hemoglobina se mueve por el cuerpo mediante un aparato circulatorio formado por un motor (corazón) y vasos. En los aparatos circulatorios abiertos, la presión total es baja y los tejidos están sumergidos directamente en la hemolinfa. En los aparatos circulatorios cerrados, la sangre está contenida en los vasos que forman un circuito continuo. Este circuito que contiene la sangre permite presiones altas y niveles de flujo, así como la capacidad de dirigir el flujo sanguíneo de forma precisa a los tejidos que lo necesitan más. En los organismos con un aparato circulatorio cerrado, un aparato linfático devuelve el exceso de fluido de los capilares a la circulación.

En los mamíferos y aves, un corazón con cuatro cámaras impulsa la sangre por dos circuitos, que de forma separada llevan la sangre a los pulmones y al resto del cuerpo. Aunque el ritmo cardiaco está controlado por señales eléctricas que se originan en el corazón, el nivel y la producción cardiacos y la contracción de tanto arteriolas como venas están en constante modificación por las señales del aparato nervioso simpatético y las glándulas adrenales. Estas señales actúan para mantener el flujo de sangre a los órganos vitales en respuesta a las caídas de presión sanguínea o situaciones que se consideran amenazantes.

Deberías ser capaz de describir y comparar los aparatos circulatorios que se encuentran en los animales terrestres con altos y bajos niveles de actividad, y en terrestres y acuáticos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Human Heart

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿En cuál de las siguientes condiciones el O_2 se difunde de la sangre a los tejidos más rápido?
   a. Un aumento en la P_{O_2} del tejido.
   b. Un descenso en la P_{O_2} del tejido.
   c. Un aumento del grosor de la pared capilar.
   d. Un descenso del área de superficie de los capilares.
2. ¿Cuál de las siguientes acciones no realiza la sangre?
   a. Transporta O_2 y CO_2.
   b. Distribuye el calor por el cuerpo.
   c. Produce glóbulos rojos y otros elementos formes.
   d. Amortiguador contra los cambios de pH.
3. ¿Cómo se transporta la mayor parte del CO_2 en la sangre?
   a. Como gas en el plasma.
   b. Unido a grupos amino de la hemoglobina.
   c. Unido a los grupos hemo de la hemoglobina.
   d. Como iones bicarbonatos (HCO_3^-) en el plasma.
4. ¿Cuál de las siguientes *no* es una ventaja de la respiración terrestre frente a la respiración acuática?
   a. El aire es menos denso que el agua, por lo que requiere menos energía durante la ventilación.
   b. El oxigeno se difunde más rápido a través del aire que del agua.
   c. El contenido de oxígeno es mayor en el aire para igual volumen de agua.
   d. La respiración terrestre conlleva una alta tasa de evaporación como consecuencia de la superficie respiratoria.
5. ¿Cuál de los siguientes provoca que la hemoglobina libere oxígeno?
   a. Un descenso de la temperatura.
   b. Un descenso del nivel de CO_2.
   c. Un descenso del pH.
   d. Un descenso de la anhidrasa carbónica.
6. ¿En qué sentido un aparato circulatorio abierto es menos eficaz que un aparato circulatorio cerrado?
   a. Es más difícil transportar O_2 a tejidos específicos según la necesidad.
   b. La hemolinfa no contiene moléculas que se unan al oxígeno.
   c. No tienen corazón que impulse la sangre.
   d. En los aparatos cerrados, los movimientos del cuerpo no pueden ayudar a la circulación de la sangre.

Respuestas: 1. b; 2. c; 3. d; 4. d; 5. c; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Compara y contrasta los aparatos circulatorios de un insecto y un ser humano. ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de cada aparato?
2. ¿Por qué la forma sigmoidea de la curva de equilibrio oxigeno-hemoglobina es importante? Describe los cambios en el transporte de oxígeno que se realizan a medida que una persona cambia de estado de reposo a un ejercicio intenso. ¿Cómo afecta el cambio de Bohr al transporte de O_2 a los tejidos?
3. Explica cómo el CO_2 se transporta en la sangre. En seres humanos, ¿por qué el ejercicio intenso y la producción rápida de CO_2 no implica una reducción rápida del pH?
4. Dibuja un diagrama explicativo de cómo los pulmones de las aves se ventilan. ¿Por qué este patrón de ventilación se considera mucho más eficaz que el aparato respiratorio de los seres humanos y otros mamíferos?
5. Repasa la ley de difusión de Fick. Explica cómo cada parámetro en la ecuación se refleja en la estructura de los órganos de ventilación.
6. Explica por qué la tensión de la superficie ayuda a que los pulmones de los mamíferos sean elásticos. ¿Por qué el área de la superficie de los alveolos aumenta la elasticidad?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

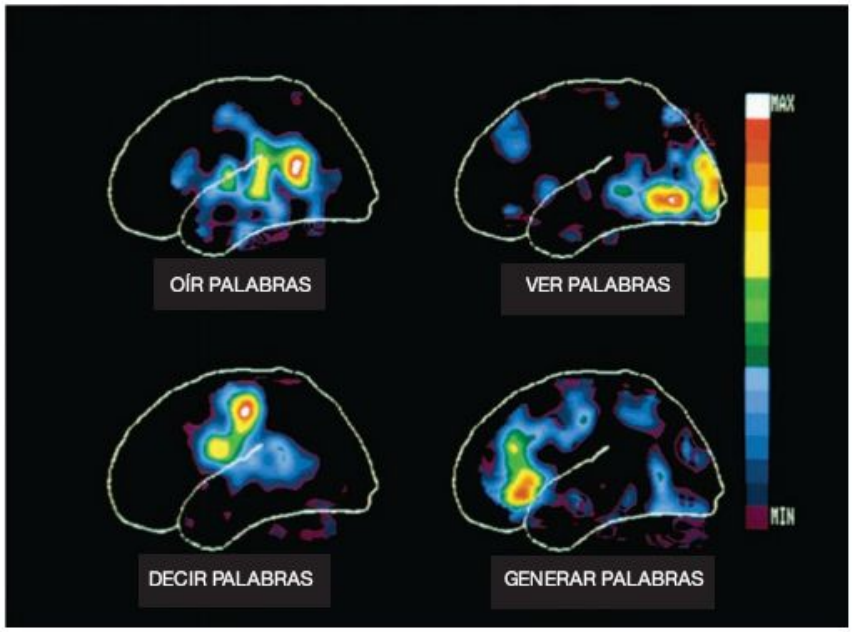
1. Los investigadores que han comparado la cantidad total del área de superficie de ventilación de las branquias de varias especies de peces encontraron que las especies que nadan rápidamente tienen un área de superficie mayor que las especies de mismo tamaño que nadan a poca velocidad. Interpreta este concepto a la luz de la teoría de la evolución por selección natural.
2. A gran altitud, algunas células humanas aumentan su producción de 2,3-difosfoglicerato (DPG). En la sangre el DPG mueve la curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina a la derecha. ¿Cómo afecta este cambio a la carga y descarga del O_2?
3. Las carpas son peces que viven en entornos de agua estancada con presiones parciales de oxígeno bajas. En comparación con la hemoglobina de muchas otras especies de peces, la hemoglobina de la carpa tiene una afinidad extremadamente alta por el O_2. ¿Es este rasgo fruto de la adaptación? ¿Por qué?
4. El monóxido de carbono (CO) encontrado en los desechos y escapes industriales, y en el humo de cigarro se une a los grupos hemo de la hemoglobina 210 veces más fuerte de lo que lo hace el O_2. Explica por qué la exposición a grandes dosis de CO puede provocar asfixia.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

45 Señales eléctricas en los animales

CONCEPTOS CLAVE

- Las neuronas son células que transmiten las señales eléctricas que se utilizan en la comunicación y tienen un potencial de membrana, o voltaje, en la membrana plasmática. El voltaje se crea gracias a las diferencias en la concentración de iones a ambos lados de la membrana plasmática.
- Las señales eléctricas se transmiten como cambios del tipo «todo o nada» en el voltaje de la membrana que reciben el nombre de potenciales de acción. Durante un potencial de acción, una entrada de iones sodio es seguida por una salida de iones potasio.
- En las sinapsis, la señal eléctrica de una neurona se convierte en señal química en forma de neurotransmisor. Cuando llega a una neurona adyacente, el neurotransmisor causa un cambio en el potencial de membrana de esa célula.
- Los animales tienen un sistema nervioso central (CNS) y un sistema nervioso periférico (PNS). Las neuronas del PNS reciben información sensorial y la transmiten al CNS para su procesamiento. A continuación, el CNS envía señales a los músculos, las glándulas u otros tejidos mediante otras neuronas del PNS.



Las tomografías por emisión de positrones (PET) muestran cambios en la actividad de las células cerebrales durante la realización de diferentes tareas como recordar palabras y decirlas en voz alta. Cada área del cerebro está especializada en llevar a cabo distintas tareas.

Si tienes la mala suerte de tocar un hornillo caliente, retirarás la mano antes de que tu cerebro note dolor. Cuando una trucha está a punto de ser atacada por un águila pescadora, la cola de la trucha se agita tan rápido que el movimiento casi ni se ve. Este y otros movimientos animales se desencadenan por impulsos eléctricos. Las células sensoriales de tu mano y del ojo de la trucha envían información al cerebro y a la médula espinal, que manda señales eléctricas a los músculos de tu brazo y de la cola de la trucha. Las señales eléctricas son veloces y precisas. Las células nerviosas, llamadas **neuronas,** las transportan de un punto a otro a velocidades de hasta 200 m/s. El resultado es un movimiento que ahorra grandes daños a los tejidos de tu dedo o salva la vida de la trucha.

El objetivo de este capítulo es explorar cómo ocurre la señalización eléctrica. La Sección 45.1 presenta la anatomía general de una célula nerviosa, explica por qué hay un voltaje en la membrana plasmática de la célula e investiga cómo se producen las corrientes eléctricas en las células. Las tres secciones posteriores se centran en cómo las neuronas generan y propagan las señales eléctricas, cómo se transfiere la información de célula a célula y cómo las neuronas trabajan en grupo para integrar información procedente de fuentes diversas. Uno de los mensajes más importantes de este capítulo es que los procesos complejos como ver, moverse y pensar se basan en hechos aparentemente sencillos: flujos de iones que pasan por las membranas plasmáticas.

45.1 Principios de la señalización eléctrica

Las células nerviosas, o neuronas, transmiten información. En muchos casos, la información que portan se origina en células sensoriales localizadas en la parte externa del cuerpo. Los receptores sensoriales dentro de la piel, los ojos, los oídos y la nariz transmiten corrientes de datos acerca del entorno externo en forma de señales eléctricas. De modo parecido, las células sensoriales dentro del organismo supervisan las condiciones importantes de la homeostasis, como el pH de la sangre y los niveles de oxígeno. De esta forma, las células sensoriales controlan las enfermedades tanto fuera como dentro del organismo.

Como muestra la **Figura 45.1a,** una célula receptora sensorial transmite la información que recibe mediante una célula nerviosa conocida como **neurona sensorial.** (En muchos casos, la misma célula receptora también actúa como una neurona sensorial.) En los vertebrados, la neurona sensorial envía información a las neuronas del cerebro o de la médula espinal mediante los nervios; en otros animales los nervios mandan información al cerebro. Los **nervios** son hebras largas y duras de tejido nervioso. Contienen miles de proyecciones de las neuronas y transportan información hacia y desde el cerebro y la médula espinal, que juntos forman el **sistema nervioso central** o **CNS.** Una función del CNS es integrar información procedente de muchas neuronas sensoriales, integración que realizan unas células del CNS llamadas **interneuronas** (literalmente «entre neuronas»). Estas crean conexiones entre las neuronas sensoriales y las **neuronas motoras,** que son células nerviosas que envían señales a las células efectoras de las glándulas o los músculos. Recuerda del Capítulo 41 que los efectores son estructuras que responden a estímulos. Todas las neuronas y otros componentes del sistema nervioso situados fuera del CNS se consideran parte del **sistema nervioso periférico** o **PNS.** (La Sección 45.4 describe la estructura y función del PNS con más detalle.)

Normalmente, la información sensorial de los receptores del PNS se envía al CNS, donde se procesa. A continuación, se transmite una respuesta a las correspondientes partes del organismo. Cuando te das un golpe en un dedo del pie, los receptores de dolor de ese dedo transmiten información sensorial rápidamente al cerebro, que entonces modifica tus movimientos para evitar daños mayores. Puede que empieces a cojear para evitar tener más contacto con ese dedo. Sin embargo, en algunos casos la información de una neurona sensorial nunca llega al cerebro. Esto es lo que pasa cuando tocas un hornillo caliente y retiras tu mano (**Figura 45.1b**). Cuando se estimulan los receptores del dolor, las neuronas sensoriales activan a las interneuronas de la médula espinal que activan directamente las neuronas motoras que sirven a los músculos del brazo. Las señales de estas neuronas motoras estimulan músculos que tiran de la parte inferior de tu brazo hacia el cuerpo e inhiben a los músculos que extienden el antebrazo. El movimiento es un **reflejo,** una respuesta directa a una señal sin integración cerebral. Es rápido y automático. Más tarde, cuando tu cerebro integre la información de los receptores del dolor de la mano y de los receptores de luz cuando miras el hornillo, otras neuronas motoras dirigirán tu mano para que se sumerja en agua fría. ¿Qué aspecto tienen las células que transportan y procesan esta información?

Anatomía de una neurona

Comparado con el estudio de las células del riñón, del sistema digestivo o de los pulmones, documentar la anatomía de las neuronas fue difícil. Las neuronas son pequeñas, transparentes y morfológicamente complejas. De modo que, cuando Ca-

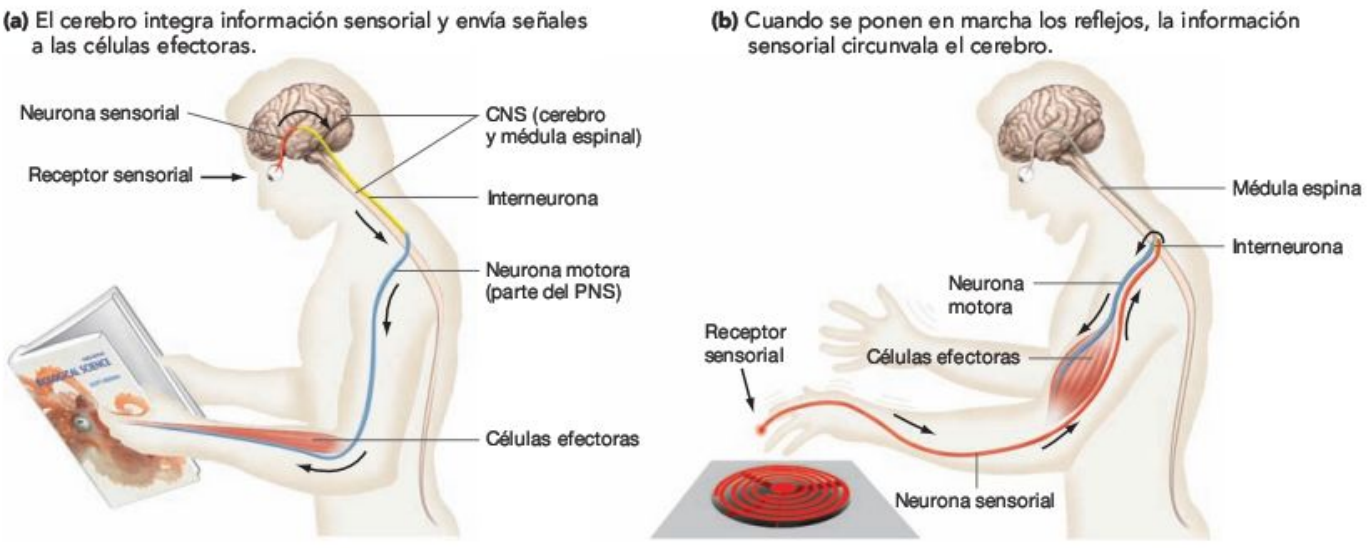


FIGURA 45.1 ¿Cómo fluye la información a través del sistema nervioso? (a) En muchos casos, las neuronas sensoriales envían información al cerebro. Allí, las señales eléctricas se integran con la información procedente de otras fuentes. Una vez que la integración se ha completado, se envía una respuesta a las células efectoras a través de las neuronas motoras. **(b)** En un reflejo espinal, la información sensorial desencadena una respuesta directa de las células efectoras, sin integración por parte del cerebro.

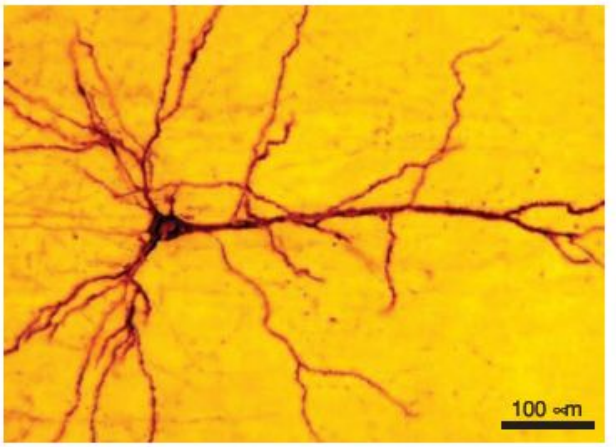


FIGURA 45.2 Primeros métodos para visualizar las neuronas. El descubrimiento de manchas que hacen que las neuronas transparentes sean visibles lanzó el estudio de la señalización eléctrica en los animales.

millo Golgi descubrió que algunas neuronas se volvían visibles cuando se trataban muestras de tejido con una solución que contenía nitrato de plata, su hallazgo tuvo gran importancia (**Figura 45.2**).

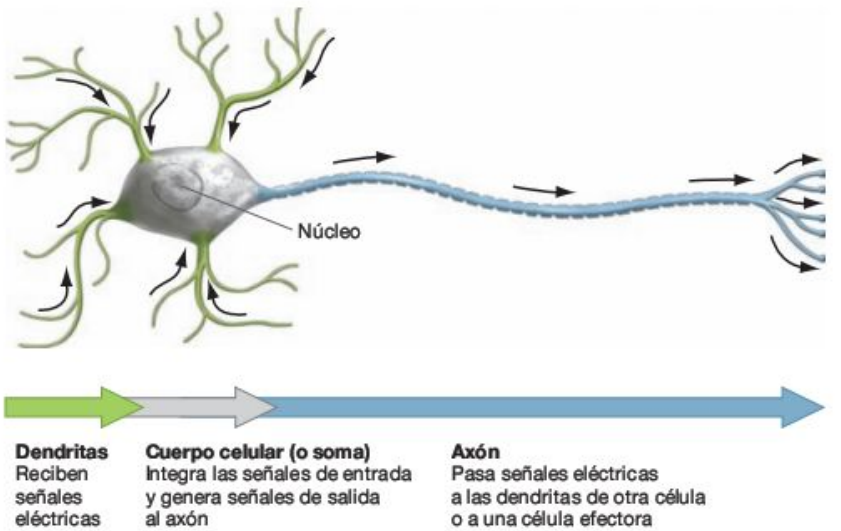
Golgi publicó sus observaciones iniciales en 1898. En las primeras décadas del siglo veinte, su trabajo y el de Santiago Ramón y Cajal revelaron algunos puntos importantes acerca de la anatomía de las neuronas. La mayoría de las neuronas tienen las mismas tres partes, que se muestran en la **Figura 45.3a:** (1) un cuerpo celular o soma, (2) un grupo muy ramificado de proyecciones cortas llamadas dendritas y (3) una o más proyecciones largas llamadas axones. Las dendritas raramente tienen más de 2 mm de longitud, pero los axones pueden tener más de un metro de largo. La cantidad de dendritas y su disposición varía mucho entre células. Es más, muchas células del cerebro solo tienen dendritas y carecen de axones.

¿Qué es lo que hacen las dendritas y los axones? Mucho antes de que los anatomistas empezaran su trabajo, se había establecido que las neuronas transportaban señales eléctricas. Basándose en observaciones de células teñidas, los investigadores sugirieron que la **dendrita** recibe una señal eléctrica del axón de las células adyacentes y que el **axón** de una neurona envía la señal a las dendritas y los cuerpos celulares de otras neuronas (**Figura 45.3b**). Las dendritas recogen las señales eléctricas, los axones las transmiten. El **cuerpo celular** o **soma,** que incluye el núcleo, también recibe señales de los axones. En el soma se integran las señales entrantes y se envía una señal de salida al axón.

Ramón y Cajal mantenía que la membrana plasmática de cada neurona es diferente y que las membranas de los axones y las dendritas se encuentran en uniones llamadas sinapsis. Esta hipótesis se confirmó a lo largo de los años cincuenta, cuando las imágenes de los microscopios electrónicos mostraron que solo un pequeño subgrupo de neuronas crean conexiones directas entre citoplasmas; la mayoría de las interacciones ocurren donde las membranas citoplasmáticas de dos neuronas conectan en la sinapsis.

El mensaje básico de los primeros estudios anatómicos era que las neuronas estaban muy ramificadas y que cada neurona crea muchas conexiones con otras neuronas. El interés de las investigaciones se centró en una nueva pregunta: si estas células transmiten señales eléctricas, ¿cómo crean las señales?

(a) Flujo de información a través de las neuronas.



(b) Las neuronas forman redes para facilitar el flujo de información.

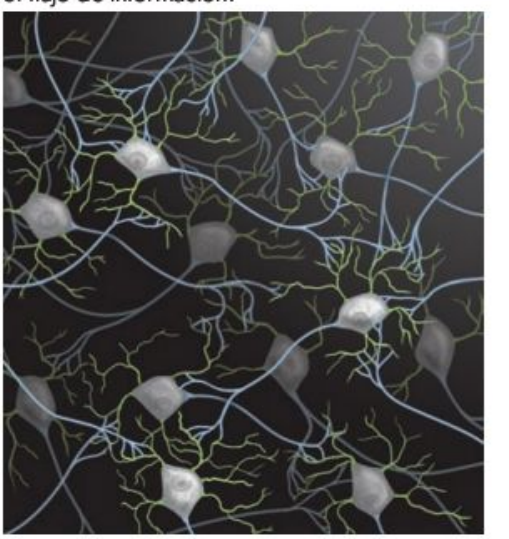


FIGURA 45.3 ¿Cómo fluye la información en una neurona? (a) Estructura de una neurona tipo. **(b)** La mayoría de las neuronas reciben aportaciones de varias neuronas diferentes y envían proyecciones a distintas neuronas.

EJERCICIO Elige una neurona en la parte (b). Marca el cuerpo celular (o soma) y el axón. Señala los puntos en los que la célula se pone en contacto con otras neuronas.

Introducción a los potenciales de membrana

Los iones tienen carga eléctrica. En casi todas las células, el citoplasma y los líquidos extracelulares adyacentes a la membrana plasmática contienen una distribución desigual de iones. Como resultado, la naturaleza de las células es inherentemente eléctrica. Una diferencia de carga eléctrica entre dos puntos cualesquiera crea una diferencia de **potencial eléctrico,** o **voltaje.** Si las cargas positivas y negativas de los iones que hay a ambos lados de la membrana plasmática no están equilibradas entre sí, la membrana tendrá un potencial eléctrico. Cuando un hay un potencial eléctrico a cada lado de la membrana plasmática, la separación de cargas recibe el nombre de **potencial de membrana.** Si hay una gran separación de cargas a lo largo de la membrana, entonces el potencial de membrana será grande. Es importante recordar que los potenciales de membrana solo se refieren a una separación de carga inmediatamente adyacente a la membrana plasmática, a cada lado de la membrana. Aunque hubiera un gran potencial de membrana, puede no haber separación de cargas ligeramente más lejos de la membrana.

Los potenciales de membrana se miden en unidades llamadas milivoltios. Un **milivoltio** (**mV**) es 1/1.000 de un voltio; un **voltio** es la unidad estándar de potencial eléctrico. Para ayudarte a entender mejor la magnitud de un milivoltio, una pila AA que compres en una tienda tiene un potencial eléctrico de 1.500 mV entre su polo + y su polo –. En las neuronas, los potenciales de membrana suelen ser de entre 70 y 80 mV.

Los potenciales de membrana son una forma de energía potencial. Cuando hay un potencial de membrana, los iones de ambos lados de la membrana tienen energía potencial. Para convencerte de que esto es verdad, piensa que si se quitara la membrana, los iones se moverían espontáneamente del área de su carga al área de carga diferente, causando un flujo de carga. Este flujo recibe el nombre de **corriente eléctrica.** Este movimiento ocurriría porque las cargas iguales se repelen y las cargas distintas se atraen.

Sin embargo, como sabemos por el Capítulo 6, los iones se mueven atravesando las membranas en respuesta a los gradientes de concentración así como a los gradientes de carga. Por tanto, un potencial de membrana también incluye la energía almacenada como gradiente de concentración de iones cargados a ambos lados de la membrana. Recuerda que la combinación de un gradiente eléctrico con un gradiente de concentración se llama **gradiente electroquímico.** ¿Qué tiene que ver todo esto con las neuronas?

¿Cómo se mantiene el potencial de reposo?

Cuando una neurona no está transmitiendo una señal eléctrica sino que está meramente presente y en reposo en el líquido extracelular, el potencial de membrana a lo largo de su membrana se denomina **potencial de reposo.** Para entender por qué existe el potencial de reposo, considera la distribución de los diferentes iones y otras moléculas cargadas a ambos lados de la membrana plasmática de la neurona. La mayoría de las moléculas grandes que hay dentro de las células son ácidos, que tienden a liberar un protón. Las proteínas, por ejemplo, están compuestas de aminoácidos. Cuando los ácidos liberan un protón, adquieren una carga negativa. Las proteínas intracelulares que tienden a estar cargadas negativamente reciben el nombre de *aniones orgánicos*. Debido a su gran tamaño y carga, los aniones orgánicos no se mueven a través de las membranas. El interior de una neurona también contiene bajas concentraciones de Na^+ y Cl^-. Dentro de una neurona, el ion dominante con carga positiva es el ion potasio (K^+). En el líquido extracelular, sin embargo, predominan el ion sodio (Na^+) y el ion cloruro (Cl^-). K^+, Na^+ y Cl^- pueden cruzar la membrana si están presentes los canales adecuados.

La **Figura 45.4** muestra las concentraciones relativas de los aniones orgánicos, K^+, Na^+ y Cl^- dentro y fuera de una neurona en reposo. Si cada tipo de ion se difundiera por la membrana según su gradiente de concentración, los aniones orgánicos y K^+ abandonarían la célula mientras que Na^+ y Cl^- entrarían. Pero los iones no pueden cruzar las bicapas de fosfolípidos fácilmente. Solo pueden cruzar las membranas plasmáticas eficazmente de tres formas: (1) fluyendo a lo largo de su gradiente electroquímico a través de un canal iónico; (2) transportados, mediante un cotransportador de membrana, con un ion que experimente un fuerte gradiente electroquímico o (3) bombeados contra un gradiente electroquímico por una proteína de membrana que hidrolice ATP.

En cada caso de movimiento del ion a través de la membrana plasmática, estará implicado un canal de membrana o una bomba. Recuerda del Capítulo 6 que los **canales iónicos** son poros en la membrana que solo permiten que iones específicos pasen a través de ellos. Cuando una neurona no está

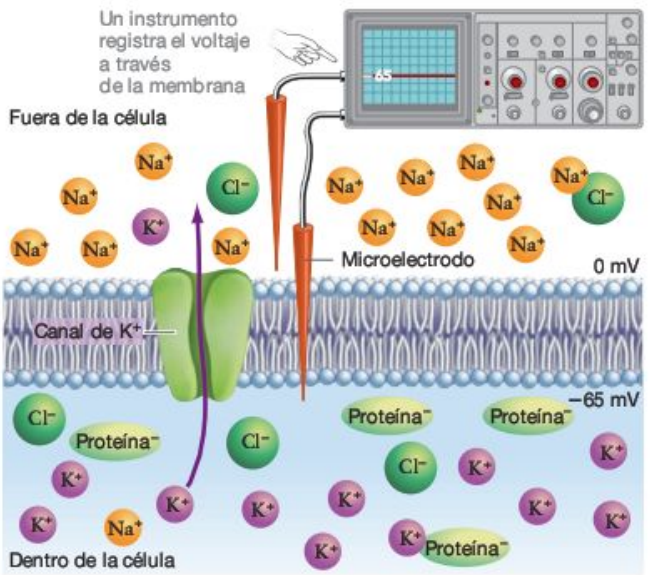


FIGURA 45.4 Las neuronas tienen un potencial de reposo. En las neuronas en reposo, la membrana es selectivamente permeable a K^+. A medida que el K^+ sale de la célula por su gradiente de concentración, el interior de la membrana se va cargando negativamente con respecto al exterior. Para medir el potencial de membrana de una neurona, los investigadores insertan un microelectrodo dentro de la célula y comparan esa lectura con la del exterior de la célula.

PREGUNTA ¿Seguirá K^+ saliendo indefinidamente? Explica tu respuesta.

activamente implicada en la transmisión de una señal eléctrica, el tipo más común de canal que se abre es el que admite iones de potasio. Por tanto, las neuronas en reposo son las más permeables a los iónes K^+, que cruzan la membrana fácilmente a lo largo de su gradiente de concentración. Para entender este punto, los biólogos dicen que la membrana es **selectivamente permeable,** es decir, permite un flujo de iones K^+ mucho mayor en comparación con los iones Cl^- o Na^+. Los canales de potasio implicados reciben a veces el nombre de **canales de goteo** o **«leak channels»,** porque permiten que el K^+ salga de la célula.

A medida que el K^+ pasa del interior de la célula al exterior a través de los canales de potasio, el interior de la célula se carga más y más negativamente con respecto al exterior. Este aumento de la carga negativa dentro de la célula empieza a atraer K^+ y contrarresta el gradiente de concentración que había favorecido la salida de K^+. Como resultado, la membrana alcanza un voltaje en el que hay un equilibrio entre el gradiente de concentración que mueve K^+ hacia afuera y el gradiente eléctrico que mueve K^+ hacia adentro. En este voltaje, ya no existe un movimiento neto de K^+. Este voltaje recibe el nombre de **potencial de equilibrio** para K^+. Aunque Cl^- y Na^+ atraviesan la membrana plasmática con mucha menor facilidad que K^+, también hay algunos movimientos de estos iones a través de unos pocos canales iónicos abiertos selectivos para cada ion. Como resultado, cada tipo de ion tiene un potencial de equilibrio distinto. La membrana en su conjunto tiene un potencial de membrana que combina los efectos de los iones individuales.

Además del movimiento pasivo de iones que tiene lugar cuando las neuronas están en reposo, la Na^+/K^+-ATPasa bombea Na^+ hacia fuera de la célula y K^+ hacia adentro. En concreto, la bomba de sodio y potasio utiliza la energía liberada en la rotura de ATP para expulsar tres iones Na^+ que se habían filtrado dentro de la célula y recuperar simultáneamente dos iones K^+ que se habían filtrado fuera de la célula (**Figura 45.5**). De esta manera, el transporte activo mediante la Na^+/K^+-ATPasa asegura que finalmente la concentración de K^+ sea mucho mayor dentro de la célula que fuera de esta, mientras que la concentración de Na^+ es menor dentro que fuera.

Como resultado de estas diferencias de concentración a ambos lados de la membrana, los iones Na^+ entrarían fácilmente en la célula y los iones K^+ saldrían rápidamente de ella si pudieran atravesar la membrana plasmática con facilidad. Además, el interior de la neurona está cargado negativamente con respecto al medio extracelular. Por ello, la neurona tiene un potencial de membrana de reposo negativo. El potencial de reposo representa la energía almacenada como gradiente de concentración en una serie de iones. Si entiendes este concepto, deberías poder añadir una Na^+/K^+–ATPasa a la Figura 45.4 y explicar por qué la Na^+/K^+-ATPasa y los canales de «goteo» de K^+ son vitales para establecer el potencial de reposo.

El **Cuadro 45.1** trata de cómo se calculan los potenciales de equilibrio para los iones individuales y cómo se utilizan los datos sobre concentración relativa y permeabilidad de varios iones para predecir el potencial de reposo. ¿Cómo miden los investigadores el voltaje en células reales?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Membrane Potentials

Utilización de microelectrodos para medir potenciales de membrana

Durante los años treinta y cuarenta del siglo XX, A. L. Hodgkin y Andrew Huxley ayudaron a poner en marcha el estudio

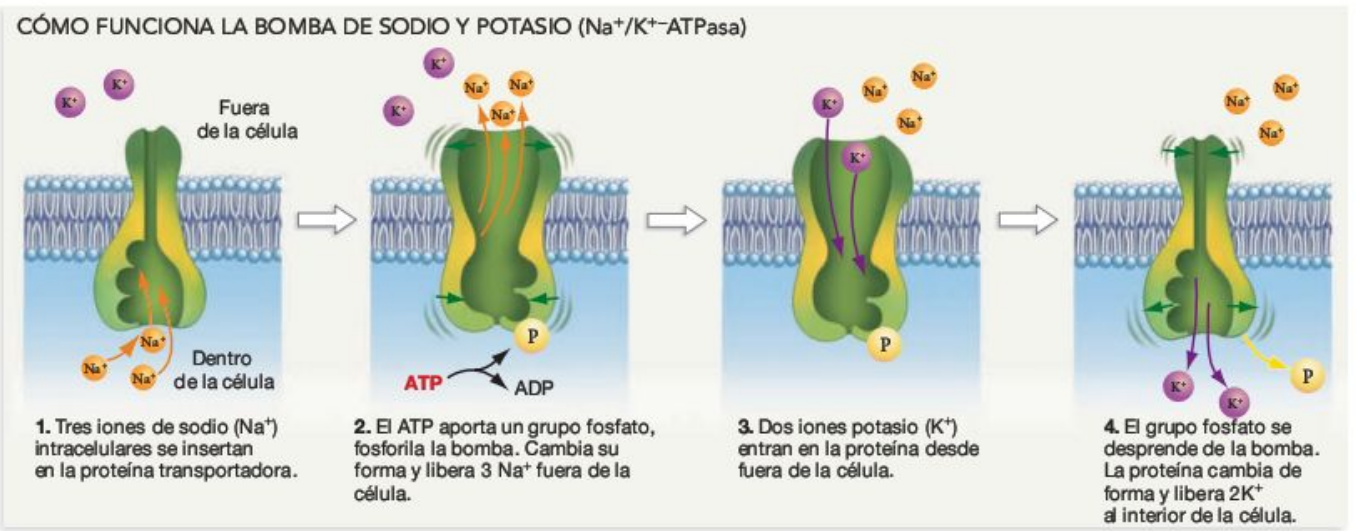


FIGURA 45.5 En las neuronas, la Na^+/K^+-ATPasa importa iones de potasio y exporta iones de sodio. Estructura de una neurona tipo. **(b)** Modelo del funcionamiento de la bomba. Haciendo un seguimiento del Na^+ y del K^+ radioactivos, los biólogos descubrieron que la bomba saca 3 Na^+ fuera de la célula por cada 2 K^+ metidos. Observa que esta bomba funciona mediante un cambio conformacional.

CUADRO 45.1 Utilización de las ecuaciones de Nernst y Goldman

Para calcular el voltaje de una membrana creado por varios iones, los biólogos empiezan calculando el potencial de equilibrio de cada ión implicado.

El potencial de equilibrio de un ión es el voltaje que desarrolla a través de la membrana cuando la velocidad de movimiento de un ión a través de la membrana bajando hacia su gradiente de concentración es igual a la velocidad a la que se mueve a través de la membrana, en dirección opuesta, bajando hacia su gradiente eléctrico. Dicho de otra forma, el potencial de equilibrio es el voltaje al que los gradientes de concentración y eléctrico que actúan en un ión se compensan. Se da un potencial de equilibrio si hay un gradiente de concentración para un ión y si la membrana es permeable a ese ión.

Los gradientes de concentración de los iones que contribuyen a los potenciales de equilibrio se deben a la acción de la Na^+/K^+–ATPasa. De esta manera, la energía química en forma de ATP se convierte en energía eléctrica en forma de potencial de membrana.

Para calcular la cantidad de energía que se necesita, los biólogos utilizan la ecuación de Nernst, una fórmula que convierte la energía almacenada en un gradiente de concentración en energía almacenada como potencial eléctrico. El gradiente de concentración se simboliza como $[\text{ión}]_o/[\text{ión}]_i$, donde $[\text{ión}]_o$ e $[\text{ión}]_i$ son las concentraciones del ión fuera y dentro de la célula respectivamente. El potencial eléctrico de ese ión se simboliza con E_{ion}. La ecuación de Nernst especifica el potencial de equilibrio para un tipo de ión como el siguiente:

$$E_{ion} = 2{,}3\frac{RT}{zF}\log\frac{[ion]_o}{[ion]_i}$$

En esta expresión, z es la valencia o carga del ión (por ejemplo, +1 para el potasio) y la expresión RT/F se conoce como potencial termodinámico. Los tres términos del potencial termodinámico son la constante de los gases (R), que actúa como una constante de proporcionalidad; la temperatura absoluta (T), medida en grados Kelvin; y la constante de Faraday (F),que especifica la cantidad de carga que transporta un mol de un ión con una valencia de +1 o –1. Observa que la ecuación de Nernst tiene como base el logaritmo decimal de proporción de la concentración del ión, $[\text{ión}]_o/[\text{ión}]_i$. Por tanto, el potencial termodinámico especifica el voltaje necesario para equilibrar una proporción de la concentración multiplicado por diez a través de la membrana. (Para más información sobre el uso de los logaritmos, véase **BioHabilidades 5**).

Es importante recordar que la ecuación de Nernst se aplica a un solo ión. Por ejemplo, supón que la concentración de potasio dentro del axón de una neurona de calamar se ha medido en 400 mM, aunque la concentración externa de este ión sólo es de 20 mM (**Tabla 45.1**). El potasio tiene una carga de +1, de modo que a 20ºC la parte RT/zF de la ecuación da +25 mV. En este caso, el potencial de equilibrio del potasio será:

$$E_k = 2{,}3 \times 25\text{ mV} \times \text{Log}\frac{20\text{ mM}}{400\text{ mM}}$$

$$E_k = 58\text{ mV} \times \log 0{,}05 = -75\text{ mV}$$

El signo menos indica que el interior del axón está cargado negativamente con respecto al exterior. Al repetir este proceso con los iones de Na^+ y los iones de Cl^-, obtenemos los siguientes resultados para el axón del calamar:

$$E_{Na} = 58\text{ mV} \times \log\frac{440\text{ mM}}{50\text{ mM}} = +54{,}8\text{ mV}$$

$$E_{Cl} = 58\text{ mV} \times \log\frac{560\text{ mM}}{51\text{ mM}} = -60\text{ mV}$$

De nuevo, date cuenta de que el potencial de equilibrio facilitado por la ecuación de Nernst se calcula independientemente para cada ión.

¿Cómo se relacionan los potenciales de equilibrio individuales con el potencial de membrana de reposo general? La ecuación de Nernst no puede utilizarse para calcular potenciales de membrana de reposo, porque ninguna célula es permeable a un solo ión. David Goldman describió una manera de calcular el potencial de membrana cuando K^+, Na^+ y Cl^- son capaces de atravesar la membrana. La ecuación de Goldman calcula un potencial de membrana combinando los efectos de iones individuales clave. Si las permeabilidades de esos iones se simbolizan como P_K, P_{Na} y P_{Cl} respectivamente, entonces la siguiente expresión da el potencial de membrana:

$$V_m = 58\text{ mV} \times \log\frac{[K^+]_o + \frac{P_{Na}}{P_K}[Na^+]_o + \frac{P_{Cl}}{P_K}[Cl^-]_i}{[K^+]_i + \frac{P_{Na}}{P_K}[Na^+]_i + \frac{P_{Cl}}{P_K}[Cl^-]_o}$$

En la neurona de un calamar, las permeabilidades relativas para K^+, Na^+ y Cl^- se describen por la proporción 1,0 : 0,03 : 0,1. Dadas esas proporciones y la concentración observada de cada ión dentro y fuera del axón, el potencial de reposo de la neurona puede calcularse así:

$$V_m = 58\text{ mV} \times \log\frac{20 + (0{,}03)440 + (0{,}1)51}{400 + (0{,}03)50 + (0{,}1)560}$$

$$= -62{,}5\text{ mV}$$

Esto se acerca al valor observado. Las ecuaciones de Nernst y de Goldman son maneras muy eficaces de entender la dinámica de los potenciales de equilibrio y de los potenciales de membrana.

TABLA **45.1** **Concentración de iones importantes a través de la membrana plasmática de la neurona en reposo de un calamar**

Ion	Concentración de citoplasma	Concentración extracelular	Potencial de equilibrio
Na^+	50mM	440mM	+54.8mV
K^+	400mM	20mM	–75mV
Cl^-	51mM	560mM	–60mV
Iones orgánicos$^-$	385mM	–	–

PREGUNTA ¿Por qué no hay un potencial de equilibrio para los iones orgánicos?

pionero sobre señalización eléctrica en animales. Su trabajo se centró en lo que ha llegado a convertirse en un clásico sistema modelo en el estudio de la señalización eléctrica: los gigantescos axones del calamar. Los calamares viven en los océanos y sirven de alimento a peces y ballenas. Cuando un calamar se ve amenazado, las señales viajan por el axón a las células musculares. Cuando estos músculos se contraen, se expele el agua de una cavidad que tiene el calamar. Como resultado, este escapa del peligro gracias a la propulsión a chorro (véase Capítulo 31). La señalización eléctrica extremadamente rápida es una adaptación que ayuda a que el calamar evite ser devorado.

Hodgkin y Huxley decidieron estudiar el axón del calamar simplemente debido a su gran tamaño. Muchos de los axones humanos miden 2 μm de diámetro, pero el del calamar tiene un diámetro de aproximadamente 500 μm. Este axón era lo suficientemente grande como para que los investigadores pudieran registrar los potenciales de membrana mediante la inserción de un cable a lo largo del mismo. Esta fue la mejor aproximación disponible en aquel momento para medir los voltajes de las células y era preciso un axón con un diámetro excepcionalmente grande.

Midiendo la diferencia de voltaje existente entre el cable del interior de la célula y un electrodo fuera de esta, Hodgkin y Huxley pudieron estimar el voltaje existente a través de la membrana plasmática de la neurona y observar cómo cambiaba con el tiempo. Posteriormente, otros investigadores desarrollaron microelectrodos de vidrio suficientemente pequeños como para ser insertados en células nerviosas más pequeñas para registrar el voltaje de membrana.

Con su primer equipo relativamente sencillo, Hodgkin y Huxley fueron capaces de registrar el potencial de reposo del axón y documentar que puede alterarse por algo llamado potencial de acción.

¿Qué es el potencial de acción?

Un potencial de acción es un cambio rápido y temporal en un potencial de membrana. La **Figura 45.6** muestra la forma de

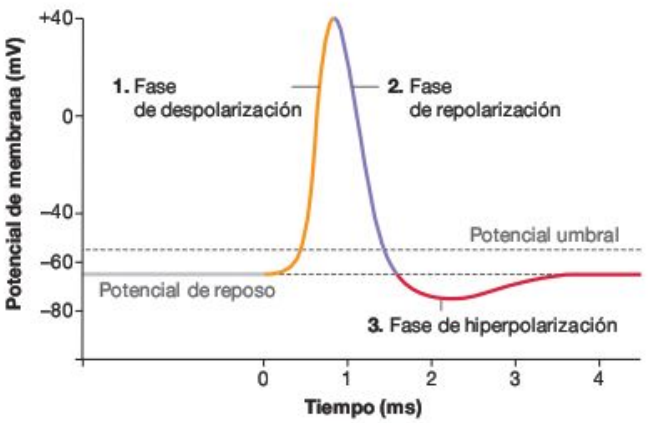


FIGURA 45.6 El potencial de acción es un cambio estereotipado del potencial de membrana. La mayoría de los potenciales de acción tienen la forma general que mostramos aquí.

potencial de acción que Hodgkin y Huxley registraron en el gigantesco axón del calamar, la señal que permite a estos animales escapar con su propulsión a chorro de sus predadores. El potencial de acción tiene tres fases distintas:

1. El hecho inicial es una rápida **despolarización** de la membrana. (Se dice que una membrana está polarizada si las cargas a ambos lados son diferentes. Despolarización significa que la membrana se vuelve menos polarizada que antes). Para que empiece un potencial de acción, el potencial de membrana debe pasar de su potencial de reposo de −65mV a unos −55 mV. Si la membrana se despolariza menos de eso, no se dará el potencial de acción. Pero si se alcanza este **umbral potencial,** se abren ciertos canales en la membrana del axón y los iones se precipitan en el axón, siguiendo sus gradientes electroquímicos. El flujo de corriente causa más despolarización. En concreto, el interior de la membrana se vuelve menos negativo y después positivo con respecto al exterior.
2. Cuando el potencial de membrana alcanza cerca de +40 mV, hay un cambio abrupto. Este cambio está desencadenado por el cierre de ciertos canales iónicos y la apertura de otros canales iónicos en la membrana. Durante esta segunda fase del potencial de acción, la membrana experimenta una rápida **repolarización** a medida que los iones fluyen hacia fuera del axón.
3. La repolarización realmente da como resultado que la membrana se vuelve brevemente más negativa que el potencial de reposo, estado que recibe el nombre de **hiperpolarización.** Por este motivo, los biólogos llaman a la parte final del potencial de acción la fase de hiperpolarización.

En conjunto, las tres fases de un potencial de acción ocurren en unos pocos milisegundos.

Hodgkin y Huxley realizaron otras observaciones importantes sobre el potencial de acción. Además de ser rápido, es un acontecimiento del tipo «todo o nada». No hay nada llamado potencial de acción parcial y todos los potenciales de acción de una neurona dada son idénticos en magnitud y duración. Los biólogos también descubrieron que los potenciales de acción podían desencadenarse si se despolarizaba la membrana artificialmente mediante la aplicación de una corriente eléctrica mediante un microelectrodo. Finalmente, los potenciales de acción se propagan a lo largo del axón. Cuando se ha registrado un impulso en un punto concreto del axón de un calamar, se observa poco después un potencial de acción idéntico en forma y tamaño más abajo del mismo axón. Se dice que las neuronas tienen **membranas excitables,** porque son capaces de generar potenciales de acción que se propagan rápidamente a lo largo de sus axones.

Todas estas observaciones sugirieron un mecanismo de señalización eléctrica. En el sistema nervioso, la información está codificada en forma de potenciales de acción que viajan a lo largo de los axones. La frecuencia de los potenciales de acción, no su tamaño, es la señal importante. En el gigantesco axón del calamar, los potenciales de acción señalan a los músculos que deben contraerse. Como resultado, el animal escapa del peligro.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

Las membranas plasmáticas de las neuronas transportan un potencial de reposo porque la Na^+/K^+-ATPasa bombea Na^+ hacia fuera de la célula y K^+ hacia adentro y porque la membrana es selectivamente permeable a los iones K^+, que se filtran hacia afuera.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar lo que hacen las ecuaciones de Nernst y de Goldman.
2) Predecir lo que le pasaría al potencial de reposo del axón de un calamar si se bloquearan los canales de potasio.

45.2 Análisis del potencial de acción

Una vez que fue posible registrar los cambios del potencial de membrana de una forma precisa, se abrió todo un nuevo campo de investigación. La cuestión más urgente era entender qué iones están implicados en las corrientes que forman el potencial de acción. ¿Es el Na^+, el Cl^- o el K^+ responsable de las fases de despolarización y repolarización del hecho? Una hipótesis temprana fue que el potencial de acción era el resultado de un fallo temporal de la permeabilidad selectiva de la membrana. Se creía que todos los canales se abrían y permitían una entrada libre de Na^+ y Cl^- así como de K^+. Pero la hipótesis de la apertura de todos los canales se encontró con problemas cuando los investigadores fueron capaces de medir las concentraciones de cada ion a ambos lados de la membrana del axón del calamar. Dadas las concentraciones de iones observadas cuando la neurona estaba en reposo, la hipótesis de todos los canales abiertos predecía que el pico del potencial de acción debería tener lugar a aproximadamente 0 mV, no a los +40mV observados.

Por el contrario, Hodgkin observó que +40 mV estaba cerca del potencial de equilibrio para Na^+. La comprensión de este hecho motivó la hipótesis de que la fase de despolarización del potencial de acción se daba como resultado de una entrada de iones de sodio. ¿Cómo podía probarse esta idea?

Las diferentes corrientes iónicas son responsables de la despolarización y la repolarización

Para entender las corrientes responsables del potencial de acción, Hodgkin y Huxley registraron la actividad eléctrica en el axón de un calamar inmerso en agua de mar. Después, sustituyeron el agua marina por una solución isotónica que contenía un azúcar sin carga y metabólicamente inerte llamado dextrosa. La **Figura 45.7** muestra el resultado de este experimento. Al lavar los Na^+ de la solución que rodeaba el axón, se eliminaron los potenciales de acción. Pero cuando los biólogos sustituyeron la solución de dextrosa con agua de mar, se restauraron los potenciales de acción. Es más, cuando utilizaron soluciones con varias concentraciones de Na^+ en lugar de agua marina, Hodgkin y Huxley descubrieron que el pico del potencial de acción seguía el potencial de equilibrio del Na^+ a medida que variaba con la concentración de Na^+ fuera de la célula. Todos estos datos respaldaron con fuerza la hipótesis de que el potencial de acción comienza cuando el Na^+ fluye

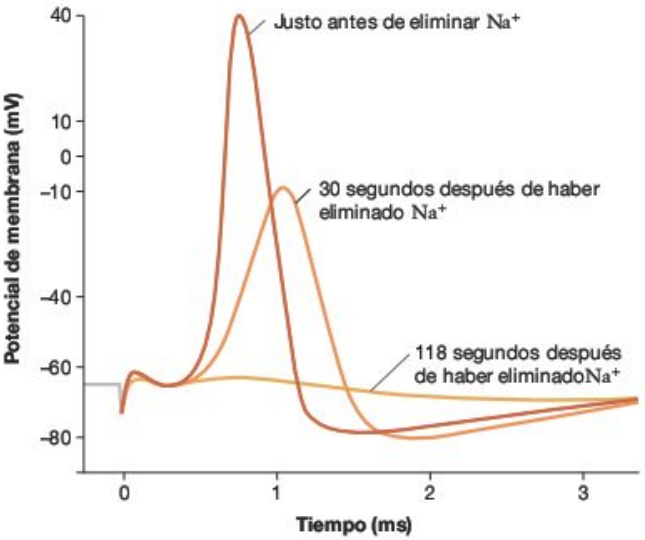


FIGURA 45.7 Los potenciales de acción disminuyen cuando se elimina Na^+ de la solución que rodea a la neurona. Potenciales de acción registrados a intervalos después de que una solución que contenía Na^+ se eliminara del axón de un calamar con una solución que contenía dextrosa isotónica.

PREGUNTA ¿Por qué era importante que los investigadores utilizaran una solución isotónica de dextrosa?

hacia dentro de la neurona. Los iones de sodio son responsables de la fase de despolarización.

¿Qué flujo de iones es responsable de la fase de repolarización de un potencial de acción? Al utilizar K^+ radioactivo, Hodgkin y Huxley demostraron que había un fuerte flujo de iones potasio que salía de la célula durante la fase de repolarización. Por ello, el potencial de acción consiste en un gran flujo hacia adentro de iones sodio seguido de un gran flujo hacia fuera de iones potasio. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de añadir unas etiquetas en las que se lea «Los canales de sodio se abren: Na^+ entra» y «Los canales de potasio se abre: K^+ sale» a la Figura 45.6. ¿Qué canales iónicos son responsables de estas corrientes y cómo funcionan?

¿Cómo funcionan los canales dependientes de voltaje?

Cuando hablamos de los canales iónicos en el Capítulo 6, los presentamos como simples proteínas estáticas que facilitan un chorro constante de iones. Pero las investigaciones acerca del potencial de acción sugieren que ciertos canales iónicos se abren y cierran en respuesta a cambios en el voltaje de membrana. A este tipo de proteínas las llamamos **canales dependientes de voltaje.** La conformación de estos canales cambia en respuesta a las cargas presentes en la superficie de la membrana. Estos cambios de conformación motivan la apertura o cierre de los canales.

Para estudiar la relación entre el voltaje de membrana y la actividad de los canales, Hodgkin y Huxley utilizaron una técnica denominada fijación del voltaje. La **fijación del voltaje** permite a los investigadores mantener un axón a cualquier voltaje y registrar las corrientes eléctricas generadas por los flujos de Na^+ y K^+ a través de la membrana.

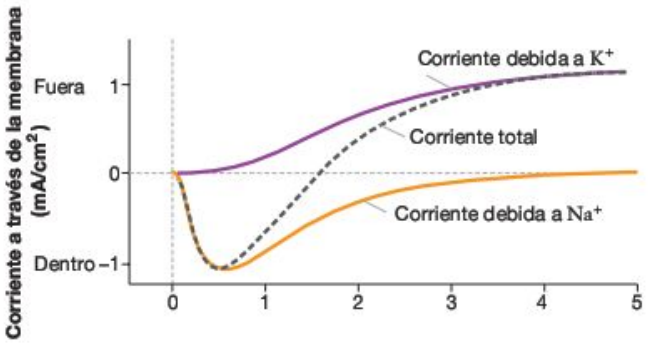


FIGURA 45.8 La técnica de la fijación del voltaje permitió registrar los flujos de corriente a través de las membranas. Cuando Hodgkin y Huxley fijaron el voltaje de un axón de calamar a –9mV, registraron el flujo de corriente de esta. Inicialmente, la corriente fluyó hacia el axón y después otra vez hacia fuera. Como se aprecia en las líneas naranja y lila, esta corriente se debe a un flujo rápido de Na^+ hacia el interior de la célula y un flujo más lento de K^+ hacia el exterior.

La **Figura 45.8** muestra las corrientes que Hodgkin y Huxley registraron cuando fijaron el voltaje de un axón de calamar a –9mV. La figura muestra la corriente de la despolarización. Este registro indica una rápida corriente hacia el interior de la célula seguida de una corriente más lenta hacia el exterior. Los registros representados por las líneas naranja y lila rompen esta corriente general en sus componentes gracias a un flujo hacia dentro de Na^+ y un flujo hacia fuera de K^+ respectivamente.

Este y otros experimentos confirmaron que los canales de Na^+ y K^+ se abren en respuesta a cambios del voltaje. Cuando la membrana plasmática de la región del axón se despolariza, los canales dependientes de voltaje de Na^+ se abren durante menos de un milisegundo. Los iones de sodio se precipitan hacia la célula a través de estos canales abiertos, porque la concentración de Na^+ es mayor fuera de la célula y los iones de Na^+ se ven atraídos al interior negativamente cargado. El resultado es que el interior de la membrana se carga positivamente, pasa de un potencial de reposo de –70 mV a –50 mV. Este cambio hace que se abran muchos canales de Na^+ adicionales. Como resultado, los iones de Na^+ inundan el interior, generando un potencial de acción. Poco después de que este potencial esté funcionando, los canales dependientes de voltaje de Na^+ se cierran y se abren los dependientes del voltaje de K^+.

Los datos de Hodgkin y Huxley también contestaban una pregunta: si los iones de Na^+ fluyen hacia el interior y los iones de K^+ fluyen hacia el exterior, ¿por qué no se compensan las dos corrientes? La observación clave es que la corriente de potasio va con cierto retraso. Los canales de Na^+ se cierran a medida que el potencial de membrana se acerca a +54 mV y que los canales de K^+ dependientes de voltaje se abren. En este punto, el interior de la membrana posee un exceso de carga positiva y favorece el flujo de K^+ hacia el exterior a través de los canales de K^+ abiertos. A medida que K^+ sale de la célula, el potencial de membrana cae de nuevo hacia los niveles de reposo.

En resumen, estos primeros estudios demostraron que los potenciales de acción resultaban de la actividad alterna de los canales de Na^+ y K^+ dependientes de voltaje. Si entiendes este concepto, deberías poder explicar (1) por qué la apertura de los canales de Na^+ despolariza una membrana y (2) por qué los flujos de K^+ la repolarizan. Una vez que se estudiaron estos hechos, la atención se centró en los canales mismos. ¿Cómo funcionan las proteínas dependientes del voltaje?

La técnica de fijación de membrana y los estudios de los canales únicos El estudio de los canales iónicos individuales fue posible cuando E. Neher y B. Sakmann perfeccionaron la técnica **pinzamiento zonal** o **técnica de fijación de membrana** (también conocida por su nombre en inglés: **patch clamping**). Como muestra la **Figura 45.9a,** los investigadores tocaron una membrana con un microelectrodo de punta fina y realizaron una succión para capturar un solo canal iónico dentro de la punta del microelectrodo. La succión sella la membrana contra el vidrio, sin que se escape ninguna corriente. Usando esta técnica, los investigadores anotaron las corrientes que fluían por los canales individuales. Las lecturas que muestra la **Figura 45.9b** son típicas y reflejan puntos importantes de la naturaleza de los canales dependientes de voltaje:

- *Los canales dependientes de voltaje están abiertos o cerrados.* No hay una graduación en el comportamiento del canal. Esta conclusión se basa en la forma de los registros de corriente.
- *Los canales de sodio se abren rápido tras la despolarización.* Se mantienen abiertos alrededor de un milisegundo y se cierran. A medida que los iones Na^+ se precipitan en el axón, el interior se vuelve eléctricamente positivo. Poco después de la despolarización inicial, los canales de sodio se cierran y permanecen inactivos entre 1-2 ms. Esto explica por qué la célula se puede repolarizar: cuando se cierran los canales de sodio, tienen un lapso antes de que se puedan abrir de nuevo. La **Figura 45.9c** muestra un modelo de cómo se abren estos canales.
- *Los canales de potasio se abren con retraso tras la despolarización.* Siguen abriéndose y cerrándose hasta que la membrana se repolariza. Cuando la membrana vuelve al potencial de reposo, estos canales se mantienen cerrados.

Las observaciones sobre el comportamiento de los canales de Na^+ ayudaron a explicar por qué el potencial de acción es un hecho tipo todo o nada. Lo más probable es que los canales de Na^+ se abran conforme una membrana se despolariza. Por tanto, una despolarización inicial ocasiona la apertura de más canales Na^+, que despolarizan más la membrana y motivan la apertura de canales Na^+ adicionales, de forma que muestran una **retroalimentación positiva.** Este mecanismo de control se da cuando la existencia de un evento hace que sea más probable que el mismo evento se vuelva a repetir. Por ejemplo, cuando se enciende una mecha, el calor de la reacción de oxidación acelera la reacción misma, que genera más calor y reacciones de oxidación adicionales, manteniendo la mecha encendida. En los organismos no suele haber retroalimentación positiva porque con frecuencia motiva hechos descontrolados.

Si entiendes cómo funcionan los canales de K^+ y de Na^+, deberías ser capaz de explicar (1) por qué la retroalimentación positiva ocurre en la apertura de los canales de Na^+, (2) por qué el Na^+ deja de fluir a través de la membrana durante un potencial de acción y (3) por qué los canales de K^+ empiezan a abrirse.

La fijación de voltaje y el pinzamiento zonal no fueron los únicos avances técnicos que ayudaron a los investigadores a

explorar la dinámica de los canales dependientes de voltaje. El descubrimiento de venenos que atacan a las neuronas, procedentes de fuentes tan diversas como las serpientes venenosas y las plantas dedaleras, también proporcionaron herramientas experimentales importantes.

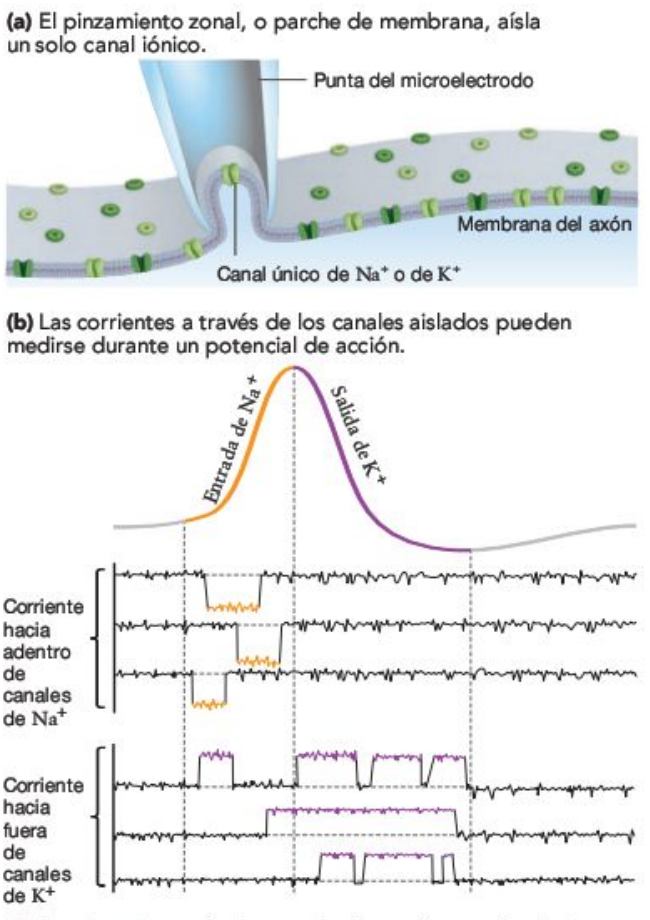


FIGURA 45.9 El pinzamiento zonal, o técnica de fijación de membrana (*patch clamping*, en inglés), permite tomar registros de canales individuales. **(a)** Esta técnica depende del uso de microelectrodos de puntas extremadamente finas. El objetivo es aislar un canal y tomar registros. **(b)** Registros actuales de tres canales de sodio y tres canales de potasio dependientes de voltaje. No fluye corriente a través de ningún canal durante el reposo. **(c)** Los cambios en la conformación de los canales dependientes de voltaje son responsables de los cambios en la permeabilidad de una neurona a los iones Na^+ y K^+.

Utilización de las neurotoxinas para identificar canales y analizar corrientes Muchas de las toxinas producidas por animales y plantas venenosos causan convulsiones, parálisis o inconsciencia cuando se ingieren. Basándose en esos síntomas, los médicos e investigadores sospecharon que por lo menos algunos venenos afectan a las funciones neuronales; tales venenos se conocen con el nombre de **neurotoxinas.** Esta hipótesis se vio apoyada cuando los biólogos utilizaron la tetrodotoxina que se encuentra en el pez globo, o fugu, para tratar los gigantescos axones de las langostas. Aunque el potencial de reposo en las neuronas tratadas era normal, los potenciales de acción se eliminaron. En concreto, la corriente de K^+ dirigida hacia fuera era normal, pero el flujo de Na^+ dirigido hacia el interior se borró. Basándose en este resultado, los investigadores concluyeron que la toxina del pez globo bloquea específicamente el canal de Na^+ dependiente de voltaje. La hipótesis es que la toxina se une a un sitio específico de la proteína del canal, impidiendo que este funcione. Así, los investigadores pueden utilizar neurotoxinas para bloquear solo ciertos canales.

Por el contrario, cuando los investigadores trataron las neuronas con el veneno de serpientes mamba negra, los datos preliminares indicaron que eran los canales de K^+ los que se bloquearon. Para probar su hallazgo con mayor rigor, los investigadores bañaron las neuronas en una solución que contenía veneno de mamba negra y estudiaron las corrientes de K^+ resultantes. Como habían predicho, el veneno tuvo un efecto espectacular en la permeabilidad de la membrana al K^+. Sin embargo, el veneno no paró la corriente completamente. En su lugar, los datos sugieren que un canal de K^+ específico sufrió los efectos del veneno pero que otros canales de K^+ seguían permitiendo un flujo de corriente (**Figura 45.10**). La existencia de canales de K^+ múltiples en los axones se confirmó gracias a estudios de pinzamiento zonal que documentaron que los iones K^+ fluían a través de varios tipos de canales K^+, cada uno con distintas propiedades. Los experimentos con neurotoxinas ayudaron a establecer que la mayoría de las neuronas contienen solo un tipo de canal de sodio pero varios tipos de canal de potasio.

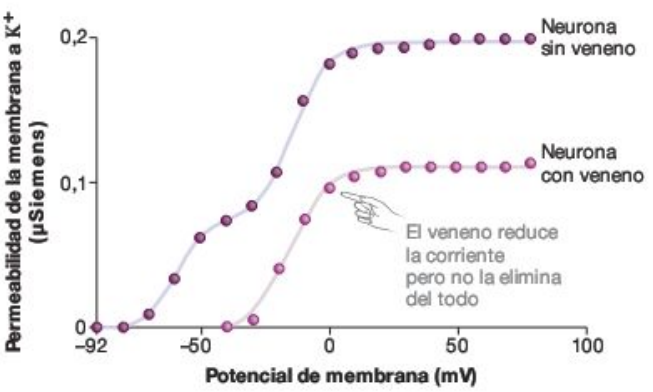


FIGURA 45.10 Los experimentos con veneno demostraron que hay más de un canal de potasio. Permeabilidad de la neurona al K^+ como función del voltaje de membrana (el μSiemens es una unidad de conductancia). Cada punto de datos se generó midiendo la permeabilidad de la membrana mientras que se fijaba la membrana a un potencial concreto.

Sin embargo, los experimentos revisados hasta ahora no han considerado una pregunta fundamental sobre señalización eléctrica: ¿cómo se mueven los potenciales de acción a lo largo de los axones?

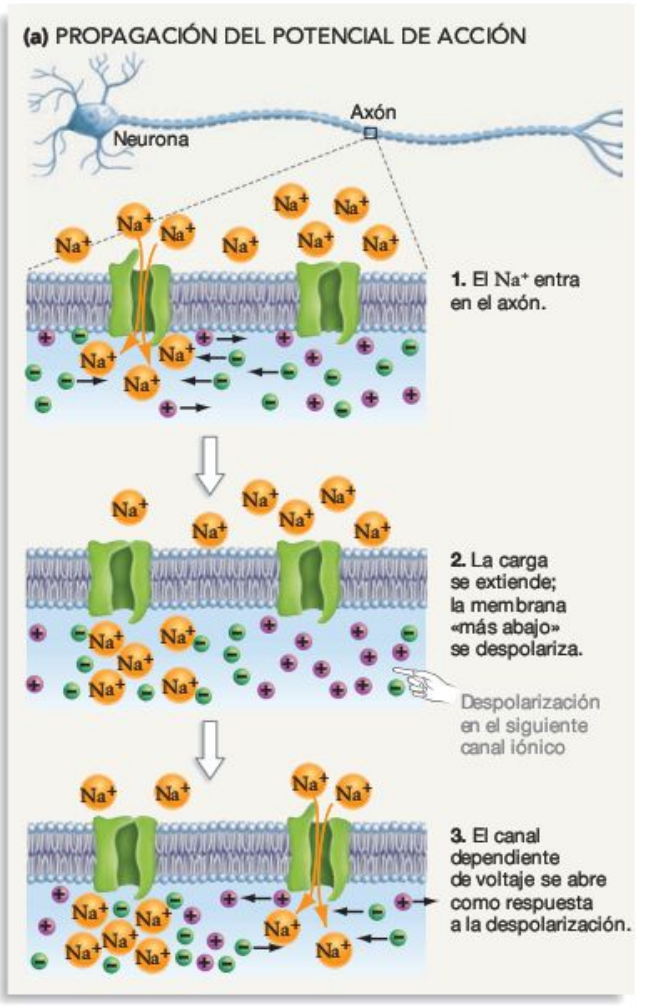
¿Cómo se propaga el potencial de acción?

Para explicar cómo se propagan los potenciales de acción por un axón, Hodgkin y Huxley formularon la hipótesis de que la entrada de Na^+ hace que la carga se disperse alejándose de los canales de sodio. Como muestra la **Figura 45.11a,** las cargas positivas dentro de la célula son repelidas por la entrada de Na^+ y las cargas negativas atraídas al Na^+. A medida que esas cargas positivas son empujadas más y más lejos del canal de sodio inicial, crean una corriente local que hace que nuevas secciones de la membrana, cercanas al lugar inicial de un potencial de acción, se despolaricen. Como respuesta, los canales de Na^+ dependientes de voltaje cercanos se abren y tiene lugar la retroalimentación positiva, lo que da como resultado un potencial de acción hecho y derecho. De este modo, el potencial de acción está continuamente regenerándose a medida que baja por el axón (**Figura 45.11b**). La señal no disminuye mientras se mueve, porque la respuesta es todo o nada.

¿Por qué los potenciales de acción no se propagan hacia la parte superior del axón? La respuesta es que los canales de Na^+ son **refractarios,** es decir, una vez que se han abierto y cerrado, es menos probable que se vuelvan a abrir durante un breve periodo. Los potenciales de acción se propagan solo en una dirección, porque los canales de sodio «de más abajo» no están en el estado refractario. La fase de hiperpolarización, en la que la membrana es más negativa que el potencial de reposo, también evita que la carga que se extiende «más arriba» desencadene un potencial de acción en esa dirección.

Entender cómo se propaga el potencial de acción ayudó a que los investigadores explicaran por qué los axones de calamar son tan grandes. La misma cantidad de carga se extiende más lejos en un axón si tiene un diámetro grande en vez de un diámetro pequeño, porque la proporción de carga que se extiende a los lados y se «pierde» en términos de conducción de señal es menor. Como resultado, el gigantesco axón del calamar y otras neuronas grandes transmiten los potenciales de acción mucho más rápido que los axones pequeños. El gran tamaño del axón del calamar es una adaptación que hace posible una señalización particularmente veloz.

El análisis de la extensión de la carga también ayudó a que los biólogos explicaran el fenómeno llamado mielinización. Son relativamente pocos los vertebrados que poseen axones gigantes. En su lugar, en los vertebrados (y en algunos invertebrados) las membranas de unas células accesorias especializadas envuelven los axones de las neuronas. En el sistema nervioso central, estas células son los **oligodendrocitos.** En el sistema nervioso periférico, descrito en la Sección 45.4, las células son las denominadas **células de Schwann** (**Figura 45.12a**). Los oligodendro-



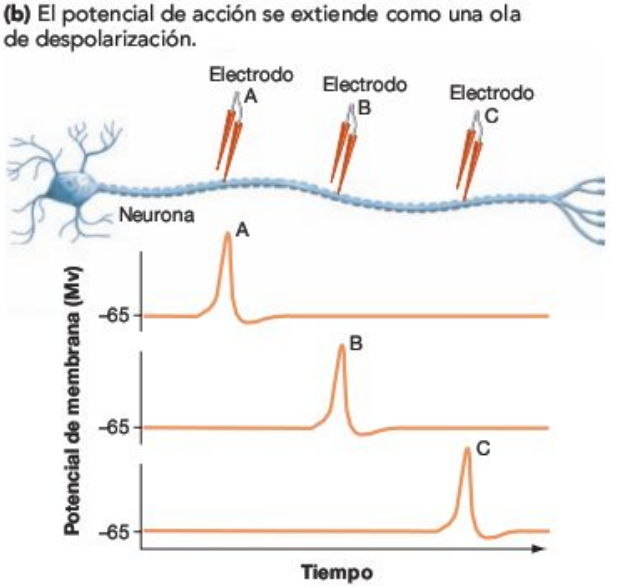


FIGURA 45.11 Los potenciales de acción se propagan porque la carga se extiende bajando por la membrana. (a) Un potencial de acción comienza con una entrada de Na^+. La entrada de carga positiva atrae cargas negativas dentro de la célula y repele las cargas positivas. Como resultado, la carga positiva se extiende alejándose del canal por el que entran los iones Na^+ y despolariza las regiones cercanas de la neurona. Como respuesta, se abren los canales de Na^+ dependientes de voltaje. **(b)** El potencial de acción se extiende a la parte inferior del axón como una ola de despolarización, pero no hay pérdida de señal porque el potencial de acción «todo o nada» se regenera conforme viaja.

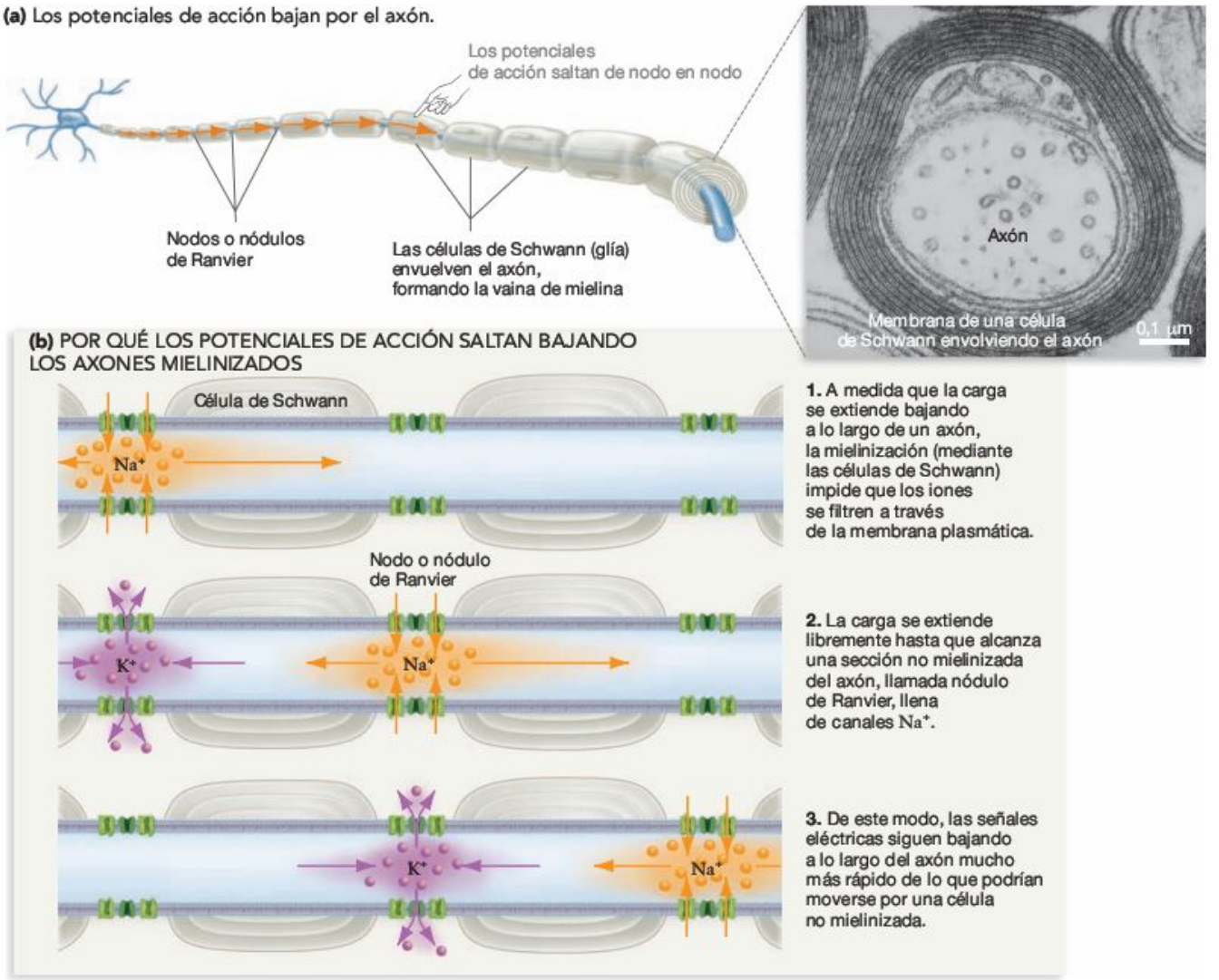


FIGURA 45.12 Los potenciales de acción se propagan rápidamente por los axones mielinizados.

citos y las células de Schwann son dos de los distintos tipos de células del sistema nervioso que sirven de apoyo a las neuronas. Colectivamente, estas células accesorias reciben el nombre de **glía** o **neuroglía.** Cuando los oligodendrocitos o las células de Schwann envuelven un axón, forman la **vaina de mielina,** que actúa como un tipo de aislamiento eléctrico. A medida que la carga se extiende a la parte inferior del axón, la presencia de la vaina de mielina impide que se filtre carga en forma de iones a través de la membrana plasmática de la neurona. En consecuencia, la entrada de carga resultante de un potencial de acción es capaz de extenderse libremente hasta que llega a una sección no mielinizada del axón llamada **nodo o nódulo de Ranvier** (**Figura 45.12b**). El nodo o nódulo tiene una densa concentración de canales de Na^+ dependientes de voltaje, de modo que pueden darse potenciales de acción. De esta forma, las señales eléctricas saltan bajando el axón mielinizado mucho más rápido de lo que lo harían en un axón no mielinizado. En un axón no mielinizado, hay canales de sodio y potasio por todas partes y se dan potenciales de acción continuamente. Si entiendes este concepto, deberías poder dibujar un diagrama como la Figura 45.12, mostrando cómo se propagan lentamente los potenciales de acción a lo largo de los axones no mielinizados. (Pista: consulta la Figura 45.11a.) La mielinización se interpreta como una adaptación que hace posible una rápida transmisión de las señales eléctricas en axones que tienen un diámetro pequeño.

Para que recuerdes bien la importancia de la mielinización, considera lo que ocurre cuando disminuye. Si la mielina se degenera, la transmisión de las señales eléctricas se ralentiza. La enfermedad de la **esclerosis múltiple** (**MS**) se desarrolla a medida que aumentan los daños a la mielina y la transmisión de señales eléctricas se reduce, haciendo que los músculos se debiliten y la coordinación empeore. Los síntomas de la MS son muy variables, conduciendo, en casos muy graves, a la parálisis.

¿Qué ocurre una vez que un potencial de acción ha viajado a lo largo del axón? Ramón y Cajal propuso, y el microscopio electrónico lo confirmó, que en la mayoría de las neuronas la membrana situada en el extremo final del axón se acerca a la membrana de la dendrita de otra neurona. Las superficies de ambas membranas están separadas por un pequeño hueco. ¿Qué ocurre cuando llega un potencial de acción a este punto de contacto entre las células?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Durante un potencial de acción, el voltaje de la membrana pasa por unos cambios rápidos debido a una entrada de iones sodio, seguida de una salida de iones potasio.
- Los potenciales de acción se propagan bajando por un axón porque los iones de sodio que afluyen despolarizan las partes adyacentes de la membrana.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama con los cambios en el voltaje de membrana que tienen lugar durante el potencial de acción y añadir notas explicando por qué, a nivel molecular, ocurre cada paso en la señal.
2) Hacer un diagrama con etiquetas que expliquen por qué un potencial de acción se extiende bajando por un axón.
3) Explicar cómo funciona la dependencia de voltaje, por qué el potencial de acción es un fenómeno de tipo todo o nada, por qué la naturaleza refractaria de los canales de sodio es importante y por qué la mielinización aumenta la velocidad de las señales eléctricas.
4) Predecir qué pasaría si los canales de sodio continuaran abriéndose una vez que hubiera terminado la despolarización de la membrana.

45.3 La sinapsis

El citoplasma de la mayoría de las neuronas no está conectado directamente al citoplasma de otras neuronas. En base a esta observación, debe haber algún mecanismo indirecto que transmita las señales eléctricas de célula a célula a través de sus membranas plasmáticas. En los años veinte del siglo XX, Otto Loewi demostró que el mecanismo indirecto implica moléculas llamadas neurotransmisores. Los **neurotransmisores** son moléculas que transmiten la información de una neurona a otra o de una neurona a una célula diana de un músculo o de una glándula.

Loewi estaba interesado en cómo el sistema nervioso afecta al ritmo cardiaco. Sabía que las señales del nervio vago, un nervio que se origina en el tronco encefálico y que se extiende hacia el abdomen, ralentizan el corazón. Realizó el experimento cuyo diagrama puedes ver en la **Figura 45.13** para probar su hipótesis de que la señal de nervio a músculo es transportada por una sustancia química. Primero, aisló el nervio vago y el corazón de una rana. Como había predicho, el ritmo cardiaco se ralentizó al estimular el nervio eléctricamente. Pero cuando tomó la solución que rodeaba el primer corazón y la aplicó a otro corazón aislado, el ritmo cardiaco de este segundo corazón también se ralentizó. Este resultado proporcionó una buena evidencia acerca de la transmisión química de las señales eléctricas. El nervio vago había liberado un neurotransmisor en la solución.

¿Cómo se transmiten los neurotransmisores? Cuando la microscopia electrónica se volvió disponible alrededor de 1950, los biólogos comprendieron finalmente la naturaleza física de la conexión entre neuronas. Esta interconexión recibe el nombre de **sinapsis.** Como muestra la **Figura 45.14,** las membranas de los axones y de las dendritas se yuxtaponen.

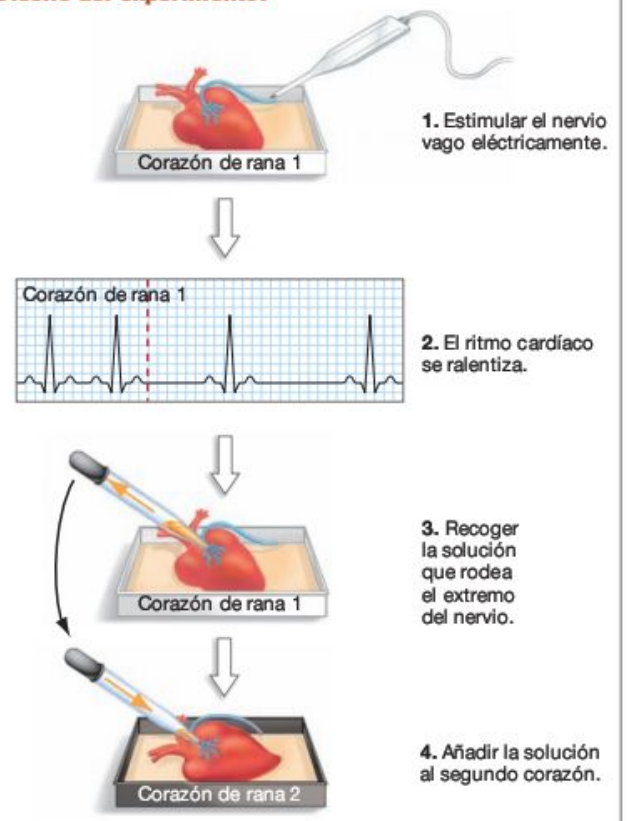
Experimento

Pregunta: ¿Cómo se transfiere la información de una neurona a otra?

Hipótesis: Las moléculas denominadas neurotransmisores transportan información de una neurona a la siguiente.

Hipótesis nula: La información no se transmite entre neuronas en forma de moléculas.

Diseño del experimento:



Predicción: El ritmo cardíaco se ralentizará.

Predicción de la hipótesis nula: No habrá cambios en el ritmo cardíaco.

Resultados:

Conclusión: El nervio vago libera moléculas que ralentizan el ritmo cardíaco. Los neurotransmisores transportan la información.

FIGURA 45.13 Evidencia experimental de la existencia de los neurotransmisores.

PREGUNTA Antes de este experimento, algunos investigadores sostenían que la mayoría de las neuronas se comunicaban entre sí o con las células diana eléctricamente y no químicamente. ¿Por qué este experimento no apoya la hipótesis de la transmisión eléctrica? (Nota: resulta que unas pocas neuronas sí crean conexiones eléctricas entre sí).

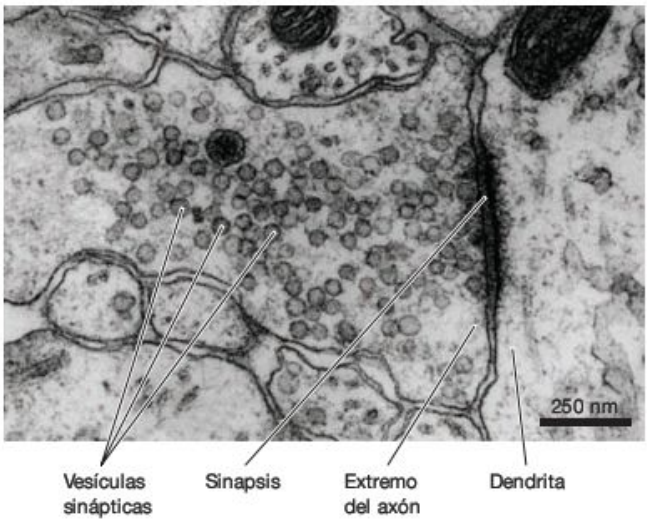


FIGURA 45.14 Las vesículas sinápticas se agrupan cerca de las sinapsis. Corte transversal del lugar donde un axón encuentra a una dendrita.

La figura también ilustra que los extremos de los axones contienen numerosas estructuras parecidas a sacos llamadas **vesículas sinápticas.** Se intuía que estas estructuras eran lugares de almacenamiento para los neurotransmisores.

Las observaciones anatómicas de este tipo, junto con los estudios químicos de la sinapsis, motivaron el modelo de transmisión sináptica que ilustra la **Figura 45.15.** Observa que la célula «que envía» se denomina **neurona presináptica** y la célula «que recibe» se llama **neurona posináptica.** La secuencia de hechos comienza cuando la despolarización creada por un potencial de acción abre los canales de calcio dependientes de voltaje localizados cerca de la sinapsis, en la membrana presináptica. El gradiente electroquímico de Ca^{2+} da como resultado la entrada de iones de calcio a través de los canales abiertos. Como respuesta al aumento en la concentración de calcio dentro del axón, las vesículas sinápticas se fusionan con la membrana y liberan un neurotransmisor en el huevo que hay entre las células. Este hueco se llama **hendidura sináptica** o **espacio sináptico.** Los neurotransmisores llegan a meterse en la hendidura gracias a un proceso de exocitosis, cuyo funcionamiento vimos ya en el Capítulo 7.

¿Qué es lo siguiente que ocurre? Los biólogos formularon la hipótesis de que los neurotransmisores se unen a los receptores en la membrana de la siguiente célula que esté en el circuito. Como muestra el paso 3 de la Figura 45.15, la idea era que las interacciones entre los neurotransmisores y los receptores en la célula posináptica causarían un cambio en el potencial de membrana de la célula posináptica y, posiblemente, desencadenarían el comienzo de un potencial de acción aquí. ¿Es correcta esta parte del modelo?

¿Qué hacen los neurotransmisores?

Una vez que Loewi había establecido que los neurotransmisores existían, los investigadores pudieron aislarlos y purificarlos de varias neuronas. Lo lograron estimulando una neurona, recogiendo el neurotransmisor liberado y analizándolo químicamente. Para encontrar el receptor de un neurotransmisor concreto, los investigadores le pusieron una etiqueta radioactiva y lo añadieron etiquetado a las neuronas. Una vez que el transmisor etiquetado se había unido a su receptor, la proteína receptora se pudo identificar, aislar y analizar.

Utilizando técnicas como estas, los biólogos han descubierto y caracterizado una gran variedad de neurotransmisores y receptores, algunos de los cuales aparecen en la lista de la **Tabla 45.2.** Para establecer que una molécula funciona como neurotransmisor, los investigadores han de aportar evidencia para los tres criterios siguientes: (1) el neurotransmisor está presente en la sinapsis y es liberado en respuesta a un potencial de acción, (2) se une a un receptor en una célula posináptica, y (3) se absorbe o se degrada.

Mediante los receptores de pinzamiento zonal, los biólogos confirmaron que muchos neurotransmisores funcionan como

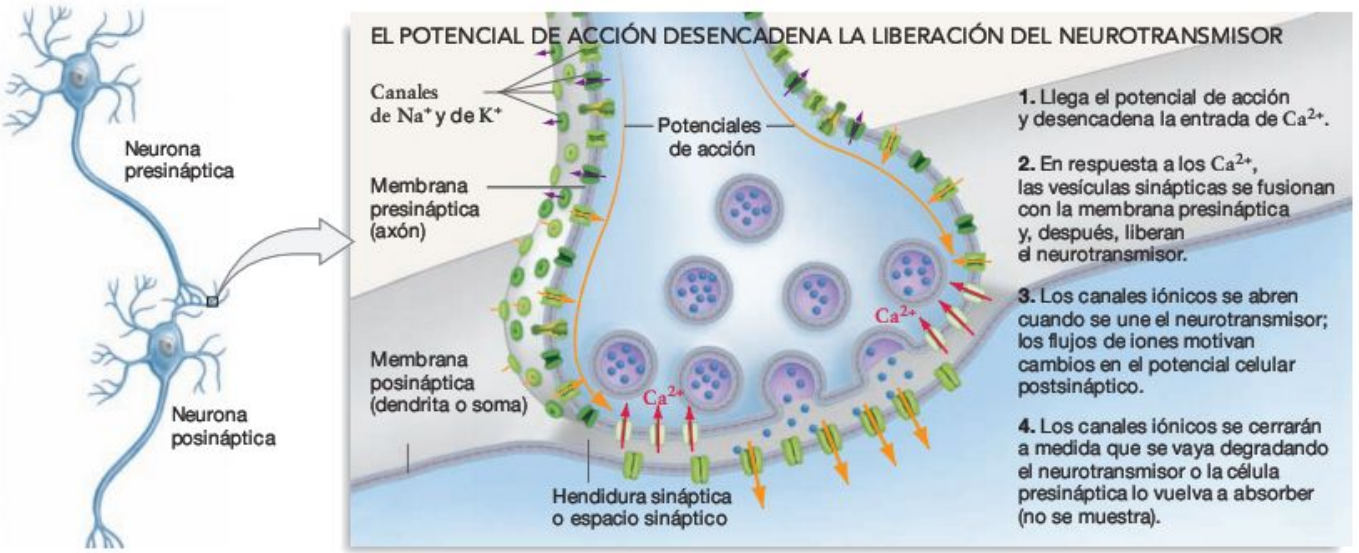


FIGURA 45.15 Las neuronas entran en contacto y transfieren la información en las sinapsis. Secuencia de los hechos que tienen lugar cuando llega un potencial de acción a una sinapsis.

TABLA **45.2** **Categorías de neurotransmisores**

Los neurotransmisores excitadores hacen que se den potenciales de acción en las células posinápticas con más probabilidad. Los neurotransmisores inhibidores hacen que estos sean menos probables; los neurotransmisores moduladores modifican la respuesta en otras sinapsis. Los fármacos que impiden la reabsorción de los neurotransmisores aumentan su actividad.

Neurotransmisor	Lugar en el que actúa	Acción	Fármacos que interfieren
Acetilcolina	Unión neuromuscular, algunas vías del CNS	Excitadora (inhibidora en algunas neuronas parasimpáticas)	• Liberación de los bloqueos provocados por la toxina del botulismo • Aumento del veneno de la araña viuda negra, después eliminación y liberación • La α-bungarotoxina (presente en el veneno de algunas serpientes) se une al receptor
Monoaminas			
Norepinefrina	Neuronas simpáticas, algunas vías del CNS	Excitadora o inhibidora	• Ritalina (se utiliza para ADHD) aumenta la liberación • Algunos antidepresivos impiden la reabsorción
Dopamina	Muchas vías del CNS	Principalmente excitadora	• La cocaína impide la reabsorción • Las anfetaminas impiden la reabsorción
Serotonina	Muchas vías del CNS	Inhibidora o moduladora	• El MDMA (éxtasis) causa un aumento de la liberación • El Prozac, el Paxil y el Zoloft impiden la reabsorción
Aminoácidos			
Glutamato	Muchas vías del CNS	Excitadora	• El PCP (la fenciclidina) bloquea el receptor
Ácido gamma-aminobutírico (GABA)	Algunas vías del CNS	Inhibidora	• El etanol imita la respuesta
Péptidos			
Endorfinas, encefalinas, sustancia P	Utilizados en vías sensoriales (dolor)	Inhibidora	

ligandos. Un **ligando** es una molécula que se une a un lugar específico de una molécula receptora. Muchos neurotransmisores tienen ligandos que se unen a receptores llamados **canales dependientes de ligando.** Éstos son proteínas de los canales que se abren en respuesta a la unión con un ligando específico. Cuando un neurotransmisor se une a un canal iónico dependiente de ligando en la membrana posináptica, el canal se abre y admite un flujo de iones. De este modo, la señal química del neurotransmisor se convierte en una señal eléctrica, un cambio en el potencial de membrana de la célula posináptica. Si entiendes este concepto, deberías poder dibujar una membrana con un potencial de reposo de –65mV y explicar qué ocurre cuando un canal iónico dependiente de ligando se abre y permite que los iones cloruro abandonen la célula.

Sin embargo, no todos los receptores a los que se unen los neurotransmisores son canales iónicos. Algunos receptores activan enzimas que ocasionan la producción de un segundo mensajero en la célula posináptica. Recuerda del Capítulo 8 que los **segundos mensajeros** son señales químicas producidas dentro de una célula como respuesta a una señal química que llega a la superficie celular. Los segundos mensajeros inducidos por los neurotransmisores pueden desencadenar cambios en la actividad de las enzimas, transcripción genética o potencial de membrana. El papel de los segundos mensajeros en las células se trata con detalle en el Capítulo 47.

Potenciales posinápticos y sumación

¿Qué ocurre cuando un neurotransmisor se une a un receptor y abre un canal iónico? Como indica la microfotografía electrónica de la **Figura 45.16a,** se pueden encontrar numerosas sinapsis en la misma región de una dendrita o en el soma. Y, como ilustra la Figura **45.16b,** estas sinapsis pueden corresponder a uno de los dos tipos generales existentes. Si los receptores de la sinapsis admiten iones sodio en respuesta a la llegada del neurotransmisor, entonces la membrana posináptica se despolariza como respuesta a un potencial de acción en la célula presináptica. En la mayoría de los casos, la despolarización hace que sea más probable un potencial de acción en la célula posináptica. Los cambios en la célula posináptica que hacen más probables los potenciales de acción se llaman **potenciales posinápticos excitadores** (**EPSPs**). Por el contrario, otros receptores ocasionan una salida de iones potasio o una entrada de iones cloruro en la célula posináptica. Estos hechos hiperpolarizan la membrana y hacen que sea menos probable que se den potenciales de acción en la célula posináptica. Los cambios en la célula posináptica que hacen menos probables los potenciales de acción se llaman **potenciales posinápticos inhibidores** (**IPSPs**). Las sinapsis pueden ser excitadoras, inhibidoras o moduladoras, lo que significa que pueden modificar la respuesta de una neurona a otros EPSPs o IPSPs.

Es esencial darse cuenta de que, a diferencia de los potenciales de acción, los EPSPs e IPSPs no son hechos del tipo todo o nada. En su lugar, están clasificados por tamaño. El tamaño de un EPSP o un IPSP depende de la cantidad de neurotransmisor que se libere en la sinapsis. Ambos tipos de señal son muy cortos porque los neurotransmisores no se unen irreversiblemente a canales en la célula posináptica. En vez de ello, son rápidamente inactivados o absorbidos por la célula presináptica y reciclados. Si se altera la cantidad o la duración de

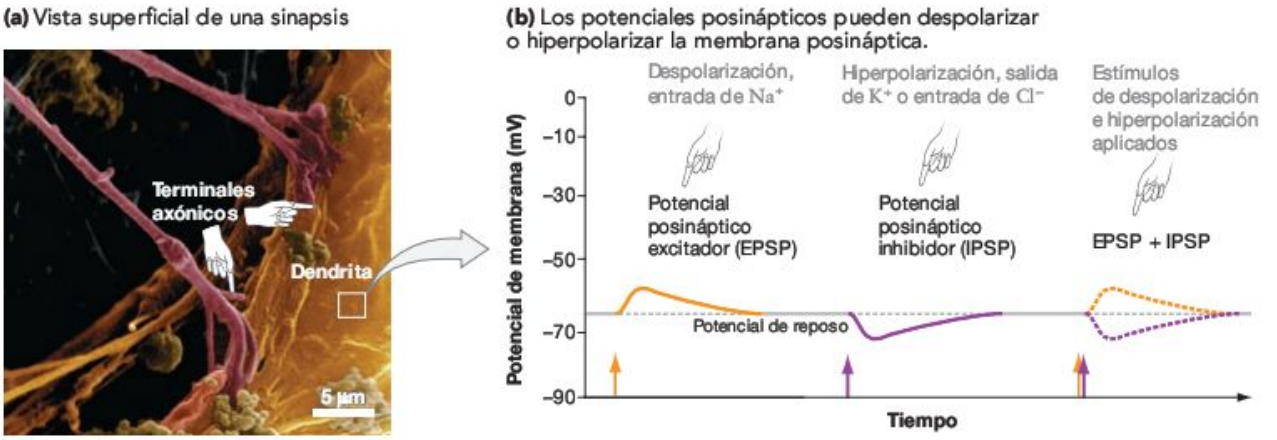


FIGURA 45.16 Hay dos tipos principales de sinapsis, que se distinguen por si ocasionan la despolarización o la hiperpolarización de la membrana. (a) Microfotografía electrónica que muestra los axones de una neurona en sinapsis con la dendrita de una segunda neurona. **(b)** Registros que muestran que la llegada de un potencial de acción causa una corta despolarización o hiperpolarización de la membrana plasmática posináptica. El cambio de potencial posináptico puede ser excitador o inhibidor, dependiendo de si hace que los potenciales de acción se den con mayor o menor probabilidad. Si tanto las señales excitadoras como inhibidoras llegan al mismo tiempo, se cancelan una a la otra y la célula permanece en nivel de reposo.

los neurotransmisores, también lo hará el funcionamiento normal de las neuronas. Por ejemplo, la cocaína y la anfetamina hacen sus efectos porque inhiben la absorción y reciclado de neurotransmisores concretos. (Véase la Tabla 45.2)

¿Qué efecto ejercen los EPSPs y los IPSPs en la célula posináptica? Como muestra la **Figura 45.17a,** las numerosas dendritas y el soma de una neurona suelen crear cientos de miles de sinapsis con otras células. En cualquier momento, los EPSPs y los IPSPs que tienen lugar en cada una de estas sinapsis ocasionan cortos aumentos de carga en las dendritas y el soma de la célula posináptica. Si se dan un IPSP y un EPSP muy juntos en el espacio o en el tiempo, los cambios del potencial de membrana tienden a anularse uno al otro (véase Figura 45.16b). Pero si son dos EPSPs los que ocurren muy juntos en el espacio o en el tiempo, se suman y hacen que sea más probable que la neurona empiece un potencial de acción (**Figura 45.17b**). La naturaleza aditiva de los potenciales posinápticos se denomina **sumación.**

Los canales de sodio que desencadenan los potenciales de acción en la célula posináptica están localizados cerca del comienzo del axón en un lugar llamado **cono axónico** (véase Figura 45.17a). A medida que se reciben IPSPs y EPSPs e interactúan en las dendritas y el soma, la carga se extiende al cono axónico. Si la membrana del cono axónico se despolariza una vez sobrepasado el potencial umbral, se abrirán suficientes canales de sodio para desencadenar la retroalimentación positiva y un potencial de acción. Una vez que empieza el potencial de acción en el cono axónico, se propaga a lo largo del axón hasta la nueva sinapsis.

La sumación que ocurre antes del cono axónico es un fenómeno crucial, porque determina si comienza un potencial de acción en la célula posináptica. También explica por qué se da

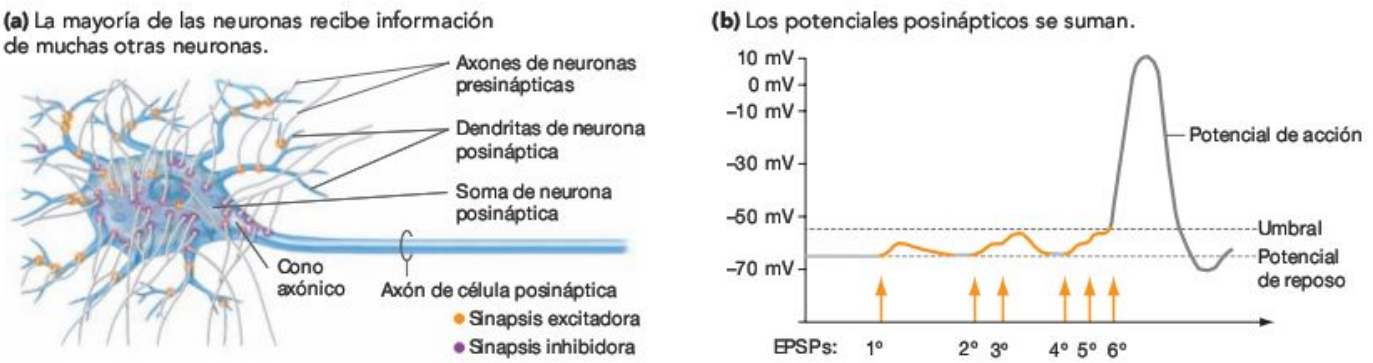


FIGURA 45.17 Las neuronas integran la información de muchas sinapsis. (a) Las dendritas y el cuerpo celular o soma de una neurona suele recibir señales de cientos de miles de otras neuronas. **(b)** Cuando los potenciales de acción llegan muy juntos en el tiempo procedentes del mismo axón o de diferentes axones con sinapsis cercanas entre sí, los potenciales posinápticos se suman. En este ejemplo, la primera señal excitadora es insuficiente para generar un potencial de acción. Dos señales excitadoras que llegan casi juntas causan sumación pero no alcanzan el umbral para generar un potencial de acción. Tres señales excitadoras que llegan con poca diferencia en el tiempo se suman para superar el umbral. Si los potenciales posinápticos excitadores despolarizan el cono axónico y sobrepasan el umbral, se abrirán suficientes canales de Na+ como para desencadenar un potencial de acción.

primero la transmisión química de las señales eléctricas y las sinapsis. Si la membrana plasmática y el citoplasma de las neuronas adyacentes fueran continuos, entonces los potenciales de acción simplemente se propagarían de una célula a otra sin cambiar. Pero, como las neuronas reciben muchas sinapsis y debido a que los IPSPs y los EPSPs se suman, la información en forma de señales eléctricas se modifica en la sinapsis antes de ser transmitida. Además, resulta que las sinapsis son dinámicas, es decir, su comportamiento puede cambiar con el tiempo en respuesta a los hechos. Esta «plasticidad» en la estructura y función de las sinapsis es la base de procesos de muchos tipos, incluyendo el aprendizaje y la memoria.

El mensaje general es que la célula posináptica integra información de cientos de miles de neuronas distintas. La información llega en forma de potenciales de acción que producen EPSPs e IPSPs. Si la combinación de potenciales posinápticos despolariza la membrana del cono axónico lo suficiente, la célula posináptica dispara un potencial de acción como respuesta. Pero si los hechos motivan una despolarización que no llega al umbral, disminuirá el ritmo de disparos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En una sinapsis, la información eléctrica en forma de cambios en el voltaje de membrana se convierte en información química en forma de liberación del neurotransmisor.
- Los potenciales de acción se propagan bajando por un axón porque los iones de sodio que afluyen despolarizan las partes adyacentes de la membrana.

Deberías ser capaz de...

Explicar por qué la presencia de sinapsis es importante para que una neurona pueda integrar y procesar información procedente de muchas neuronas diferentes.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

Action Potentials; How Neurons Work

45.4 El sistema nervioso de los vertebrados

Las primeras tres secciones de este capítulo han examinado la señalización eléctrica a nivel de moléculas, membranas y células individuales. El objetivo de esta sección es tratar la señalización eléctrica a nivel de los tejidos, órganos y sistemas.

Para empezar, consideremos la anatomía general del sistema nervioso de los vertebrados. Después, podremos preguntarnos cómo exploran los investigadores el funcionamiento del órgano más complejo conocido: el cerebro humano. El capítulo termina volviendo a nivel molecular y presentando algunos trabajos recientes sobre el aprendizaje y la memoria.

¿Qué hace el sistema nervioso periférico?

Los biólogos diferencian entre el sistema nervioso central, o CNS, y el sistema nervioso periférico, o PNS. Recuerda de la Sección 45.1 que el CNS está compuesto por el cerebro y la médula espinal y, principalmente, se ocupa de integrar información y que el PNS está compuesto por neuronas fuera del CNS.

¿Qué funciones específicas realizan las células de control del PNS? Los estudios anatómicos y funcionales indican que el PNS consiste en dos sistemas con funciones muy concretas: (1) un **brazo aferente,** que transmite la información sensorial al CNS, y (2) un **brazo eferente,** que transporta las órdenes del CNS al organismo. Las neuronas del brazo aferente supervisan las condiciones dentro y fuera del cuerpo. Una vez que la información de las neuronas aferentes ha sido procesada en el CNS, las neuronas del brazo eferente transportan señales que permiten que el organismo responda a las condiciones cambiantes de una manera adecuada. Los brazos aferente y eferente realizan funciones sensoriales y motoras respectivamente.

Como muestra la **Figura 45.18,** los brazos aferente y eferente son parte de una jerarquía mayor de funciones del PNS. El brazo eferente se divide en un **sistema nervioso somático,** que controla los músculos esqueléticos, y un **sistema nervioso autónomo,** que controla procesos internos como la digestión y el ritmo cardiaco. El sistema somático responde a los estímulos externos, generando movimiento como resultado, mientras que el sistema autónomo responde a estímulos internos y controla la actividad de los órganos y glándulas internos. Son dos los tipos funcionalmente diferentes de nervios autónomos que abastecen a muchos órganos y glándulas. Los del **sistema nervioso parasimpático** promueven funciones que conservan o devuelven la energía. Por ejemplo, los nervios parasimpáticos que inervan el corazón lo ralentizan, mientras que los que abastecen el aparato digestivo estimulan su actividad. Por el contrario, los nervios del **sistema nervioso simpático** preparan a los órganos para situaciones estresantes. Los nervios simpáticos aceleran el ritmo cardiaco, estimulan la liberación de glucosa del hígado e inhiben la acción de los órganos digestivos. La **Figura 45.19** resume los efectos de las señales de los nervios parasimpáticos y simpáticos.

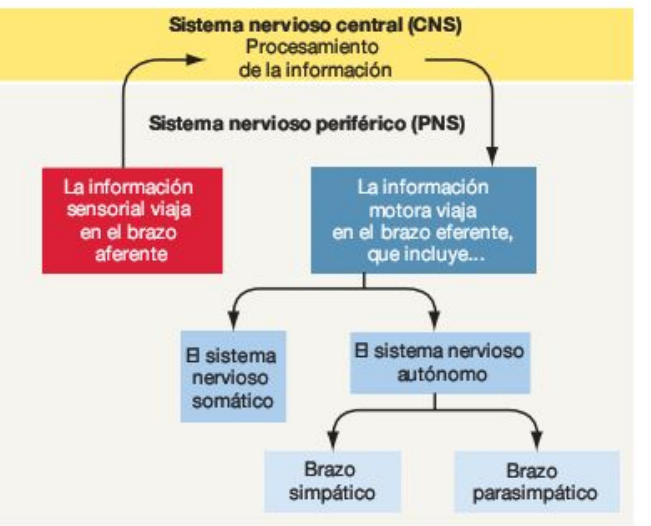


FIGURA 45.18 Las funciones del PNS forman una jerarquía.

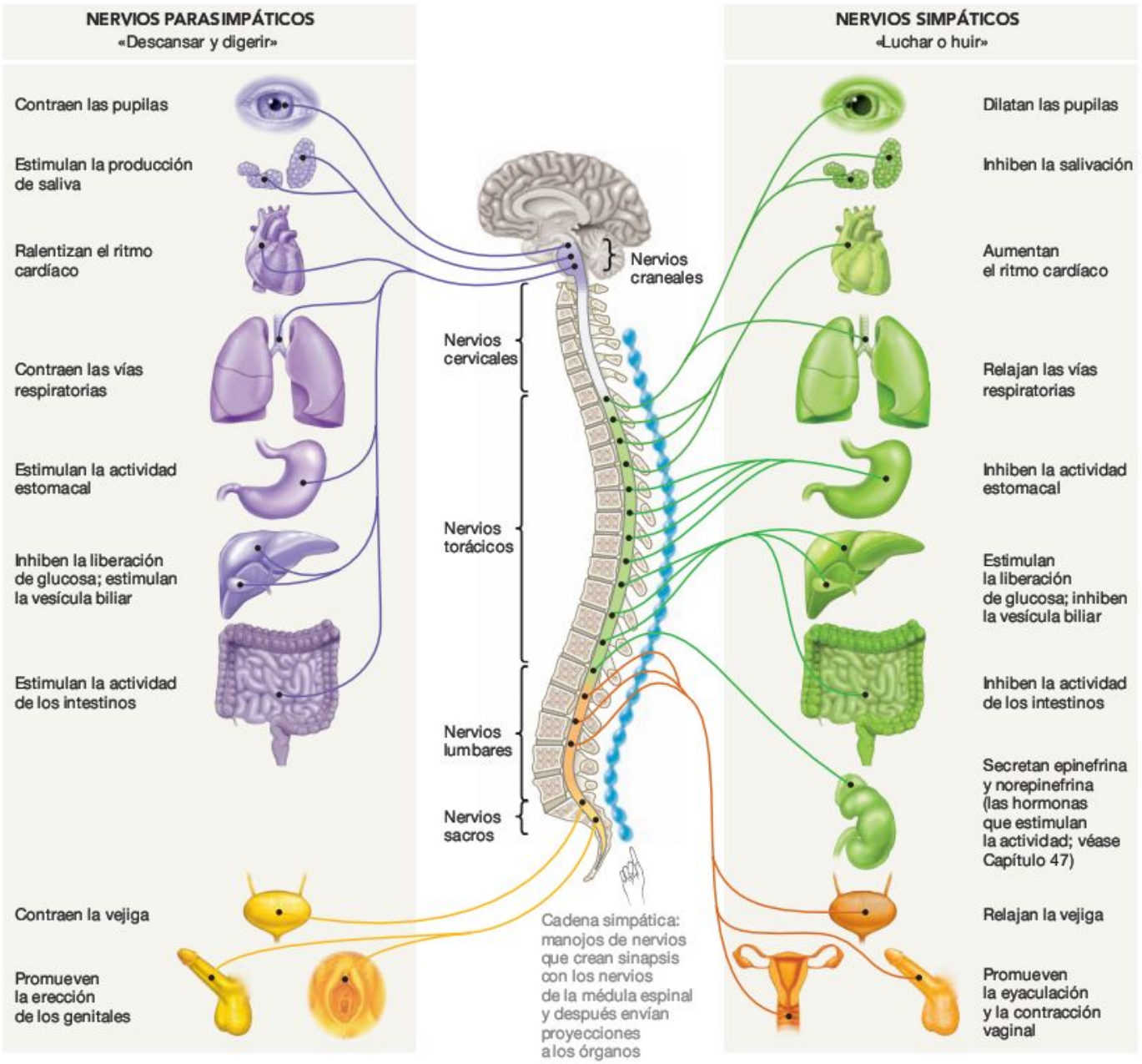


FIGURA 45.19 El sistema nervioso autónomo controla los procesos internos.

PREGUNTA Muchos nervios parasimpáticos promueven la digestión y la falta de movimiento; muchos nervios simpáticos incitan el uso de energía y actividad muscular. ¿Cómo apoya estas funciones cada una de las respuestas que aparecen en esta lista?

Anatomía funcional del CNS

Los nervios parasimpáticos se originan en la base del cerebro o en la base de la médula espinal. La mayoría de los nervios simpáticos también se originan en la médula espinal, pero aparecen a lo largo de su parte media. De manera similar, la mayoría de las neuronas sensoriales y motoras del sistema nervioso somático se proyectan hacia o desde la médula espinal. En efecto, así pues, la médula espinal sirve como conductora de información. Recoge y transmite información de todo el organismo. Con unas pocas excepciones, como los reflejos espinales que se ilustran en la Figura 45.1, casi toda la información que viaja hacia o desde la médula espinal se envía al cerebro para su procesamiento.

El cerebro es, con mucho, el órgano más complejo que se encuentra en los animales. Los investigadores calculan que el cerebro humano tiene 100 mil millones de neuronas, y cada una de ellas crea miles de conexiones sinápticas con otras neuronas. ¿Cómo pueden los biólogos siquiera empezar a estu-

diar cómo funciona una estructura tan fantásticamente compleja? Los investigadores comienzan por la anatomía general.

Los anatomistas del siglo XIX establecieron que el cerebro está compuesto por las cuatro estructuras que detalla la **Figura 45.20a:** el encéfalo, el cerebelo, el diencéfalo y el tronco encefálico. El área mayor de todas ellas, el **encéfalo,** ocupa la mayor parte del cerebro. Se divide en los hemisferios izquierdo y derecho y está implicado en el pensamiento consciente y la memoria. El **cerebelo** coordina patrones motores complejos. El **diencéfalo** transmite información sensorial al cerebelo y controla la homeostasis. El **tronco encefálico,** que conecta el cerebro a la médula espinal, es el centro autónomo de regulación del corazón, los pulmones y el sistema digestivo. Cada hemisferio cerebral tiene cuatro áreas principales o lóbulos: el lóbulo frontal, el lóbulo parietal, el lóbulo occipital y el lóbulo temporal (**Figura 45.20b**). Los dos hemisferios están conectados por una densa banda de axones llamada **cuerpo calloso.** ¿Qué herramientas utilizan los investigadores para explorar la función de cada área dentro del encéfalo?

Trazar el mapa de las áreas funcionales: estudios de lesiones Los primeros trabajos sobre el funcionamiento del cerebro se centraron en el estudio de las personas que padecían deficiencias mentales concretas debidas a daños o lesiones mentales. Paul Broca, por ejemplo, estudió a una persona que podía entender el idioma pero no podía hablarlo. Después de la muerte de esta persona en 1861, Broca examinó el cerebro del paciente y descubrió una zona dañada en el lóbulo frontal izquierdo del encéfalo. Basándose en esta observación, Broca formuló la hipótesis de que esta región es responsable del habla. De manera más general, pensó que había regiones concretas en el cerebro que estaban especializadas en coordinar funciones particulares.

La afirmación de Broca de que las funciones están localizadas en áreas específicas del cerebro ha sido confirmada después de muchos esfuerzos por trazar un mapa del encéfalo. En algunos casos, los avances se realizaron gracias a los estudios que se hicieron sobre personas a las que se les tuvo que extraer alguna parte del cerebro. Por ejemplo, en 1953, los cirujanos trataron a un joven de 27 años de ataques epilépticos que podían causarle la muerte extrayéndole una pequeña parte del lóbulo temporal. El hombre se recuperó (de hecho, sigue vivo), tiene una inteligencia normal y recuerda su infancia de una manera vívida, pero no posee memoria a corto plazo. Brenda Milner, que estudió a esta persona durante más de 40 años, tenía que presentarse cada vez que se veían; ni siquiera podía reconocer una imagen reciente de sí mismo. Con base en historias de casos y datos de estudios de memoria en animales de laboratorio, se ha llegado a un consenso acerca de que algunos aspectos de la memoria se localizan en secciones interiores del lóbulo temporal.

Estimulación eléctrica de los pacientes conscientes El estudio de las capacidades mentales de las personas que han sufrido daños cerebrales por causa de un accidente o de una operación quirúrgica, ha sido extraordinariamente fructífero. Sin embargo, Wilder Penfield, que trabajó con personas que sufrían ataques epilépticos muy graves, fue pionero en estudiar las funciones cerebrales desde una perspectiva diferente. Se había decidido la extracción quirúrgica de las áreas del cerebro de los epilépticos más propensas a sufrir ataques. Mientras que los pacientes estaban despiertos y bajo anestesia local, Penfield estimuló eléctricamente partes de su encéfalo. Su propósito era trazar un mapa de las áreas esenciales y que no debían ser extirpadas en la medida de lo posible. Cuando estimulaba áreas específicas, los pacientes le informaban de sus sensaciones o movimientos en regiones concretas del cuerpo. Penfield pudo cartografiar las regiones sensoriales del encéfalo que se muestran en la **Figura 45.21,** así como las regiones motoras adyacentes. Los neurocirujanos siguen utili-

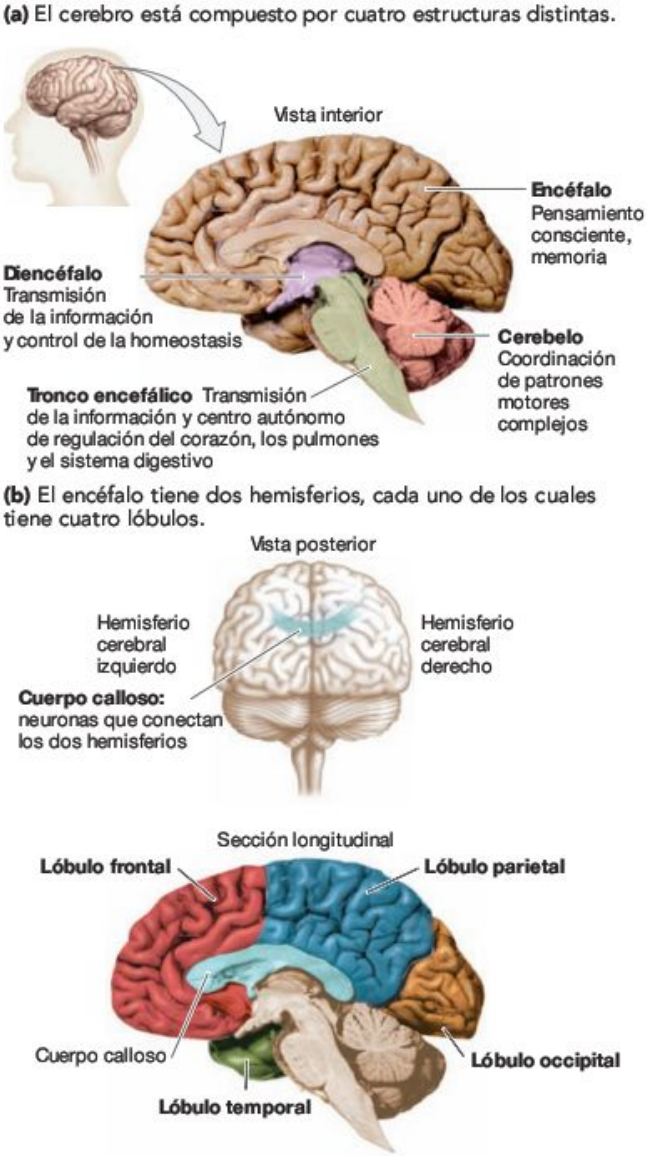


FIGURA 45.20 El cerebro humano tiene cuatro lóbulos principales y dos hemisferios.

EJERCICIO En tu propia cabeza, señala cada una de las áreas indicadas.

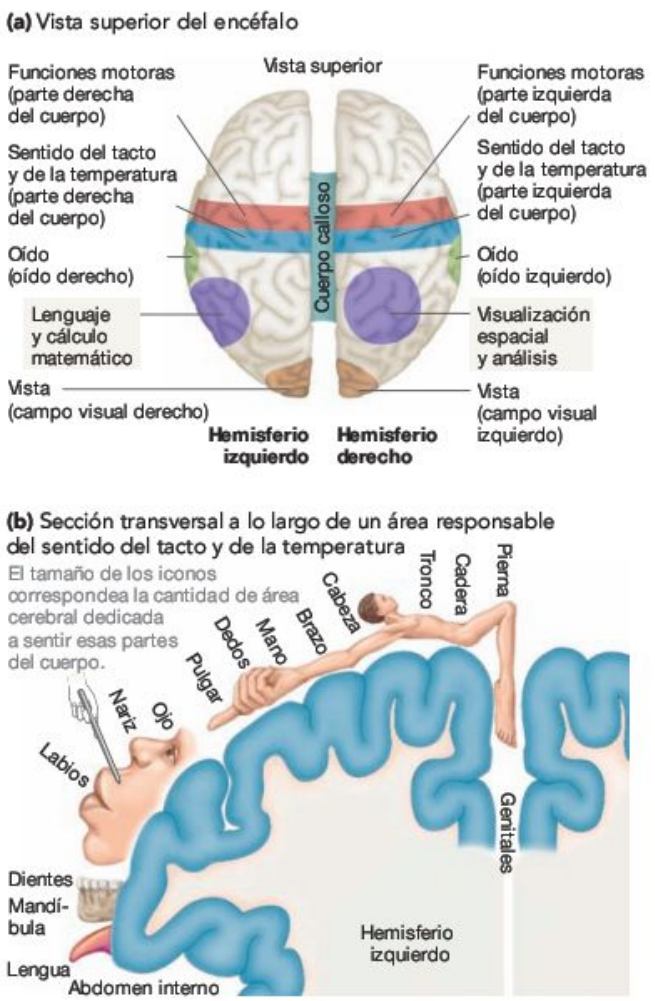


FIGURA 45.21 Cada área del cerebro tiene una función específica. (a) Vista superior del mapa del cerebro (como si una persona estuviera mirando desde la parte superior de la página) mostrando las funciones de algunas regiones principales. El mapa se compiló a partir de estudios de personas con áreas del cerebro dañadas o con regiones cerebrales extraídas quirúrgicamente. **(b)** Los investigadores cartografiaron el área responsable del sentido del tacto y de la temperatura estimulando neuronas en el cerebro de los pacientes que estaban despiertos.

PREGUNTA ¿Existe una correlación entre el tamaño del área del cerebro dedicada a sentir una parte concreta del cuerpo y el tamaño de esa parte del cuerpo? Explica por qué.

zando todavía esa técnica para identificar las áreas críticas situadas cerca de tumores y áreas proclives a los ataques epilépticos.

Tal vez el descubrimiento más sorprendente de Penfield fue que, a veces, los pacientes respondían a la estimulación de su lóbulo temporal teniendo lo que parecían ser escenas retrospectivas. Después de que se estimulara una región, una mujer dijo: «Oigo voces. Es de noche en el carnaval en algún lado, algún tipo de circo ambulante...acabo de ver muchos vagones grandes de los que suelen albergar animales en su interior.»

¿Era esto un recuerdo, almacenado en un pequeño grupo de neuronas que Penfield había estimulado sin querer? La hipótesis de que los recuerdos están almacenados en células especializadas es muy controvertida. Como los escépticos han apuntado, los resultados de Penfield son difíciles de interpretar, porque trabajaba con personas que padecían disfunciones cerebrales graves. Además, los pacientes de Penfield a veces describían el mismo recuerdo cuando se estimulaban otras células después de que el área original hubiera sido extirpada quirúrgicamente. ¿Ha habido otros enfoques más productivos para el estudio de la memoria?

¿Cómo funciona la memoria?

El **aprendizaje** es un cambio adaptativo y normalmente duradero del comportamiento causado por una experiencia específica en la vida de una persona. La **memoria** es la retención de la información aprendida. Por tanto, el aprendizaje y la memoria están estrechamente relacionados y a menudo se estudian juntos. Se han realizado muchas investigaciones al respecto, pero los progresos más rápidos han tenido lugar recientemente. Como introducción al método de estudio del aprendizaje y la memoria de los investigadores, exploremos primero los trabajos centrados a nivel de las neuronas enteras para, después, pasar a los estudios a nivel molecular.

¿Cómo funciona cada neurona individual durante la memorización? Un enfoque para estudiar el aprendizaje y la memoria es registrar una secuencia de potenciales de acción de las neuronas individuales durante estas tareas. ¿Cómo cambian los potenciales de acción generados por una célula conforme se aprende y se memoriza? Los investigadores han intentado contestar a esta pregunta registrando la actividad de neuronas individuales situadas en los lóbulos temporales de seres humanos. Cuando aún estaban despiertos los pacientes que iban a ser operados para extraerles las áreas de sus cerebros propensas a los ataques epilépticos, los médicos proyectaron nombres de objetos en una pantalla y solicitaron a los pacientes que los leyeran en voz baja, en voz alta y/o recordarlos para repetirlos más tarde. Los datos que muestra la **Figura 45.22** son informativos. En este caso, la neurona objeto de estudio estaba relativamente tranquila mientras el paciente primero identificaba los objetos, pero muy activa cuando el paciente los recordaba y repetía su nombre en voz alta.

¿Qué significan estos datos? Las neuronas del lóbulo temporal están más activas durante las tareas de memorización. De modo que, ¿cómo pueden los potenciales de acción de células concretas posibilitar la memoria?

Documentar los cambios en las sinapsis La investigación de la memoria a nivel molecular se basa en dos nociones fundamentales. Primero, el aprendizaje y la memoria deben implicar algún tipo de cambio a corto plazo o a largo plazo en las neuronas responsables de estos procesos. Este cambio podría ser de naturaleza estructural o química. Los cambios estructurales podrían incluir modificaciones en la cantidad de sinapsis que hace una neurona concreta. Los cambios químicos (moleculares) podrían implicar alteraciones en la cantidad de neurotransmisor liberado en ciertas sinapsis y cambios en el número de receptores presente en las células posinápticas.

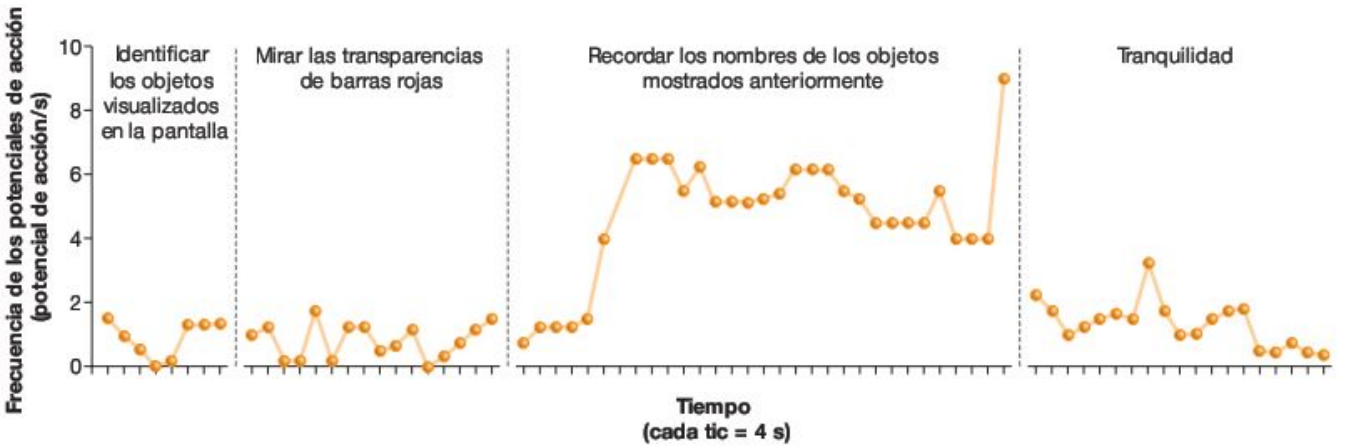


FIGURA 45.22 La frecuencia de los potenciales de acción de las neuronas del cerebro varía con la actividad. Datos que muestran la frecuencia de los potenciales de acción de una sola neurona cerebral del lóbulo temporal cuando un paciente identifica una serie de objetos visualizados en las transparencias, mira una serie de barras rojas que aparecen en la pantalla, recuerda los nombres de los objetos mostrados con anterioridad y mira una pantalla en blanco mientras que no hace nada.

PREGUNTA ¿Son estos datos coherentes con los de las tomografías por emisión de positrones (PET) que vimos en la primera foto de este capítulo? Explica tu respuesta.

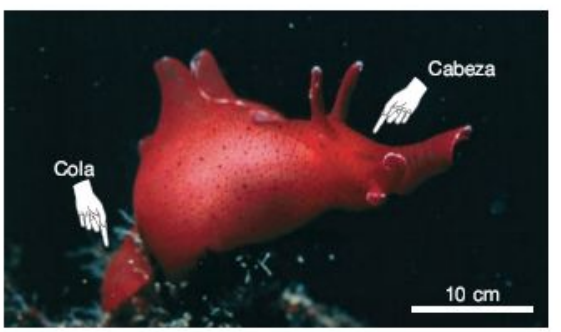
Segundo, será mucho más fácil entender lo que son estos cambios si se puede estudiar un sistema de neuronas extremadamente simple.

Para explorar la base molecular del aprendizaje y la memoria, el grupo de Eric Kandel se centró en la babosa de mar *Aplysia californica* (**Figura 45.23a**). Gran parte de su trabajo exploró el reflejo cuyo diagrama se puede apreciar en la **Figura 45.23b.** Cuando se toca una estructura de *Aplysia* denominada sifón, la babosa responde retrayendo su branquia. El reflejo se produce por una neurona sensorial que se activa por el tacto y una neurona motora conectada con un músculo de la branquia. El hecho de retraer la branquia la protege de sus predadores.

Los primeros trabajos establecieron que este reflejo simple se puede modificar mediante el aprendizaje. Por ejemplo, las babosas *Aplysia* también retraen sus sifones cuando reciben una descarga eléctrica en la cola. Si las descargas se combinan con un roce muy ligero del sifón (demasiado ligero como para conseguir una respuesta por sí mismo), una *Aplysia* aprenderá a retraer sus branquias como respuesta a solo un simple toque muy suave en el sifón.

Los estudios de seguimiento de este reflejo mostraron que las neuronas implicadas en el aprendizaje liberan el neurotransmisor denominado **serotonina** y que la serotonina causa un EPSP en la neurona motora de la branquia. Una aplicación repetida de serotonina imita lo que ocurre en la sinapsis durante el aprendizaje y cambia la célula secretora de serotonina (**Figura 45.24a**). Después del aprendizaje o de un aumento en la aplicación de serotonina, los EPSPs son mayores y es más probable que la neurona motora genere potenciales de acción.

(a) Babosa de mar *Aplysia californica*



(b) El reflejo de la retracción de la branquia protege las branquias durante un ataque.

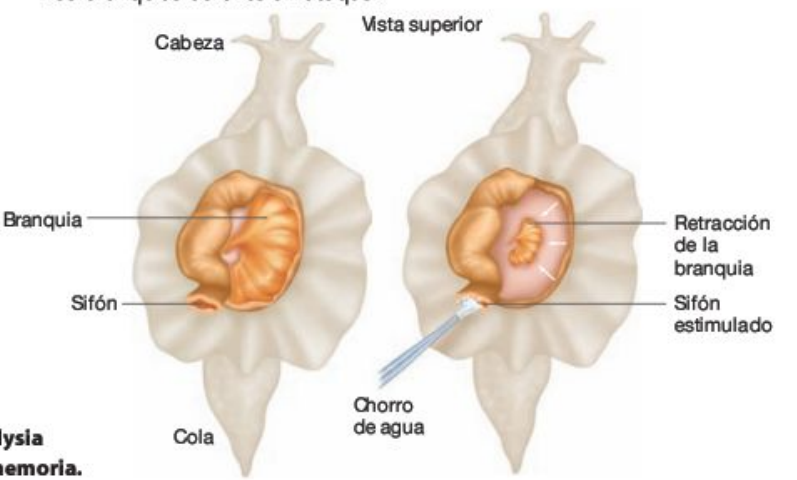
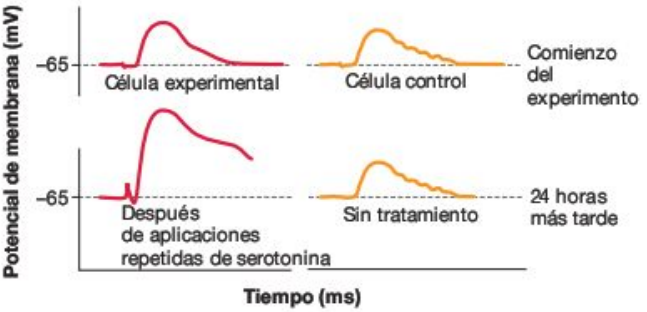
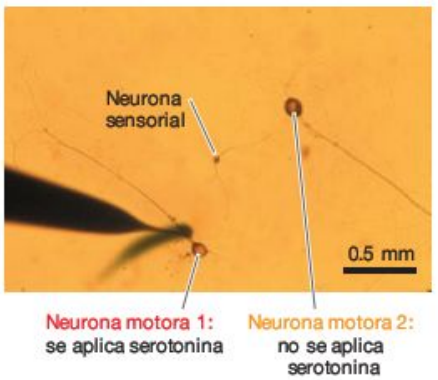


FIGURA 45.23 El reflejo de retracción de la branquia en Aplysia es un sistema modelo para el estudio del aprendizaje y la memoria.

(a) Los potenciales posinápticos cambian como resultado del aprendizaje.



(b) Se aplican neurotransmisores a las neuronas en un cultivo.



(c) Repetición del experimento con *Aplysia* en un cultivo.

FIGURA 45.24 El aprendizaje y la memoria implican cambios en las sinapsis. (a) El experimento muestra que la aplicación repetida de serotonina cambia el comportamiento de las neuronas posinápticas. **(b)** Un estudio en cultivo de las interacciones entre las neuronas motoras de *Aplysia* y las neuronas sensoriales. **(c)** Histogramas que documentan el aumento en el porcentaje de los potenciales posinápticos que tiene lugar después de una aplicación repetida de serotonina como en la parte (a).

Estos resultados implicaron que en *Aplysia*, los cambios en la naturaleza de la sinapsis forman la base molecular del aprendizaje y la memoria. Este proceso recibe el nombre de **plasticidad sináptica.**

Recientemente, el equipo de Kandel ha podido replicar estos resultados con neuronas sensoriales y motoras criadas en cultivo. La **Figura 45.24b** muestra dos neuronas motoras de *Aplysia* en una placa de cultivo. Cada neurona motora recibe sinapsis de una neurona sensorial. Para imitar el proceso de aprendizaje, los investigadores aplicaron serotonina a una sinapsis cinco veces en un corto periodo de tiempo. Cuando estimularon la neurona sensorial un día más tarde, descubrieron un aumento enorme en los EPSPs (**Figura 45.24c**). Las células también habían establecido sinapsis adicionales. Las neuronas que no habían recibido la estimulación repetida de serotonina, tenían respuestas posinápticas y cantidades de sinapsis normales.

Resultados como éstos refuerzan la formación creciente de un consenso acerca de que el aprendizaje y la memoria conllevan tanto cambios moleculares como estructurales en las sinapsis. Además, la mayoría de los investigadores están actualmente de acuerdo en que por lo menos algunos aspectos de la memoria a largo plazo implican cambios en la expresión genética. El Capítulo 47 explora cómo los mensajeros químicos (las hormonas) causan cambios en la expresión genética de células diana. Pero antes de profundizar en el funcionamiento de las hormonas, centrémonos en las señales eléctricas implicadas en la visión, el oído, el gusto y en el movimiento, objeto del Capítulo 46.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

El CNS y el PNS trabajan juntos para recopilar información sobre los entornos internos y externos, procesar esa información y mandar señales a los músculos, las glándulas y otros tejidos para dar respuestas apropiadas a la información.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama de la estructura jerárquica del PNS.
2) Describir las estrategias de investigación que han permitido a los biólogos descubrir las funciones concretas de las regiones específicas del cerebro.
3) Predecir si el grado de plasticidad sináptica es mayor en las neuronas sensoriales de las babosas de mar o en las neuronas del cerebro de los seres humanos y por qué.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las neuronas son células que transmiten señales eléctricas utilizadas en la comunicación. Tienen un potencial de membrana, que es una diferencia en el potencial eléctrico, o voltaje, a través de la membrana plasmática. Se establece un voltaje cuando hay diferencias en las concentraciones de iones a ambos lados de la membrana plasmática.

Aunque las neuronas son muy variables en forma y tamaño, todas tienen un cuerpo celular (o soma) y muchas dendritas cortas que reciben las señales eléctricas procedentes de otras células. La mayoría de las neuronas tienen axones que transmiten las señales eléctricas a otras neuronas o a las células efectoras de las glándulas o los músculos.

Los estudios de los gigantescos axones de las neuronas del calamar establecieron que las neuronas tienen un potencial de reposo debido a las diferencias en las concentraciones de iones a ambos lados de la membrana y a la permeabilidad selectiva de esta a los iones. La diferencia en la concentración de iones se crea, en parte, por la bomba de sodio y potasio. Cuando la Na^+/K^+-ATPasa hidroliza ATP, saca tres iones Na^+ de la célula y mete dos iones K^+.

Deberías ser capaz de dibujar la membrana plasmática de una neurona. Añade símbolos para mostrar las concentraciones relativas de Na^+, K^+ y Cl^-. Añade etiquetas indicando el papel de los canales de goteo de K^+ y de la Na^+/K^+-ATPasa.

MB Web Animation en www.masteringbio.com

Membrane Potentials

Las señales eléctricas se transmiten como cambios clasificados o «todo o nada» en el voltaje de la membrana. Los cambios de tipo todo o nada reciben el nombre de potenciales de acción. Durante un potencial de acción, una entrada de iones de sodio precede a una salida de iones potasio.

Los estudios sobre el axón del calamar establecieron que el potencial de acción es un cambio todo o nada rápido en el potencial de membrana. Un potencial de acción comienza con una entrada de Na^+ que despolariza la membrana. A continuación, hay una salida de K^+ que repolariza la membrana. A medida que la carga se extiende desde el lugar en el que hay un potencial de acción, la membrana cercana se despolariza lo suficiente como para desencadenar entradas adicionales de Na^+ y propagar la señal. Tanto el Na^+ como el de K^+ fluyen a través de los canales dependientes de voltaje. La propagación tiene lugar a mayor velocidad en axones grandes o mielinizados.

Deberías ser capaz de explicar por qué el potencial de acción nunca se para cuando un potencial de membrana se despolariza una vez que ha sobrepasado el umbral y por qué cada potencial de acción en una neurona es idéntico.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com

Action Potentials; How Neurons Work

En sinapsis, una señal eléctrica de una neurona se convierte en una señal química en forma de neurotransmisor. Cuando llega a una neurona adyacente, el neurotransmisor causa un cambio en el potencial de membrana de esa célula.

Cuando los potenciales de acción llegan a una sinapsis, las vesículas sinápticas se fusionan con la membrana del axón y liberan neurotransmisores que se unen a receptores en la membrana de una célula posináptica. Una clase de receptores funciona como canales dependientes de ligando. Como respuesta a la unión de los neurotransmisores, los canales se abren y admiten iones que despolarizan o hiperpolarizan la membrana de la célula posináptica. Los potenciales posinápticos de las sinapsis cercanas se suman. Si la membrana del cono axónico se despolariza hasta un valor umbral, entonces se desencadena un potencial de acción.

Deberías ser capaz de predecir el efecto de un fármaco que se uniera a los canales de K^+ en las membranas posinápticas de ciertas neuronas del cerebro.

Los animales tienen un sistema nervioso central (CNS) y un sistema nervioso periférico (PNS). Las neuronas del PNS reciben información sensorial y la transmiten al CNS para procesarla. A continuación, el CNS envía señales a los músculos, las glándulas u otros tejidos diana mediante otras neuronas PNS.

El CNS está formado por el cerebro y la médula espinal (en los vertebrados); el PNS está formado por todos los componentes del sistema nervioso aparte del CNS. En los vertebrados, el PNS contiene componentes somáticos y autónomos. El PNS somático siente los estímulos externos y efectúa movimiento; el sistema autónomo supervisa las condiciones internas y efectúa cambios en la actividad de los órganos.

Aunque el CNS es enormemente complejo, los investigadores han tenido éxito en cartografiar las funciones de las estructuras del cerebro. Los primeros estudios para trazar mapas dependían de los análisis de las deficiencias mentales de personas con daños o lesiones mentales o bien de la estimulación directa de ciertas regiones de la corteza cerebral. Los esfuerzos para entender funciones mentales más complejas como el aprendizaje y la memoria forman el foco de interés actual de la investigación sobre el CNS. Hasta la fecha, los estudios han establecido que estas dos funciones están basadas en modificaciones de las sinapsis. Después de que tenga lugar el aprendizaje, ciertas neuronas liberan más o menos neurotransmisor, o crean sinapsis adicionales, en respuesta a la estimulación.

Deberías ser capaz de describir cómo sería un animal en el que las sinapsis se hubieran «fijado» en el desarrollo temprano y no se pudieran modificar.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Por qué existe el potencial de reposo?
   a. Porque las células contienen varios tipos de iones.
   b. Porque las concentraciones de los iones son diferentes a cada lado de la membrana y porque la membrana es selectivamente permeable a los iones K^+.
   c. Porque las concentraciones de los iones son diferentes a cada lado de la membrana y porque la membrana es selectivamente permeable a los iones Na^+.
   d. Porque las concentraciones de los iones son diferentes a cada lado de la membrana y porque la membrana es selectivamente permeable a los iones Cl^-.

2. ¿Por qué el axón del calamar se convirtió en un sistema modelo para el estudio de la señalización eléctrica en animales?
   a. Sus potenciales de acción son particularmente grandes y frecuentes.
   b. Es el tejido del que los investigadores aislaron inicialmente la Na^+/K^+-ATPasa.
   c. Hay muchos calamares y son fáciles de obtener.
   d. Era lo suficientemente grande como para que se pudiera realizar un registro intracelular con los primeros microelectrodos.

3. ¿Cómo afecta la mielinización a la propagación de un potencial de acción?
   a. Acelera la propagación aumentando la densidad de los canales dependientes de voltaje.
   b. Acelera la propagación aumentando los gradientes electroquímicos favoreciendo la entrada de Na^+.
   c. Acelera la propagación porque la carga no se filtra fuera de la membrana conforme se extiende por el axón.
   d. Ralentiza la propagación porque los canales de Na^+ solo existen en nodos no mielinizados (nodos de Ranvier).
4. En una neurona, ¿qué crea el gradiente electroquímico que favorece la salida de K^+?
   a. La Na^+/K^+-ATPasa.
   b. Los canales de K^+ dependientes de voltaje.
   c. Los canales de Na^+ dependientes de voltaje.
   d. Los canales de Na^+/K^+ dependientes de ligando.
5. ¿Por qué dicen los biólogos que la retroalimentación positiva ocurre durante un potencial de acción?
   a. El potencial de acción es un hecho todo o nada, lo que significa que una vez que comienza, continúa hasta que se termina.
   b. La apertura de los canales de potasio repolariza la membrana, haciendo que sea menos probable que los canales de sodio se abran y despolaricen la membrana.
   c. Una vez que los canales de sodio se abren y se empieza a despolarizar la membrana, es más probable que se abran y ocasionen más despolarización.
   d. Los canales de sodio son refractarios: una vez que se han abierto, es menos probable que se abran de nuevo durante unos cuantos milisegundos.
6. ¿Por qué se cree que la memoria implica cambios en sinapsis concretas?
   a. En algunos sistemas, hay una creciente liberación de neurotransmisores después de que tenga lugar el aprendizaje.
   b. En algunos sistemas, el tipo de neurotransmisor liberado en la sinapsis cambia después de que tenga lugar el aprendizaje.
   c. Cuando los investigadores estimulaban eléctricamente ciertas neuronas, los pacientes revivían sus recuerdos.
   d. Las personas que carecen de memoria a corto plazo tienen deficiencias específicas en las sinapsis dentro de las regiones del cerebro responsables de la memoria.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. c; 4. a; 5. c; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica por qué existe el potencial de reposo. Asegúrate de que tienes claras las diferencias entre las funciones de los canales de K^+ y la de la Na^+/K^+-ATPasa en la permeabilidad selectiva de la membrana y en los gradientes de concentración de iones.
2. Dibuja el gráfico de un potencial de acción y pon nombre a los ejes. Nombra las partes del gráfico y explica qué flujo o flujos de iones son responsables de cada parte.
3. Dibuja el diagrama de una sinapsis. Pon nombre a las partes. Después, haz una serie de diagramas que muestren lo que ocurre cuando un potencial de acción llega a una sinapsis. Explica los hechos que tienen lugar tanto en la célula presináptica como en la posináptica.
4. ¿Por qué ocurren la sumación y la integración en las células posinápticas? ¿Por qué es importante que haya sinapsis, en vez de que las neuronas tengan una membrana plasmática continua y conexiones citoplasmáticas directas?
5. Compara los componentes somáticos y autónomos del PNS.
6. Compara los componentes simpático y parasimpático del sistema nervioso autónomo.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Estudia el circuito del sistema nervioso cuyo diagrama puedes encontrar en la Figura 45.1 y los papeles de los nervios parasimpáticos descritos en la Figura 45.19. Comenta cómo el sistema nervioso funciona como un mecanismo para conseguir la homeostasis.
2. Argumenta los pros y los contras de los estudios sobre lesiones mentales y estimulación eléctrica de pacientes conscientes para determinar las funciones de estructuras cerebrales concretas.
3. Durante un ataque epiléptico, los músculos se convulsionan espasmódicamente y la persona, aunque despierta, es incapaz de pensar, ver u oír. La causa de la epilepsia es desconocida. Especula qué es lo que puede estar pasando a nivel de la sinapsis en las áreas del cerebro propensas a los ataques epilépticos. ¿Cómo probarías tu hipótesis?
4. ¿En algunas especies, los investigadores son capaces de identificar neuronas individuales en el cerebro y registrar los potenciales de acción que producen. Utilizando estos datos, ¿cómo pueden deducir la función de neuronas concretas?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas; más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

46 Sistemas sensitivos y movimiento de los animales

CONCEPTOS CLAVE

- Las células receptoras sensoriales convierten el sonido, la luz u otros estímulos en un cambio de potencial de membrana. Las células receptoras o neuronas sensoriales envían potenciales de acción al cerebro, donde se procesan e integran las señales.
- El oído se basa en células receptoras sensoriales que se mueven como respuesta a ondas de sonido de una frecuencia concreta.
- La visión se basa en células receptoras sensoriales que contienen un pigmento que absorbe luz unido a una proteína.
- Las proteínas de membrana registran las sensaciones del gusto y del olfato. Estas proteínas actúan como receptores o canales para moléculas concretas y desencadenan cambios en el potencial de membrana.
- En muchos casos, los animales responden a los estímulos sensoriales moviéndose. El movimiento está basado en grupos de músculos antagonistas que actúan sobre un esqueleto rígido que contiene articulaciones que se flexionan o extienden como respuesta a las señales eléctricas.

En muchas especies de polillas, los machos tienen antenas mucho más largas que las hembras. Las células receptoras de las antenas plumosas de los machos detectan señales químicas presentes en el aire producidas por las hembras sexualmente maduras. Como resultado, los machos pueden localizar a las hembras en una oscuridad total.

Las polillas adultas están activas por la noche, cuando es difícil o imposible ver algo. Por tanto, es lógico que las polillas macho y hembra sexualmente maduras no se van buscando unas a otras. En su lugar, las hembras liberan en el aire una sustancia química que atrae a los machos denominada feromona. Una **feromona** es una pequeña molécula que actúa como señal entre los individuos y que normalmente causa cambios en la psicología o en el comportamiento. Las polillas masculinas de la misma especie que se encuentran volando en la misma área pueden incluso detectar una sola molécula de la feromona debido a las células receptoras localizadas en sus largas antenas plumosas. Como respuesta a un gradiente de moléculas de feromona presente en el aire, los machos vuelan hacia una hembra.

Sin embargo, los murciélagos cazan a las polillas macho cuando estas van volando en busca de las feromonas ya que, como ellas, también están activos casi exclusivamente por la noche. En vez de cazar sirviéndose de la vista, como los halcones o los guepardos, los murciélagos cazan con ayuda del sónar. Lo hacen emitiendo una serie de sonidos de alta frecuencia cuando vuelan y escuchando después los ecos correspondientes, que les indican la dirección y la forma de los objetos que hay en su camino. Si el objeto es una polilla, el murciélago vuela hacia ella, captura al individuo en su boca y

se lo come. No obstante, algunas especies de polillas pueden oír las llamadas de los murciélagos. Cuando las polillas detectan uno de estos sonidos, vuelan caóticamente para escapar de sus depredadores (véase Capítulo 50).

Si estuvieras fuera en la noche cuando estos dramas ocurren, como mucho te percatarías de que hay murciélagos y polillas volando por ahí. Los seres humanos no podemos oler las feromonas de las polillas ni oír los sonidos que emiten los murciélagos al volar. Los biólogos necesitaron décadas de minuciosa experimentación para entender cómo las polillas y los murciélagos sienten el mundo que los rodea y cómo se mueven en respuesta a la información que reciben.

Conocer los cambios del entorno y moverse en respuesta a esta información es fundamental para saber cómo actúan los animales. Para explorar los mecanismos implicados, la Sección 46.1 trata de la recepción de la información tanto externa como interna en animales y de cómo responden a ella. Las tres secciones posteriores ahondan en los procesos moleculares implicados en el oído, la vista, el gusto y el olfato. El capítulo concluye investigando los mecanismos celulares y moleculares responsables del movimiento.

46.1 ¿Cómo transportan los órganos sensoriales la información al cerebro?

Cuando una polilla vuela por la noche, su cerebro recibe corrientes de señales procedentes de muchos órganos sensoriales. Las antenas proporcionan información sobre la concentración de feromonas; los oídos localizados en varias partes del cuerpo envían datos sobre la presencia de sonidos de alta frecuencia; los detectores de equilibrio y gravedad transmiten señales acerca de la orientación del organismo en el espacio. Cada tipo de información sensorial es detectada por una neurona sensorial o por una célula receptora especializada que crea una sinapsis con una neurona sensorial. Como muestra la **Figura 46.1,** el sistema nervioso de la polilla integra la información sensorial (la que recibe a través de las neuronas sensoriales) y da una respuesta motora, mediante señales eléctricas, a grupos específicos de músculos (efectores).

La capacidad de sentir un cambio en el entorno depende de cuatro procesos: (1) **transducción,** o conversión de un estímulo externo en una señal interna en forma de un potencial de acción; (2) amplificación de la señal; (3) transmisión al sistema nervioso central (CNS); e (4) **integración,** o procesamiento con otras señales entrantes.

Para que se dé el primer paso de la secuencia, es necesario que una célula receptora sensorial convierta la luz, el sonido, el tacto u otra señal cualquiera en una señal eléctrica. Los receptores sensoriales se localizan por todo el cuerpo y se clasifican por el tipo de estímulo: los **nocirreceptores** sienten los estímulos nocivos; los **termorreceptores** detectan cambios de temperatura; los **mecanorreceptores** responden a la distorsión causada por el tacto o la presión; los **quimiorreceptores** perciben moléculas específicas o clases de moléculas; los **fotorreceptores** responden a longitudes de onda de luz concretas; y los **electrorreceptores** detectan campos eléctricos. Con tal diversidad de detectores sensoriales, no es sorprendente que los animales puedan darse cuenta y responder a un gran abanico de cambios en sus entornos (véase el **Cuadro 46.1** de la página 1034).

Pero, ¿cómo reciben información del entorno todas estas células y cómo informan al cerebro de modo que pueda darse una respuesta adecuada?

Transducción sensorial

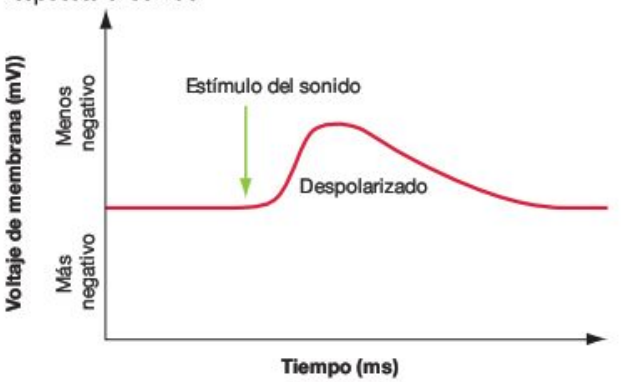
El Capítulo 45 analizó cómo se generan las señales eléctricas y cómo se propagan en las células nerviosas. La señalización eléctrica se basa en cambios en el voltaje de la membrana. Recuerda que se crea un **potencial eléctrico,** o voltaje, siempre que una membrana plasmática separa cargas en forma de distintas concentraciones de iones. Cuando la mayoría de las células sensoriales están en estado de reposo, el interior de la membrana plasmática es más negativo que el exterior.

Los investigadores pueden registrar cambios en el potencial de una membrana celular con ayuda de microelectrodos. Si los flujos de iones hacen que el interior se vuelva más positivo (menos negativo), se dice que la membrana se **despolariza.** Si los cambios en los canales iónicos vuelven el interior de la célula más negativo que el potencial de reposo, se dice que la membrana se **hiperpolariza.**

FIGURA 46.1 Los sistemas sensoriales, el CNS y efectores como los músculos están vinculados. Las neuronas sensoriales transmiten información sobre condiciones dentro y fuera de un animal al sistema nervioso central. Después de integrar la información de muchas neuronas sensoriales, el CNS envía señales a los músculos.

PREGUNTA ¿Por qué es apropiado llamar a estos órganos de las polillas «oídos»? ¿Por qué es un término impreciso o confuso? (Pista: los insectos y los vertebrados hacen la transición del agua a la tierra por separado, véanse Capítulos 33 y 34.)

(a) Las células receptoras de sonido se despolarizan como respuesta al sonido.



(b) Las células receptoras de sonido responden con más intensidad a sonidos más fuertes.

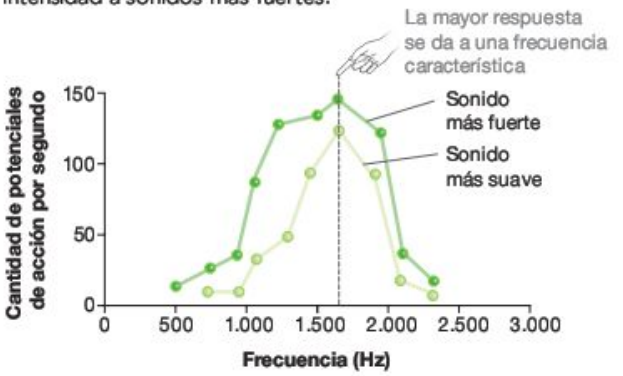


FIGURA 46.2 Las entradas sensoriales cambian el potencial de membrana de las células receptoras. (a) En respuesta a los estímulos sensoriales, los iones fluyen a través de las membranas de las células receptoras, despolarizando o hiperpolarizando la membrana. **(b)** La frecuencia de los potenciales de acción de un receptor transmite información acerca de la naturaleza e intensidad del estímulo sensorial.

¿Qué tienen que ver estos principios con los sistemas sensoriales? Para contestar a esta pregunta, examina el registro del voltaje de una célula receptora de sonido que se hace en la **Figura 46.2a.** Date cuenta de que, cuando el investigador reproducía un sonido, la célula receptora de sonido se despolarizaba como respuesta.

Otras células sensoriales funcionan de manera parecida. Aunque los animales tienen receptores sensoriales que detectan una variedad de estímulos notable, todos convierten las entradas sensoriales, incluyendo la luz, los sonidos, el tacto y los olores, en un cambio en el potencial de membrana. De este modo, los diferentes tipos de información se convierten en un tipo de señal común.

Si un estímulo sensorial induce un gran cambio en el potencial de membrana de un receptor sensorial, hay un cambio en la cantidad de potenciales de acción que se envían al cerebro. Por ejemplo, la despolarización que ocurre en una célula receptora de sonido es proporcional a la fuerza del sonido. Si la despolarización sobrepasa el umbral, se abren suficientes canales de sodio dependientes de voltaje como para desencadenar los potenciales de acción que se envían al cerebro. Recuerda del Capítulo 45 que todos los potenciales de acción tienen la misma forma y el mismo tamaño. Sin embargo, como muestra la **Figura 46.2b,** los sonidos más fuertes inducen una frecuencia mayor de potenciales de acción de lo que lo hacen los sonidos más suaves. De este modo, las células receptoras proporcionan información sobre la intensidad de un estímulo.

La naturaleza universal de la transducción sensorial plantea una pregunta importante: si todos los tipos de estímulos externos se convierten en señales eléctricas en forma de potenciales de acción y si todos los potenciales de acción son parecidos, entonces ¿cómo es posible que el cerebro interprete la información correctamente?

Transmisión de la información al cerebro

Hay dos claves para entender cómo el cerebro interpreta la información sensorial. Primero, las células receptoras tienden a ser muy específicas. Por ejemplo, en un oído humano cada célula receptora responde mejor a ciertas frecuencias de sonido. Algunas son más sensibles a sonidos de baja frecuencia de 1.000 Hz (hertzio, o ciclos por segundo), mientras que otras responden mejor a sonidos de alta frecuencia de unos 8.000 Hz. La respuesta de la célula receptora que ilustra la Figura 46.2b es más fuerte para sonidos de unos 1.650 Hz. A esta frecuencia, el número máximo de potenciales de acción por segundo surge del receptor. De este modo, el patrón de los potenciales de acción de una célula contiene información sobre la frecuencia de sonido que se está recibiendo, su intensidad y cuánto dura el estímulo.

Segundo, cada tipo de neurona sensorial envía su señal a una porción específica del cerebro. Los axones de las neuronas sensitivas del oído humano se proyectan hacia un área concreta en uno de los laterales del cerebro, pero los axones de los receptores sensoriales del ojo envían los potenciales de acción a un área específica sita en la parte posterior del cerebro. Las distintas partes del cerebro están especializadas en la interpretación de distintos tipos de estímulo.

Ahora que ya conoces los principios básicos de la recepción sensorial y la transducción, profundicemos en los detalles de los cuatro sistemas sensoriales mejor comprendidos: el oído, la vista, el gusto y el olfato.

46.2 El oído

Oír es la capacidad de sentir los cambios ondulatorios de la presión del aire llamados sonido. Un sonido consiste en ondas de presión en el aire o en el agua. La cantidad de ondas que hay en un segundo es la **frecuencia** del sonido. Nosotros percibimos las distintas frecuencias de sonido como **tonos** diferentes.

Los animales, de hecho, tienen una gran variedad de mecanismos para sentir los cambios en la presión además de poder oír las ondas de sonido presentes en el aire o en el agua. Los cangrejos, por ejemplo, tienen un órgano lleno de líquido que les ayuda a sentir la presión creada por la gravedad. El órgano, conocido como **estatocisto,** está revestido de células receptoras de presión y contiene una pequeña estructura rica en calcio, que suele estar situada en el fondo del órgano. Si algo, como una ola de mar, vuelca al cangrejo haciendo que quede

boca arriba, esta estructura presiona contra los receptores que *no* están en el fondo del órgano. Cuando el cerebro recibe los potenciales de acción de esas células, responde activando músculos que vuelven a poner al animal en su posición normal. También es común que los animales tengan células responsables de detectar la presión física directa en la piel, así como células receptoras de presión que controlan hasta dónde se han estirado los músculos o los vasos sanguíneos.

Sin embargo, casi todos los sistemas sensores de presión de los animales se basan en el mismo mecanismo. Examinemos brevemente la naturaleza general de una célula mecanorreceptora que responde a la presión para después investigar las estructuras específicas implicadas en el sentido del oído de los vertebrados.

¿Cómo responden las células sensoriales a las ondas de sonido y a otras formas de presión?

Los mecanorreceptores responsables de sentir el sonido y las vibraciones del entorno son de diseño relativamente sencillo. En cada caso, la presión física directa sobre una membrana plasmática o su distorsión cambia la configuración de los canales iónicos en la membrana y hace que los canales se abran o se cierren. En respuesta a un cambio en el flujo de iones, la membrana se despolariza o se hiperpolariza. El resultado es un nuevo patrón de potenciales de acción de una neurona sensorial.

En los órganos sensores de presión de los vertebrados, los canales iónicos que responden a la presión se encuentran en las células pilosas similares a las que muestra la **Figura 46.3a.** Las **células pilosas** son receptores de presión llamados así por su aspecto, que se debe a un grupo de excrecencias rígidas denominadas **estereocilios.** Los estereocilios, parecidos a pelos, son microvellosidades reforzadas por filamentos de actina. Muchas células pilosas también tienen un solo **cinocilio;** el cinocilio es un cilio verdadero que contiene una disposición de 9 + 2 microtúbulos de los que ya hablamos en el Capítulo 7. Las células pilosas se encuentran en los oídos de los vertebrados terrestres y en el sistema lineal lateral observado en muchas especies de peces.

Como muestra la Figura 46.3a, los estereocilios de las células pilosas están ordenados por orden creciente de altura; si hay un cinocilio, este será la proyección más alta. Todas estas estructuras se prolongan en una cámara llena de líquido. Si los estereocilios se doblan o flexionan hacia los cinocilios como respuesta a la presión (como ilustra la **Figura 46.3b**), se distorsionan las membranas de la estructura. La distorsión hace que se abran los canales de ion potasio (K^+) de los estereocilios. Este es el tema común en las células que sienten presión: el movimiento abre los canales iónicos.

Recuerda del Capítulo 45 que la apertura de los canales de K^+ ocasiona una salida de iones K^+ que hiperpolariza las neuronas. Las membranas plasmáticas de las células pilosas responden de otra manera porque están bañadas en líquido extracelular con una concentración extraordinariamente alta de K^+. Como resultado, el potencial de equilibrio de K^+ en las células pilosas es de 0 mV en vez de los –85 mV de una neurona típica. El potencial de reposo de la membrana plasmática de la célula pilosa es de –70 mV, de modo que los iones K^+ entran en gran cantidad rápidamente, causando una despolarización de aproximadamente 20 mV.

En las células pilosas, la despolarización ocasiona una entrada de iones calcio, que desencadena un aumento en la cantidad de neurotransmisor liberado en la sinapsis entre la cé-

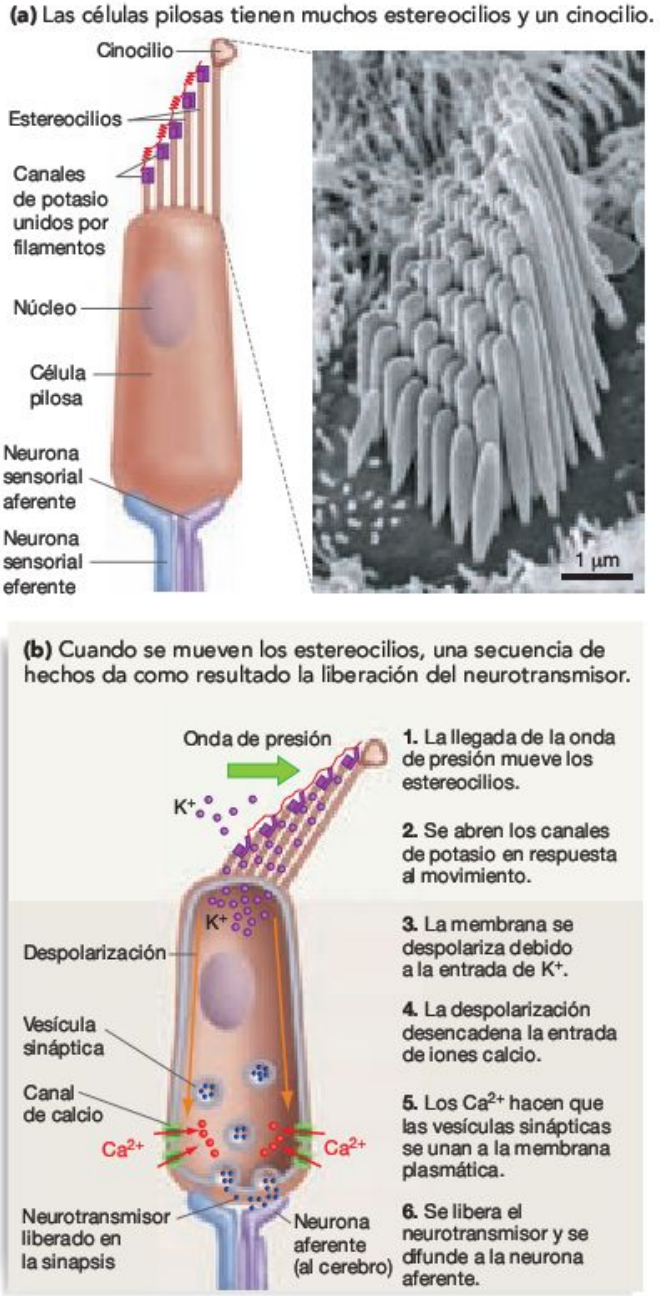


FIGURA 46.3 Las células pilosas convierten las ondas de sonido en señales eléctricas. (a) Las células pilosas reciben su nombre por los estereocilios, parecidos a pelos, que se proyectan en un extremo. **(b)** Si se abren los canales de potasio cuando se mueven los estereocilios, se despolariza la membrana de la célula pilosa, dando como resultado una entrada de iones calcio y la liberación del neurotransmisor hacia una neurona aferente.

CUADRO 46.1 Sentidos que no tienen los seres humanos

En este capítulo hablaremos de animales que pueden sentir las longitudes de onda de la luz, las frecuencias de sonido y los olores que los seres humanos no podemos percibir. Pero, además de tener ojos, oídos, narices y papilas gustativas más agudos que los nuestros, muchas especies poseen capacidades sensoriales completamente diferentes. Algunos depredadores acuáticos son tan sensibles a los campos eléctricos que pueden detectar la actividad eléctrica de los músculos de las presas que pasan cerca. Los tiburones se desorientan mucho en cautividad debido a los campos eléctricos generados por las bombas de agua situadas cerca de sus tanques. De manera parecida, muchas aves, tortugas marinas y otros animales pueden detectar los campos magnéticos y utilizar el campo magnético terrestre como ayuda en la navegación. Las palomas mensajeras suelen desorientarse si se les ponen unos pequeños imanes en la cabeza. Algunas especies de aves también pueden sentir los cambios de la presión barométrica. Los biólogos que trabajan con especies como estas se enfrentan al desafío de estudiar estímulos que ellos mismos no pueden sentir. Además, es posible que los animales tengan sentidos que aún no se hayan descubierto.

lula pilosa y una neurona sensorial. Todo esto ocasiona la excitación de la célula postináptica, lo que significa que es más probable que se dispare un potencial de acción al cerebro mediante una neurona sensorial aferente.

Sin embargo, si la presión de las ondas de sonido empuja el movimiento de los estereocilios hacia el lado opuesto, entonces se cierran los canales de K^+ y la célula se hiperpolariza en 5 mV. La hiperpolarización de la célula pilosa da como resultado una disminución en la liberación del neurotransmisor en la sinapsis y la inhibición de la neurona sensorial, lo que significa que se hace menos probable que la neurona desencadene potenciales de acción. La presión perpendicular a los estereocilios no cambia la actividad de los canales iónicos.

¿Cómo puede afectar este movimiento a los canales iónicos? Las microfotografías electrónicas muestran que unos filamentos minúsculos conectan las puntas de los estereocilios entre sí. Una hipótesis sostiene que cuando los estereocilios se mueven, de alguna manera los filamentos abren los canales iónicos de la pared del siguiente estereocilio más alto, como pequeñas trampillas (véase Figura 46.3b, paso 2). No obstante, esta hipótesis está por confirmar. Los investigadores aún no entienden del todo cómo funcionan los canales iónicos implicados en la recepción de la presión.

El oído de los mamíferos

Para entender cómo los cambios en el potencial de membrana de las células pilosas acaban haciéndonos oír, centrémonos en el oído humano como estudio de caso. La parte superior de la **Figura 46.4** muestra que la estructura tiene tres secciones generales: el **oído externo** (la oreja), el **oído medio** y el **oído interno.** Cada una de estas tres secciones está separada de las demás por una membrana.

Para seguir la pista al sonido a lo largo de estas tres secciones del oído, estudia la parte inferior de la Figura 46.4, empezando por las ondas de sonido que justo están llegando a tu cabeza. El oído externo, es decir, la oreja recoge las ondas de presión, que son canalizadas en un tubo llamado conducto auditivo. Al final de este, las ondas golpean la **membrana timpánica,** que junto con la caja del tímpano, o cavidad timpánica, forma el tímpano, que separa el oído externo del oído medio. Los ciclos repetidos de compresión del aire hacen que la membrana timpánica vibre hacia delante y hacia atrás con la misma frecuencia que la onda de sonido. Las vibraciones pasan por tres huesos minúsculos llamados **huesecillos del oído.** Como consecuencia, estos huesos vibran uno contra el otro. El último huesecillo, llamado **estribo,** vibra contra una

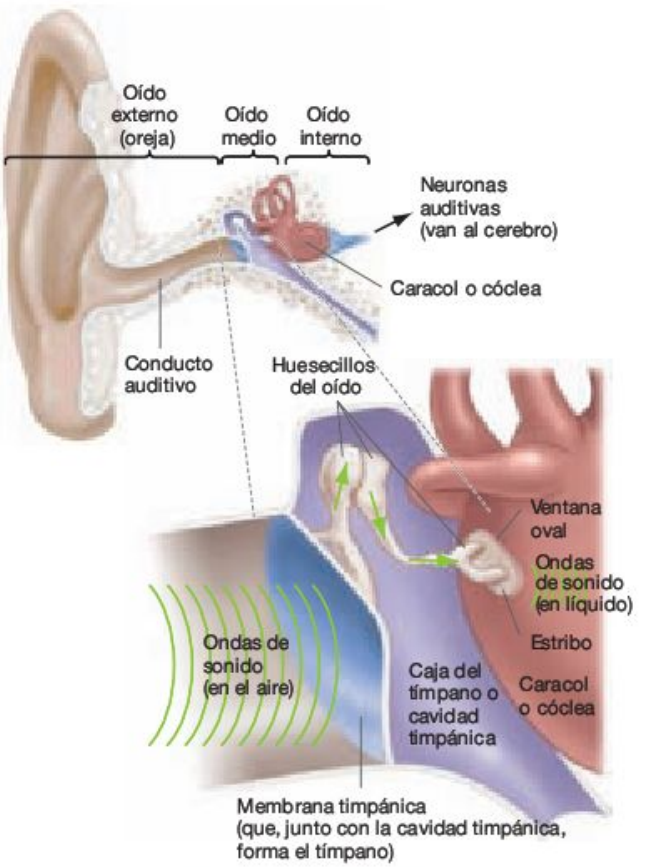


FIGURA 46.4 Los mamíferos tienen un oído externo, un oído medio y un oído interno. El oído medio empieza con la membrana timpánica y termina en la ventana oval del caracol o cóclea.

membrana, llamada **ventana oval,** que separa el oído medio del oído interno y que vibra como respuesta. Genera ondas en el líquido que hay dentro de una cámara conocida como **caracol** o **cóclea.** Las células pilosas que hay en la cóclea sienten estas ondas de presión.

De hecho, el oído transforma las ondas que flotan en el aire en ondas que se mueven en un líquido. Sin embargo, el sistema parece extraordinariamente complejo para un resultado tan simple. ¿Por qué el conducto auditivo del oído externo no conduce directamente a la ventana oval? ¿Por qué tiene que haber un oído medio?

El oído medio amplifica los sonidos Los biólogos empezaron a comprender las funciones del oído medio cuando reconocieron dos aspectos de su estructura. Primero, la diferencia de tamaño entre la membrana timpánica y la ventana oval es importante. Como la primera es unas 15 veces mayor que la segunda, la cantidad de vibración inducida por las ondas sonoras se multiplica por 15 cuando llega a la ventana oval. Este fenómeno es parecido a utilizar la misma cantidad de fuerza para llamar a golpes a una puerta muy grande comparado con una puerta muy pequeña. Además, los tres huesecillos actúan como palancas que amplifican aún más las vibraciones de la membrana timpánica. En los reptiles y las aves, solo hay un huesecillo del oído en vez de tres, con lo que esta acción de palanca no es posible. El efecto general en el oído medio de los mamíferos es el de multiplicar el sonido unas 22 veces. Esto es importante porque significa que los sonidos suaves se amplifican lo suficiente como para que las células pilosas que revisten la cóclea o caracol sean estimuladas. Los biólogos interpretan el oído medio de los mamíferos como una adaptación a una creciente sensibilidad al sonido.

Para resumir, el oído externo (oreja) de los mamíferos transmite las ondas de sonido desde el entorno al oído medio; este amplifica estas ondas lo suficiente como para estimular las células pilosas dentro de la cóclea del oído interno. ¿Cómo pueden las células pilosas distinguir las diferentes frecuencias de sonido? Si todas las células pilosas respondieran igualmente a todas las frecuencias de sonido, solo podríamos percibir un tono. Todas las voces, de hecho todos los sonidos, nos sonarían igual.

La cóclea detecta la frecuencia de los sonidos Estudios anatómicos minuciosos y un trabajo experimental han revelado por qué las distintas células pilosas responden a frecuencias concretas de sonido. Como muestra el corte transversal de la **Figura 46.5a,** la cóclea o caracol tiene un conjunto de membranas internas que la dividen en tres cámaras. Las células pilosas forman filas en la cámara media. Como indica la **Figura 46.5b,** la parte inferior de cada célula pilosa se conecta con una estructura llamada **membrana basilar.** Además, los estereocilios de las células pilosas tocan otra superficie más pequeña llamada **membrana tectorial.** (El cinocilio no está presente en una célula pilosa madura de la cóclea.) De hecho, las células pilosas se encuentran metidas entre membranas como si fueran el relleno de un bocadillo.

Los investigadores lucharon durante décadas para comprender cómo afectan esas membranas al funcionamiento de las células pilosas. Es casi imposible estudiar la cóclea en organismos vivos, porque es muy pequeña y compleja, forma una espiral (de ahí que también se la llame caracol) y se encuentra profundamente metida dentro del cráneo. Sin embargo, durante las décadas de 1920 y 1930, Georg von Békésy fue capaz de realizar experimentos en cócleas que había disecado de cadáveres humanos. Una vez aislada la cóclea, Von Békésy pudo hacer vibrar la ventana oval y registrar cómo se movían las membranas internas de la cóclea en respuesta a la vibración. Descubrió que, cuando una onda de presión viajaba por el líquido en las cámaras superior e inferior, la membrana basilar vibraba en consecuencia. Sin embargo, su hallazgo más importante fue que los sonidos de distintas frecuencias hacían que la membrana basilar vibrara al máximo en puntos específicos de

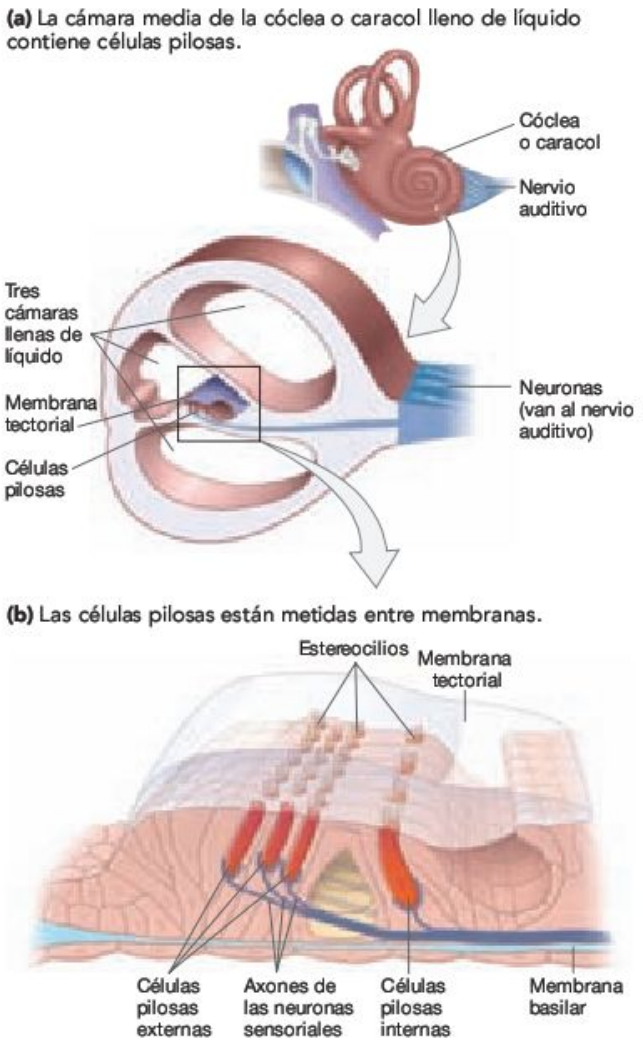


FIGURA 46.5 En la cóclea humana, las células pilosas están metidas entre membranas. (a) La cóclea contiene cámaras llenas de líquido separadas por membranas. Las células pilosas están localizadas en la cámara media y **(b)** están metidas entre la membrana basilar y la membrana tectorial.

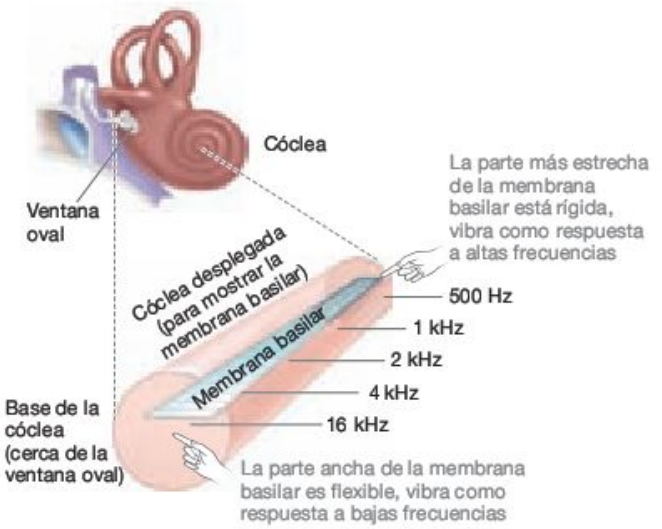


FIGURA 46.6 La membrana basilar varía su rigidez. Los sonidos de alta frecuencia son detectados en el extremo estrecho y rígido de la cóclea; los sonidos de baja frecuencia son detectados en el extremo ancho, cerca de la ventana oval.

su estructura (**Figura 46.6**). Cuando la membrana basilar vibraba en una dirección concreta, los estereocilios de las células pilosas de ese punto se movían hacia un lado y luego hacia el otro por la membrana tectorial.

Otra observación permitió a Von Békésy entender la función coclear: se dio cuenta de que la membrana basilar varía su rigidez. Es muy rígida cerca de la ventana oval y muy flexible en el extremo opuesto. Así, cada segmento de la membrana vibra en respuesta a una frecuencia diferente de sonido. Del mismo modo que la piel estirada de un tambor produce un sonido de alta frecuencia y una floja lo produce de baja frecuencia, los sonidos de alta frecuencia hacen que la parte rígida de la membrana basilar vibre y los sonidos de baja frecuencia hacen que sea la parte más flexible la que lo haga.

Para resumir, ciertas partes de la membrana basilar vibran como respuesta a frecuencias específicas y dan como resultado el movimiento de los estereocilios. De este modo, las células pilosas de un lugar concreto de la membrana responden a sonidos de cierta frecuencia. A su vez, el cerebro recibe los potenciales de acción de las neuronas asociadas a cada célula pilosa y los interpreta como tonos concretos, es decir, con una frecuencia de sonido específica. Los sonidos complejos contienen una gran variedad de frecuencias y desencadenan combinaciones concretas de células pilosas. Mediante la experiencia, el cerebro aprende qué combinaciones de frecuencias representan la música, una alarma de incendios o la voz de los padres.

Mundos sensoriales: ¿qué oyen otros animales?

Comparándolo con el oído de muchos mamíferos, el oído humano no es particularmente agudo. Esto fue observado por Katherine Payne cuando estudiaba a los elefantes de un zoológico a mediados de la década de 1980. Notó una vibración en el aire que procedía de los elefantes. Payne sabía que el infrasonido, o las frecuencias de sonido demasiado bajas para que los seres humanos pudiéramos oírlas, pueden producir esas sensaciones. Para probar la hipótesis de que los elefantes eran quienes producían estos infrasonidos, volvió al zoológico con micrófonos capaces de captar sonidos a bajas frecuencias. A velocidad normal, en la cinta de Payne no se oía nada. Pero cuando ella elevó el tono de los sonidos acelerando la cinta, oyó un coro de sonidos parecidos a los de las vacas. Los elefantes se estaban llamando unos a otros utilizando sonidos de baja frecuencia.

Según la investigación de seguimiento, los elefantes poseen el mejor oído para infrasonidos del reino de los mamíferos terrestres. Los infrasonidos pueden viajar a mucha distancia y los biólogos sostienen la hipótesis de que las llamadas infrasónicas permiten que los elefantes salvajes coordinen sus movimientos cuando les separan muchos kilómetros. Los estudios más recientes sugieren que, además de detectar los infrasonidos mediante sus grandes orejas, los elefantes utilizan sus pies para detectar un subproducto de los infrasonidos: las vibraciones sísmicas que viajan por tierra.

Los murciélagos de los que hablamos al principio de este capítulo facilitaron otro ejemplo de animal que percibe sonidos que los seres humanos no pueden percibir. Pero, en este caso, los sonidos son ultrasónicos, es decir, tienen frecuencias *por encima* del alcance del oído humano. Los seres humanos podemos oír sonidos de entre 20 Hz y 20.000 Hz (20.000 Hz son lo mismo que 20 kHz, o kilohertzios). El oído ultrasónico de los murciélagos se descubrió a finales de la década de 1930, cuando Donald Griffin pidió prestado el único aparato de ultrasonidos que existía entonces de Robert Galambos, un estudiante compañero suyo de la carrera. Griffin utilizó la máquina para demostrar que los murciélagos en vuelo emiten ultrasonidos constantemente. En experimentos de seguimiento, observó que un murciélago al que se le hubiera puesto algodón en los oídos o al que se le hubiera tapado la boca, chocaba contra las paredes si se le soltaba en una habitación. Por el contrario, los murciélagos a los que se les vendaban los ojos no chocaban nunca.

Griffin y Galambos concluyeron que los murciélagos utilizan el eco del sonido (sónar) para navegar. Este concepto, llamado **ecolocalización,** fue una idea descabellada en aquel momento. Cuando Galambos describió el uso que los murciélagos hacían del sónar en 1940, otro científico le sacudió los hombros espetándole: « No estarás hablando en serio!». Pero las investigaciones posteriores demostraron que también otros animales como los delfines y las musarañas, además de los murciélagos, utilizan el sónar. De hecho, es probable que por lo menos algunas de estas especies perciban las formas con sus oídos mejor que con sus ojos.

Aunque el uso del sónar está mucho más extendido de lo que se creía originalmente, la mayoría de los animales dependen de la vista para detectar el tamaño, la forma y la ubicación de los objetos que hay a su alrededor. De hecho, resultó que Griffin y Galambos tuvieron suerte al haber empezado a estudiar la ecolocalización en los murciélagos del suborden microquirópteros, también conocidos como «murciélagos susurrantes». Casi todos los miembros del otro gran suborden de murciélagos, los megaquirópteros, o «zorros voladores», no emplean la ecolocalización. En vez de cazar insectos de noche mediante ecolocalización, los zorros voladores se nutren de fruta o néctar y dependen de su vista para encontrar alimento. ¿Cómo ven el mundo los megaquirópteros y otros animales?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

El oído es un tipo de detección de presión que comienza cuando los estereocilios de las células pilosas se mueven como respuesta a cambios de presión. El movimiento abre los canales de iones y da como resultado un cambio en el potencial de membrana.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama poniendo el nombre de cada parte del oído de los mamíferos describiendo su función.
2) Predecir el tipo de pérdida auditiva resultante en cada uno de los siguientes supuestos: una perforación del tímpano, una mutación grave en un gen que afecta a la longitud del estereocilio y una pérdida de flexibilidad de la membrana basilar.

46.3 La vista

La mayoría de los animales tienen una forma de sentir la luz. Los órganos implicados varían de simples aglomeraciones de pigmento con pequeñas células sensibles a la luz en los gusanos platelmintos a la sofisticada formación de imágenes de los vertebrados, moluscos cefalópodos y artrópodos. Los insectos, por ejemplo, tienen un **ojo compuesto** por cientos o miles de columnas sensibles a la luz llamadas **omatidias** o **facetas** (**Figura 46.7**), cada una de las cuales aporta información sobre una pequeña parte del campo visual, de modo parecido a cada uno de los píxeles del monitor de un ordenador. Por ello, cuantas más facetas u omatidias haya en un ojo compuesto, mejor resolución tendrá y podrá distinguir mejor los objetos. Además, la presencia de muchas columnas sensibles a la luz hace que las especies con ojos compuestos sean particularmente buenas en detectar el movimiento. Por el contrario, el ojo de los vertebrados y los cefalópodos funciona como una **cámara.** Es una estructura que enfoca la luz que entra sobre una capa de células receptoras. Examinemos esta estructura más de cerca.

El ojo de los vertebrados

La **Figura 46.8a** muestra el ojo típico de un vertebrado. La capa más externa de la estructura es una túnica (o capa) dura llamada esclerótica. Es lo que llamamos el «blanco del ojo». La parte frontal de la esclerótica forma la **córnea,** una túnica transparente de tejido conectivo. Dentro de la córnea se encuentra un músculo redondeado y de coloración variada llamado **iris,** que puede contraerse o dilatarse para regular la cantidad de luz que entra en el ojo. El agujero en el centro del iris es la **pupila.** La luz penetra en el ojo a través de la córnea y pasa por la pupila para después atravesar una **lente** curva y clara. Juntas, la córnea y la lente enfocan la luz entrante sobre la retina situada en el fondo del ojo. La **retina** contiene una fina capa de células sensibles a la luz y varias capas de neuronas.

Gracias a la **Figura 46.8b,** podemos echar un vistazo a la retina con mayor detalle. La estructura está unida al resto del ojo por una sola capa de células epiteliales pigmentadas. Las células sensoriales que responden a la luz, los fotorreceptores, se quedan sujetas en su sitio gracias al epitelio pigmentado y forman una capa en la parte trasera de la retina. Los fotorreceptores crean la sinapsis con una capa intermedia de neuronas de conexión. Las células en la capa intermedia de neuronas se conectan entre sí y con las neuronas llamadas **células ganglionares,** que forman la capa más interior de la retina. Los axones de las células ganglionares se proyectan hacia el cerebro formando el **nervio óptico.** Esta es una disposición inusual de las neuronas; el **Cuadro 46.2** trata de las consecuencias. Ahora, sin embargo, vamos a explorar cómo funcionan los fotorreceptores.

¿Qué hacen las células fotorreceptoras? Los primeros anatomistas establecieron que los fotorreceptores en los ojos de

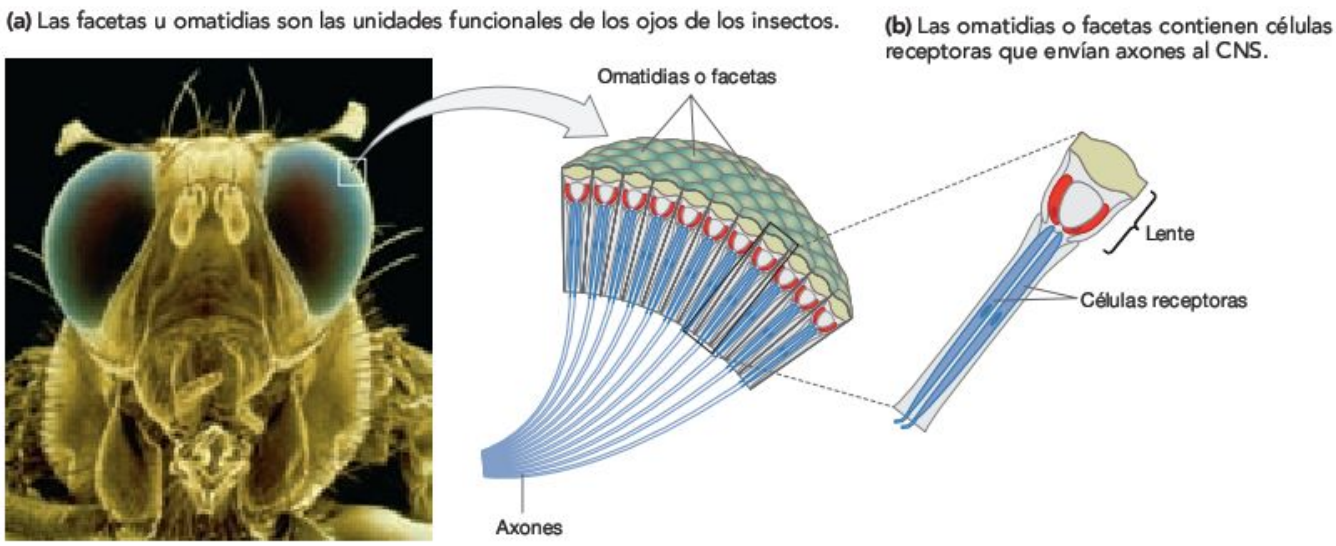


FIGURA 46.7 En los ojos compuestos de los insectos, cada omatidia ve parte del mundo.

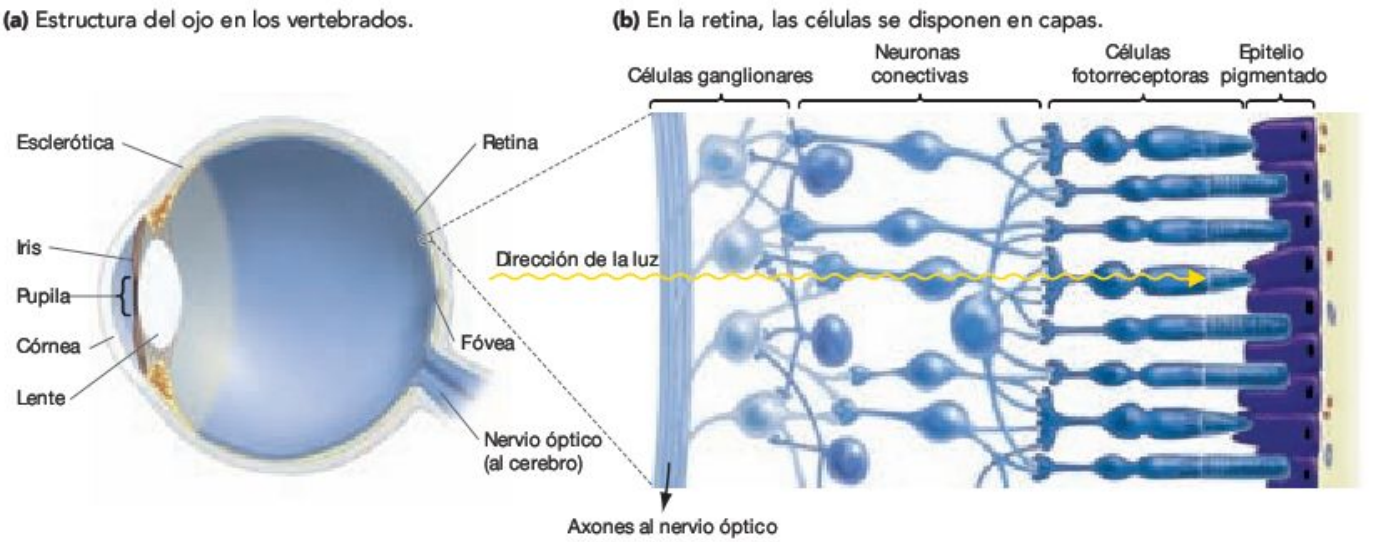


FIGURA 46.8 Los ojos funcionan como cámaras de fotos: tienen una sola lente que enfoca la luz entrante sobre las células receptoras. (a) La luz pasa a través de la pupila del ojo y la córnea y la lente la enfocan sobre la retina. **(b)** Las células fotorreceptoras que responden a la luz están en la capa más «externa» de la retina, más alejada de la fuente de luz.

● **PREGUNTA** ¿Hay alguna célula fotorreceptora situada en el punto donde el nervio óptico deja la retina?

● **EJERCICIO** En el apartado (b) indica con una flecha el camino de una señal eléctrica de una de las células fotorreceptoras al nervio óptico.

CUADRO 46.2 Comparativa entre los ojos de los vertebrados y de los cefalópodos

Las células fotorreceptoras en el ojo de los vertebrados están situadas en la capa más externa de la retina, más alejadas de la luz que entra. Como resultado, la luz debe pasar a través de varias capas de neuronas antes de llegar a los fotorreceptores. Esta disposición tiene una consecuencia importante: los axones de las células ganglionares de la capa más interna deben bloquear las células fotorreceptoras de la capa más externa para salir del ojo por el nervio óptico. Este trastorno crea un punto ciego, es decir, una parte de la retina en la que no hay fotorreceptores.

Para convencerte de que existe este punto ciego, apunta hacia arriba con el dedo derecho y mantenlo con el brazo extendido. Cierra tu ojo izquierdo y enfoca la vista de tu ojo derecho en algo que esté más allá de la punta del dedo. Ahora, mueve lentamente el dedo que está apuntando hacia la derecha, mientras sigues mirando el punto inicial. ¿Puedes encontrar un sitio en el que la punta de tu dedo parece desaparecer? La luz de esta zona incide en el punto ciego de tu ojo derecho. Si se te acercara una flecha o un proyectil desde esa dirección, no detectarías el peligro.

Los ojos de los calamares, pulpos y otros cefalópodos funcionan como cámaras, parecidos a los de los vertebrados, pero sus fotorreceptores están situados en la capa más interna de la retina (**Figura 46.9**). Como resultado, la luz incide en los fotorreceptores directamente y el ojo no tiene un punto ciego. ¿Por qué los vertebrados tienen lo que parece ser un diseño ocular inferior? Recuerda del Capítulo 24 que las adaptaciones no son perfectas. Para explicar la existencia de los puntos ciegos, los biólogos han formulado la hipótesis de que el ancestro de los vertebrados tenía un órgano parecido al ojo con fotorreceptores localizados en la capa celular más externa. A medida que el ojo evolucionaba en los descendientes de estas especies, se mantuvo la disposición ancestral. Si esta hipótesis es correcta, nuestros puntos ciegos proporcionan otro ejemplo de las restricciones históricas de la adaptación.

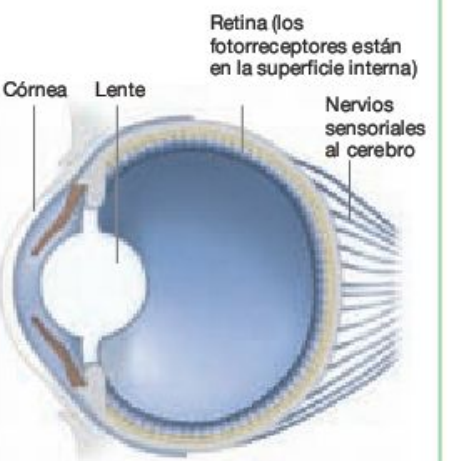


FIGURA 46.9 Los cefalópodos tienen un ojo tipo cámara, pero sin punto ciego.

● **EJERCICIO** En la Figura 46.8a, haz un círculo alrededor de la estructura que crea el punto ciego en el ojo de los vertebrados.

los vertebrados son células en forma de pequeñas barritas o bastoncillos o bien células en forma de conos llamadas, respectivamente, **conos** y **bastones** (**Figura 46.10a**). Cuando los avances técnicos permitieron registrar los cambios en los potenciales de membrana de esas células, se hizo evidente que los bastones y los conos tienen tanto estructura como funciones diferentes. Los bastones son sensibles a la luz tenue pero no al color. Los conos, por el contrario, son mucho menos sensibles a la luz débil pero las distintas longitudes de onda (es decir, los colores) los estimulan. Estos hallazgos explicaron por qué la visión nocturna es en gran medida en blanco y negro: de noche, son los bastones quienes realizan la mayoría del trabajo.

Las primeras descripciones de la retina humana también establecieron que los bastones dominan la mayoría de la estructura. Sin embargo, hay un pequeño punto en el centro de la retina que solo tiene conos. Es la **fóvea** (véase Figura 46.8a). Los investigadores se dieron cuenta de que cuando enfocamos la vista sobre un objeto, nuestros ojos se mueven para incluir la imagen en la fóvea de cada ojo. Con base en estas observaciones, los biólogos concluyeron que la alta densidad de conos en la fóvea maximiza la resolución de la imagen.

¿Cómo detectan la luz los conos y los bastones? Para entender cómo funcionan los conos y los bastones, hizo falta una detallada combinación de estudios anatómicos y bioquímicos. Como muestra la Figura 46.10a, los conos y los bastones tienen segmentos llenos de discos ricos en membrana. Las membranas de estos discos contienen grandes cantidades de una proteína transmembrana llamada **opsina.** Cada molécula de opsina se asocia con una molécula mucho más pequeña, el pigmento **retinal.** En las células de los bastones, el complejo bimolecular recibe el nombre de rodopsina (**Figura 46.10b**).

Los experimentos con moléculas aisladas de retinal, opsina y rodopsina confirmaron que el retinal cambia de forma cuando absorbe luz. Más concretamente, el carbono número 11 de la molécula de retinal cambia de la configuración *cis* a la configuración *trans* (**Figura 46.10c**). El haber documentado este cambio de configuración ayudó a confirmar que la rodopsina es el receptor de la luz.

El cambio de forma que tiene lugar en el retinal origina una serie de eventos que culminan en una corriente diferente de potenciales de acción que se envían al cerebro. Sin embargo, la secuencia de hechos es inusual porque la recepción de un es-

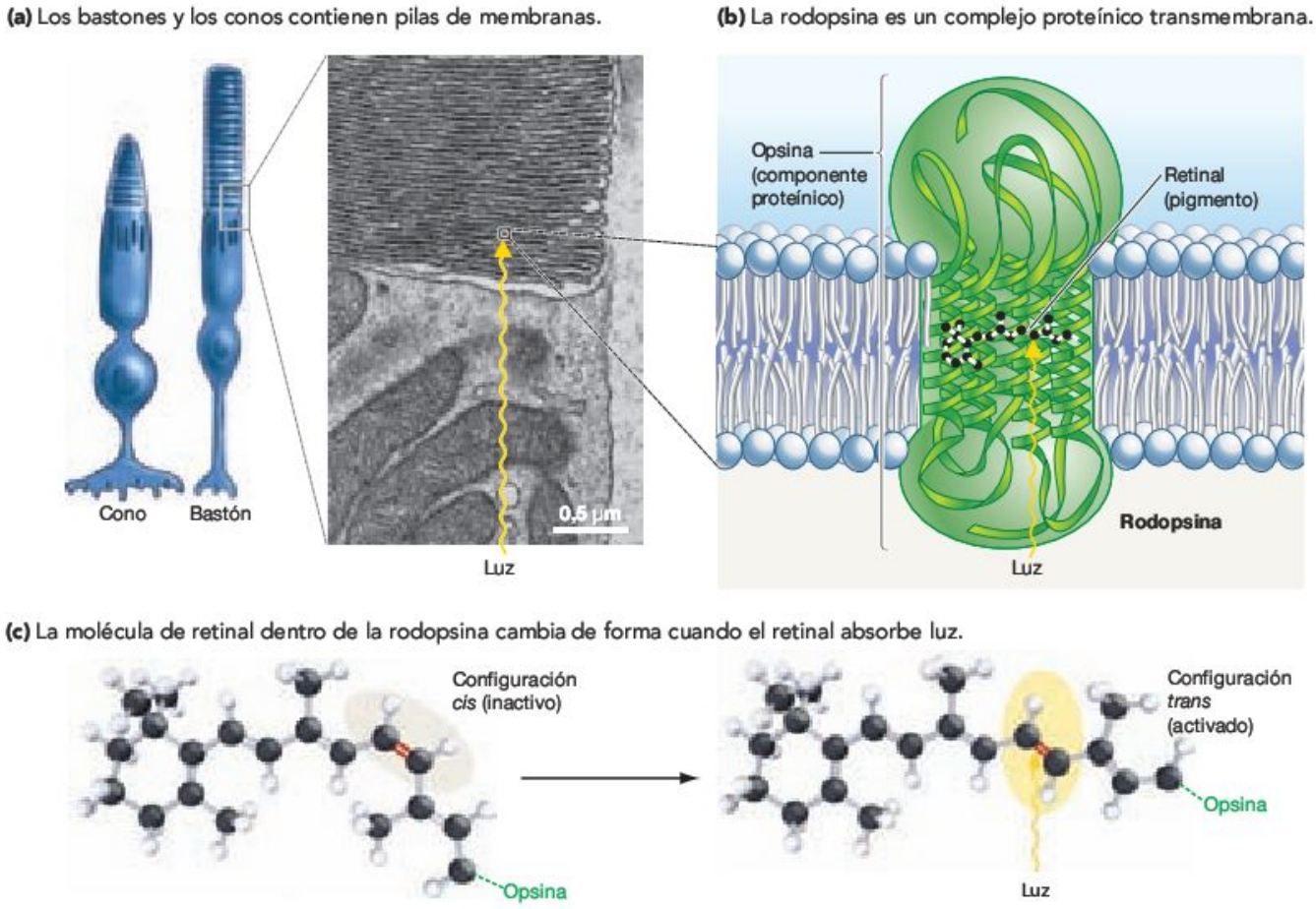


FIGURA 46.10 Los conos y los bastones están llenos de proteínas transmembrana que contienen el pigmento retinal. **(a)** Los conos y los bastones tienen discos membranosos que contienen miles de moléculas de opsina. **(b)** Cada opsina tiene una molécula de retinal. **(c)** El retinal cambia su configuración cuando absorbe luz. Como respuesta, la opsina también cambia de forma.

PREGUNTA Explica por qué el cambio de *cis* a *trans* que se muestra en el apartado (c) afectaría en la forma de la opsina.

tímulo luminoso no abre los canales iónicos ni desencadena la liberación de un neurotransmisor a una neurona sensorial. En los vertebrados, la base molecular de la vista es un cambio de forma en el retinal que cierra un canal iónico previamente existente y causa una disminución en la cantidad de neurotransmisores liberados a la neurona sensorial. En las células de los bastones, la actividad eléctrica a través de la membrana, así como la liberación de neurotransmisores, se maximizan en la oscuridad. La exposición a la luz transmite información cerrando ambos procesos.

Como muestra la **Figura 46.11,** la secuencia de hechos comienza cuando la luz hace que el retinal cambie de forma de la configuración *cis* a la *trans,* activando la rodopsina. Esta activación hace que una molécula llamada transducina, que se encuentra unida a la membrana, active la enzima fosfodiesterasa (PDE). La PDE descompone un importante nucleótido llamado guanosín monofosfato cíclico (cGMP) en guanosín monofosfatos (GMP). A medida que disminuyen los niveles de cGMP, se cierran los canales de sodio dependientes de cGMP presentes en la membrana plasmática del bastón. Este hecho hace que disminuya la entrada de Na^+. Como resultado, la membrana se hiperpolariza. Si entiendes este concepto, deberías poder explicar por qué el cGMP actúa como un segundo mensajero y como ligando en este sistema y cómo la transducina se compara con las proteínas G de las que hablábamos en el Capítulo 8. También deberías poder explicar por qué el cierre de los canales de Na^+ produce una hiperpolarización.

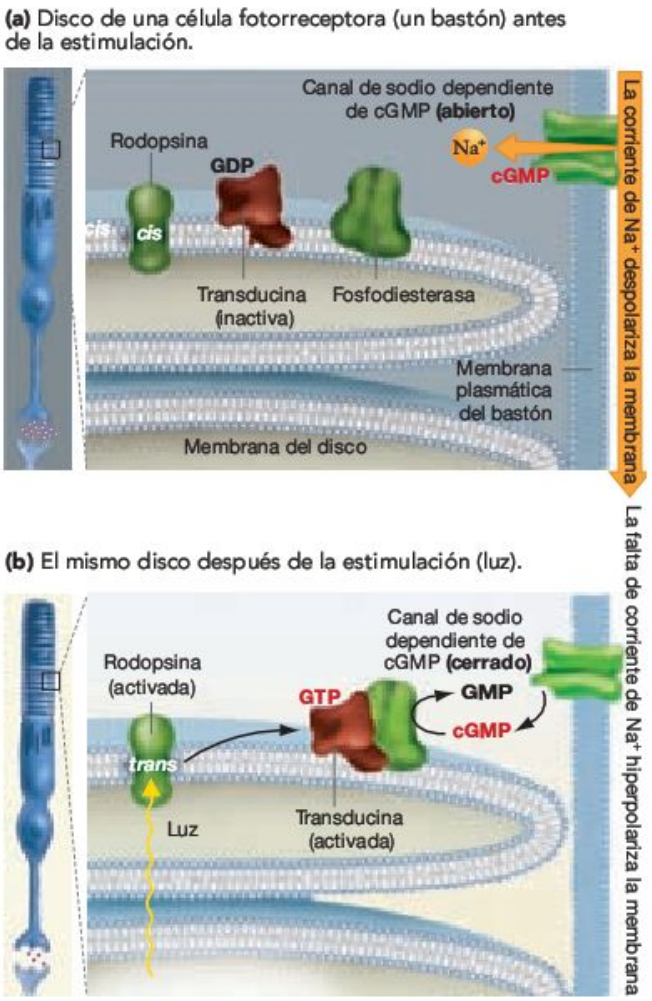


FIGURA 46.11 Una vía de transducción de señales conecta la absorción de luz con los cambios en el potencial de membrana.
(a) Un fotorreceptor no estimulado. Date cuenta de que los iones sodio fluyen hacia el interior de la célula cuando *no* se recibe luz.
(b) Un fotorreceptor estimulado. Cuando se activa la rodopsina, motiva una reducción de la concentración de cGMP en el fotorreceptor. Con una menor cantidad de cGMP disponible, los canales de sodio dependientes de cGMP se cierran y la membrana se hiperpolariza.

PREGUNTA La entrada de iones sodio en una célula fotorreceptora se denomina «corriente oscura». ¿Por qué?

EJERCICIO Haz un círculo alrededor de las sinapsis en los dibujos del bastón a la izquierda de cada apartado. ¿Es en la oscuridad o en la luz cuando el bastón libera más neurotransmisores a la sinapsis?

En respuesta al cambio que sigue en el potencial de membrana, se descargan menores cantidades del neurotransmisor glutamato en la sinapsis. La disminución del neurotransmisor indica a la célula postsináptica, llamada **célula bipolar,** que el bastón ha absorbido luz. Como consecuencia, se envía al cerebro un nuevo patrón de potenciales de acción. Este sistema es exquisitamente sensible, ya que se ha registrado que experimentan un cambio mensurable como respuesta a un solo fotón de luz.

Visión del color: el enigma de los ojos de Dalton Los estudios realizados en la rodopsina revelaron el mecanismo molecular responsable de la percepción de la luz. Pero quedaba por determinar cómo los seres humanos y otros animales pueden responder a longitudes de onda de luz concretas.

Para responder a esta pregunta, considera el programa de investigación iniciado por John Dalton[1] a finales del siglo XVIII. A la edad de 26 años, Dalton se dio cuenta de que él y su hermano veían los colores de manera diferente. Para ellos, la cera roja que se usaba como lacre y las hojas verdes de laurel parecían ser del mismo color y un arco iris solo tenía dos tonos. Dalton y su hermano no podían diferenciar los colores rojo y verde, afección denominada carencia de color rojo-verde (**Figura 46.12**).

En una conferencia que ofreció en 1794, Dalton formuló la hipótesis de que las longitudes de onda del color rojo no llegaban a sus retinas. Además, también sostuvo que, como un globo ocular normal está lleno de un líquido claro y debido a que los líquidos azules absorben la luz roja, su vista defectuosa era el resultado de la presencia de líquido azulado en vez de líquido claro en sus ojos. Para probar esta hipótesis, Dalton dejó instrucciones explícitas de que le extirparan los ojos después de su muerte y los examinaran para ver si el líquido interno era azul. Cuando murió 50 años después, un ayudante le extirpó los ojos, según había dejado dicho, y los examinó. El líquido dentro del ojo no era para nada azul, sino ligeramente amarillo, el color normal de una persona mayor. Además, cuando cortaron la parte trasera de uno de los ojos y se vieron objetos

[1] Dalton fue un físico de renombre. Fue quien primero propuso la teoría atómica y formuló la ley de Dalton sobre las presiones parciales de los gases (de las que hablamos en el Capítulo 44). La ceguera de color rojo-verde a veces recibe el nombre de daltonismo en su honor.

FIGURA 46.12 Las personas con carencias de color ven los colores de manera diferente a como lo hacen las personas que no tienen estas carencias. Estas fotografías muestran lo que vería una persona con carencia de color rojo-verde si se compara con una persona que tiene intactos sus receptores de color.

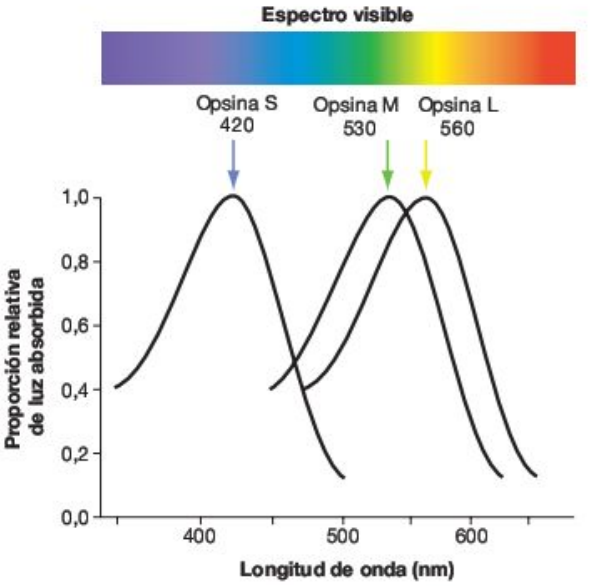


FIGURA 46.13 La visión del color es posible porque las diferentes opsinas absorben distintas longitudes de onda lumínicas. Cada cono de un ser humano contiene uno de los tres tipos diferentes de opsina. Cada una de las opsinas absorbe una gama diferente de longitudes de onda.

PREGUNTA Las moléculas de las opsinas S, M y L son idénticas. ¿Cómo es posible que respondan a distintas longitudes de onda de luz?

de color a través de su lente, los objetos tenían los colores normales. La hipótesis de Dalton era incorrecta.

¿Qué causaba la ceguera de color de Dalton? La clave fue la hipótesis de que la retina de los seres humanos contiene solo tres tipos de fotorreceptores sensibles al color: conos azules, verdes y rojos, que reciben su nombre por los colores que perciben mejor. Los investigadores que analizaron su actividad descubrieron que cada uno de ellos absorbía longitudes de onda de luz cortas, medias o largas, respectivamente. Para hacer un seguimiento de este resultado, los biólogos analizaron las moléculas de opsina de los tres tipos de células y descubrieron que cada una tenía una secuencia de aminoácidos distintiva. Las tres proteínas reciben los nombres de opsinas azules, verdes y rojas (según absorban longitudes de onda cortas o conos S, medias o conos M o largas o conos L, respectivamente). Aunque el retinal es la molécula que absorbe luz en todas las células fotorreceptoras, varios tipos de opsina responden solo a longitudes de onda lumínicas concretas.

Con base en estos resultados, los biólogos pensaron que el cerebro distingue los colores combinando señales iniciadas por las tres clases de opsina. Por ejemplo, en la **Figura 46.13** una longitud de onda de 560 nm estimula mucho los conos L, estimula los conos M hasta un grado medio y apenas estimula los conos S. En respuesta a las señales correspondientes de estas células, el cerebro percibe el color amarillo.

¿Acaso esta hipótesis explica la ceguera de color de Dalton? Según los datos de la Figura 46.13, las longitudes de onda del verde al rojo no estimulan la opsina S. Por tanto, no es probable que la opsina S esté implicada en la ceguera de color rojo-verde. ¿Tal vez Dalton no podía distinguir el rojo y el verde porque sus conos M o L estaban dañados? Las investigaciones han demostrado que a las personas con ceguera de color o bien les faltan los conos funcionales M o los L o ambos. ¿Era esto lo que le pasaba a Dalton? Por fin se pudo contestar a esta pregunta en la década de 1990, cuando se identificaron y secuenciaron los genes de las opsinas M y L. Los investigadores pensaron que con una muestra del DNA de Dalton, podrían analizar los genes de estas opsinas. Sorprendentemente, los ojos de Dalton se habían preservado. El grupo de investigación consiguió extraer DNA del tejido de 150 años de edad y descubrieron que Dalton tenía un alelo normal *L* pero carecía de un alelo funcional *M*. Como resultado, no tenía conos sensibles al verde. El enigma se había resuelto.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Vertebrate Eye

Mundos sensoriales: ¿otros animales ven los colores?

¿Qué podemos decir de otros animales, ven los colores del mismo modo que lo hacemos los seres humanos? La respuesta breve a esta pregunta es, probablemente, no. Los animales que son activos de noche tienen relativamente pocos conos y muchos bastones, lo que les proporciona una alta sensibilidad a la luz pero una escasa visión del color. Y un estudio reciente ha demostrado que las especies que tienen una buena visión del color tienen opsinas con diferentes sensibilidades a la luz.

Con base en esta observación, es probable que los coelacantos perciban varios tonos distintos de azul que nosotros

percibiríamos como un solo color. La existencia de esas opsinas es lógica, porque las longitudes de onda de las partes amarilla y roja del espectro no penetran bien en la profundidad del agua. Debido a que la luz azul es la única que existe en el hábitat del coelacanto, los biólogos interpretan las opsinas de este pez como una adaptación a la vida en el agua profunda.

La correlación entre la estructura de la opsina y su función visual es extensa. Por ejemplo, en seres humanos y otros primates que comen fruta, dos de las tres opsinas son sensibles a longitudes de onda que rondan los 550 nm. La presencia de estas opsinas permite a los individuos distinguir entre los verdes, los amarillos y los rojos de frutas maduras y no maduras.

Además, numerosas especies de vertebrados e invertebrados tienen cuatro tipos o más de opsinas y probablemente perciben un mundo de colores mucho más rico que el nuestro. Aves, insectos y unos pocos mamíferos también pueden ver la luz ultravioleta, que tiene longitudes de onda más cortas de lo que los seres humanos podemos ver. Esta capacidad es adaptativa. Como mostraba la Figura 40.6, ciertas flores tienen patrones ultravioletas que sirven de señal para los insectos polinizadores. Además, muchas aves tienen fuertes patrones ultravioleta en su plumaje que son invisibles para nosotros. Varios experimentos recientes han confirmado que en algunas especies, las hembras utilizan estas manchas ultravioletas como un criterio para elegir a los machos. Al otro extremo del espectro visible, las serpientes de cascabel y los crótalos pueden sentir las longitudes de onda infrarrojas utilizando órganos especializados sensibles al infrarrojo situados en sus morros (**Figura 46.14a**). La luz infrarroja tiene longitudes de onda más largas de lo que los seres humanos podemos ver. Debido a que los animales endotérmicos irradian grandes cantidades de calor en forma de radiación infrarroja, los crótalos pueden detectar y alcanzar a una presa en completa oscuridad (**Figura 46.14b**).

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En los vertebrados, la detección de la luz comienza cuando el retinal cambia de forma después de haber absorbido luz.
- Si la opsina cambia de configuración como respuesta al movimiento del retinal, una serie de hechos da como resultado el cierre de los canales de sodio en la membrana de una célula fotorreceptora y, así, un cambio en el voltaje de la membrana.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama poniendo los nombres de las partes del ojo de los vertebrados describiendo la función de cada una de ellas.
2) Predecir el tipo de pérdida de visión que resulta de cada uno de los siguientes: que se rasgue la fóvea, una mutación severa en el gen de la opsina S y una turbidez de la lente debido a una edad avanzada.

46.4 El gusto y el olfato

Los sentidos del **gusto** y del **olfato** tienen su origen en los receptores químicos (o quimiorreceptores). Los quimiorreceptores pueden detectar la presencia de moléculas concretas porque su potencial de membrana sufre un cambio cuando está presente un compuesto específico. De este modo, la información sobre la presencia de una sustancia química concreta se convierte en una señal eléctrica en el cuerpo.

Hasta hace poco, el gusto y el olfato eran bastante desconocidos. Es fácil entender por qué. Los ojos y los oídos responden a estímulos relativamente sencillos, las ondas de luz y sonido, que se pueden reproducir en un laboratorio. Por el

(a) Los crótalos pueden detectar la radiación infrarroja.

(b) Los animales de sangre caliente emiten mucha más radiación infrarroja que lo que les rodea.

Lo que vemos a la luz (la parte superior de la caja blanca contiene una bombilla envuelta en un trapo negro)

Lo que los crótalos «ven» en la oscuridad

FIGURA 46.14 Los crótalos detectan la radiación infrarroja. (a) Los crótalos reciben su nombre por las fosas nasales de su cabeza. Estas fosas contienen células receptoras que detectan la radiación infrarroja. **(b)** Los crótalos son capaces de «ver» una imagen borrosa de los objetos calientes. Como resultado, los crótalos y otras serpientes de cascabel pueden lanzarse con precisión sobre una rata o un ratón incluso en la oscuridad.

PREGUNTA ¿Qué pasaría si en un experimento se tapan las fosas nasales de la serpiente?

contrario, la lengua y la nariz responden a miles de sustancias químicas diferentes. En consecuencia, fue difícil estudiar el gusto y el olfato hasta que fue posible disponer de técnicas para identificar cómo las moléculas concretas se unen a ciertos receptores. Pero en los últimos 15 años, la investigación sobre los sentidos químicos ha tenido un auge sin precedentes.

Comprender los sentidos del olfato y del gusto es importante porque los animales utilizan esos sentidos para encontrar alimento, evaluar a las parejas y evitar peligros. Para la industria alimentaria y cosmética, el comprender aspectos particulares de la quimiorrecepción, es crítica para desarrollar nuevos productos.

El gusto: detectar moléculas en la boca

Las células quimiorreceptoras que sienten el gusto están agrupadas en estructuras llamadas **papilas gustativas.** Aunque los seres humanos las tenemos esparcidas por la boca y la garganta, la mayoría están en la lengua (**Figura 46.15**). Una papila contiene unas 100 células gustativas con forma de huso, que son receptores del gusto que hacen la sinapsis en las neuronas sensoriales. ¿Cómo funcionan estos receptores a nivel molecular y cómo producen la sensación del gusto?

Las primeras investigaciones sobre este sentido se centraron casi con exclusividad en la hipótesis de que existían cuatro «gustos básicos»: salado, dulce, agrio y amargo. Los investigadores que analizaron las proteínas de membrana de las células del gusto descubrieron una fuerte evidencia de que las sensaciones saladas y ácidas resultan de la actividad de los canales iónicos. Específicamente, la sensación de salado se debe principalmente a los iones sodio (Na^+) disueltos en los alimentos. Estos iones fluyen en ciertas células del gusto a través de canales de Na^+ abiertos y despolarizan las membranas celulares. De manera similar, la acidez se debe a la presencia de protones (H^+), que fluyen directamente en ciertas células del gusto a través de canales de H^+. El sabor ácido del pomelo y de otros cítricos, por ejemplo, resulta de la liberación de protones del ácido cítrico. En general, cuanto más bajo sea el pH de un alimento, más despolariza la membrana plasmática de una célula del gusto y más ácido sabe el alimento.

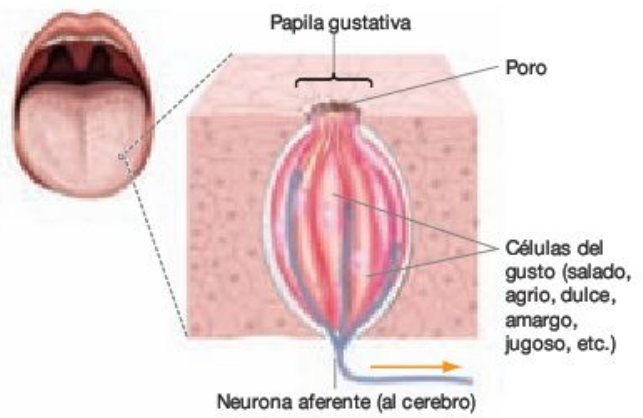


FIGURA 46.15 Las papilas gustativas contienen muchos tipos de células receptoras. La lengua de los seres humanos tiene una gran densidad de células del gusto localizadas en estructuras denominadas papilas gustativas.

Sin embargo, los mecanismos moleculares responsables de las sensaciones de amargor y dulzura han sido mucho más difíciles de identificar. Solo recientemente los investigadores han sido capaces de documentar que ciertas moléculas de alimentos se unen, de hecho, a receptores específicos en las células del gusto para causar sabores amargos y dulces.

¿Por qué muchos alimentos diferentes saben amargo?

El amargo ha sido un sabor particularmente difícil de entender. El problema es que se perciben moléculas con estructuras muy diferentes como amargas. ¿Cómo es posible? Empezó a surgir una respuesta después de que los investigadores confirmaran que algunos seres humanos carecen genéticamente de la capacidad de notar el sabor de ciertas sustancias amargas. Este fenómeno se descubrió en 1931, cuando Arthur Fox estaba sintetizando feniltiocarbamida (PTC) y accidentalmente sopló un poco de esta sustancia al aire. Un compañero que estaba cerca se quejó de que notaba un sabor amargo en la boca. Fox, sin embargo, no podía saborear nada. Las investigaciones de seguimiento confirmaron que la capacidad de saborear PTC es heredada y polimórfica. Alrededor de un 25 por ciento de ciudadanos de los EE.UU. no pueden sentir la molécula. Para encontrar al gen responsable de esta característica, los biólogos compararon la distribución de los marcadores genéticos observada en los que notaban el sabor y en los que no. Este esfuerzo consiguió recientemente estrechar la localización de este gen a varios segmentos cromosómicos candidatos. (El Capítulo 19 introdujo cómo se realiza este tipo de caza de genes.)

Más o menos a la vez, los investigadores que estaban trabajando en la recepción del gusto en ratones descubrieron que algunos individuos son mejores que otros percibiendo sustancias amargas y evitándolas. El mapa genético fue estrechando la localización del gen receptor del sabor amargo en una región específica del cromosoma de un ratón.

Estas líneas independientes de investigación convergieron cuando distintos equipos de investigación buscaron en una base de datos de genes conocidos para encontrar secuencias similares a las de las regiones candidatas de los cromosomas de ser humano y de ratón. De manera independiente, los dos equipos identificaron una familia de 40 a 80 genes que codifica proteínas receptoras transmembrana. El trabajo de seguimiento documentó que cada proteína en la familia se une solo a un tipo concreto de molécula amarga. Sin embargo, una célula del gusto puede tener muchas proteínas receptoras diferentes de esta familia. En consecuencia, muchos tipos diferentes de moléculas pueden despolarizar la misma célula y causar el sabor amargo. Estos resultados explicaron por qué tantas moléculas diferentes dan lugar a la misma sensación.

¿Por qué los animales tienen una maquinaria molecular tan amplia para detectar el sabor amargo? Los biólogos han observado que muchas de las moléculas que se unen a los receptores de este sabor se encuentran en las plantas tóxicas. También, la mayoría de los animales reaccionan a los alimentos amargos escupiéndolos y evitándolos en el futuro. Con base en estas observaciones, los investigadores han formulado la hipótesis de que los receptores del sabor amargo evolucionaron como respuesta a la selección natural para evitar las moléculas tóxicas. La proliferación de genes responsables de la detección del sabor amargo indica que la característica es extremadamente

importante, ya que los individuos con capacidad para detectar una gran variedad de compuestos amargos producen más descendientes que los individuos que carecen de ella.

¿Cuál es la base molecular del sabor dulce y de otros sabores? Inspirándose en el rápido progreso reciente de la investigación en receptores del sabor amargo, los equipos científicos están utilizando las mismas técnicas para el estudio del sabor dulce y otros tipos de receptores. Se han identificado algunas proteínas como posibles detectores del dulce, algunas de las cuales están estrechamente relacionadas con los receptores de membrana del glutamato y otros aminoácidos, recientemente descubiertos. El receptor de glutamato es responsable de la sensación llamada **umami,** que es la sensación jugosa de la molécula de glutamato monosódico (MSG). Sin embargo, los investigadores siguen esforzándose por comprender cómo funcionan los receptores del sabor dulce y cuántas proteínas de membrana exactamente podrían estar implicadas en la detección de la presencia de azúcares en los alimentos.

Además de buscar otros tipos de receptores del sabor, varios equipos están estudiando cómo las distintas sensaciones del sabor se envían al cerebro y se interpretan. Aunque el sentido del gusto está empezando a revelar sus secretos, la historia completa no se conocerá hasta dentro de muchos años más.

El olfato: detectar moléculas en el aire

El gusto permite a los animales evaluar la calidad de su comida antes de tragarla. El olfato, por el contrario, les permite analizar la información que transportan las moléculas presentes en el aire. Por ejemplo, los lobos y los perros domésticos pueden distinguir millones de olores diferentes a concentraciones tan pequeñas que son casi inexistentes. Las moléculas que causan el olor informan sobre los movimientos y las actividades de las presas y de otros miembros de su propia especie.

¿Cómo funciona el sentido del olfato? Cuando las moléculas del olor, u odorantes, llegan a la nariz, se difunden en una capa de moco en su parte superior (**Figura 46.16**). Allí, activan a las neuronas receptoras del olor mediante proteínas receptoras unidas a su membrana. Los axones de estas neuronas se proyectan hacia arriba, al bulbo olfativo. El **bulbo olfativo** es la parte del cerebro en la que se procesan e interpretan las señales olfativas.

Comprender la anatomía del sistema de reconocimiento de olores fue relativamente sencillo. Comprender cómo las neuronas receptoras distinguen una molécula de otra resultó ser mucho más difícil. Inicialmente, los investigadores formularon la hipótesis de que los receptores responden a un pequeño conjunto de «olores básicos», como son el almizclado, el floral, el mentolado, etc. Se pensaba que cada olor básico era detectado por su propio tipo de receptor.

Sin embargo, en 1991 Linda Buck y Richard Axel echaron por tierra la hipótesis de los olores básicos con un resultado sorprendente: sus estudios de reconocimiento del olor en ratones culminaron con el descubrimiento de una familia de genes que contenía cientos de regiones de codificación diferentes y que codificaba proteínas receptoras en la superficie de las neuronas receptoras del olor. Los experimentos de seguimiento confirmaron que cada proteína receptora se une a un grupo pequeño de moléculas. Los trabajos posteriores establecieron que la mayoría de vertebrados, si no todos, tienen esta familia de genes. Los mamíferos suelen tener entre 500 y 1.000 de estos genes, lo que significa que pueden producir de 500 a 1.000 diferentes proteínas receptoras del olor. Sin embargo, en los seres humanos alrededor de la mitad de esos genes tiene mutaciones que los hace no funcionales. Esta observación puede explicar por qué el sentido del olfato es tan pobre en los seres humanos si se compara con el de otros mamíferos.

Los descubrimientos de Buck y Axel inspiraron una serie de preguntas. ¿Cuántos receptores diferentes hay en la membrana de cada neurona implicada en la recepción del olor? ¿Cómo da sentido el cerebro a la llegada de tantos receptores

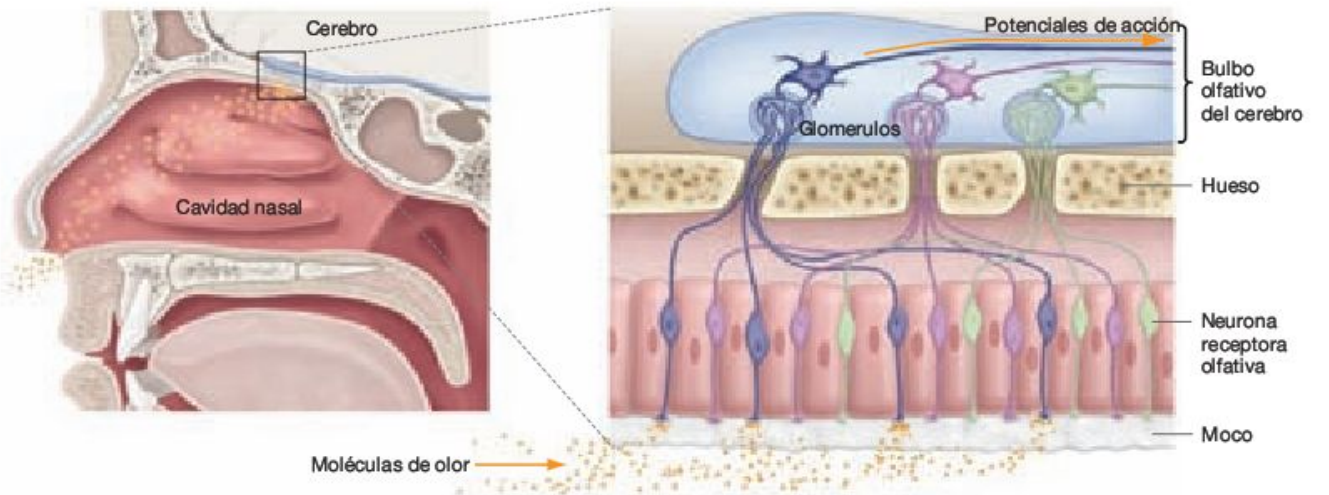


FIGURA 46.16 En los mamíferos, las células receptoras de la nariz responden a olores específicos. Las células quimiorreceptoras de la nariz detectan moléculas de olor. Cada una de estas neuronas sensoriales transporta un tipo de proteína receptora de olor en sus dendritas. Las neuronas sensoriales que tienen el mismo receptor se proyectan hacia el mismo glomérulo o sección dentro del bulbo olfativo del cerebro.

diferentes? Recientemente, Buck determinó que cada neurona olfativa tiene solo un tipo de receptor y que las neuronas con el mismo tipo de receptor están vinculadas a regiones concretas del bulbo olfativo del cerebro. Estas regiones se denominan **glomérulos** (que significa «bolitas»). El trabajo de seguimiento del laboratorio de Axel indicó que algunos olores específicos están asociados a la activación de un subconjunto concreto de los 2.000 glomérulos en el cerebro de los ratones. Por ejemplo, la activación de los grupos 130, 256 y 1.502 podrían percibirse como el olor «canela». En esencia, por tanto, el sentido del olfato es similar a la utilización del sistema visual de tres conos para percibir muchos colores, pero a escala mucho mayor. La investigación sobre este complejo e impresionante sentido continúa a un ritmo muy rápido.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

En la mayoría de los casos, la quimiorrecepción ocurre cuando una molécula específica presente en el aire o en los alimentos se une a un receptor específico en la nariz o en la boca y esta unión se convierte en un cambio en el voltaje de la membrana.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué tiene lugar una pérdida de la capacidad quimiosensorial cuando te quemas la lengua probando comida muy caliente.
2) Explicar por qué los perros tienen un sentido del olfato más desarrollado que las personas.
3) Contestar a la pregunta de por qué algunas personas no pueden saborear el compuesto PTC.

46.5 El movimiento

Las primeras cuatro secciones de este capítulo se centraron en cómo los animales sienten diversos aspectos de su entorno. Sin embargo, la adquisición de información es solo el primer paso. La información sobre los cambios en el entorno no tiene utilidad para un animal a menos que pueda responder a ella de una manera adecuada, que normalmente es moviéndose. Los murciélagos y las polillas no solo oyen frecuencias ultrasónicas, sino que también alteran las vías por las que vuelan y sus actividades como respuesta de una manera que les permite coger alimento o evitar ser devorado. El vuelo y otros tipos de movimiento están basados en las contracciones musculares junto con un esqueleto.

Recuerda de los Capítulos 32 a 34 que la diversificación de los métodos de movimiento ha sido de extrema importancia durante la evolución animal. Pero también es importante recordar que la **locomoción,** o el movimiento de un animal entero, solo es un tipo de movimiento. Los organismos sésiles (que carecen de pie o soporte), como los percebes y las anémonas marinas, puede que no tengan locomoción, pero dependen del movimiento del músculo del corazón o de las agallas para que haya circulación y respiración.

Para explorar la locomoción en detalle, examinemos brevemente el papel del esqueleto como andamio para la musculatura. Al análisis de los esqueletos animales sigue una descripción de la diversidad de células musculares y de tejidos que se encuentran en los vertebrados y de cómo funcionan.

Esqueleto

El esqueleto proporciona un lugar para que los músculos se adhieran y un sistema de soporte para los tejidos blandos del organismo. Como indicaban los Capítulos 32 a 34, hay tres tipos de esqueleto en los animales. El **exoesqueleto,** o **esqueleto externo,** es una estructura dura y hueca que rodea el organismo; el **hidroesqueleto,** o **esqueleto hidrostático,** utiliza la presión de los líquidos internos del cuerpo para crearle un soporte; el **endoesqueleto,** o **esqueleto interno,** es una estructura dura situada dentro del organismo. Como esos capítulos introdujeron el diseño de los exoesqueletos y de los hidroesqueletos con bastante detalle, aquí nos centraremos en la estructura y funciones de los endoesqueletos.

El endoesqueleto está compuesto por dos tejidos conectivos: el cartílago y el hueso. Recordarás de la Figura 41.3b que el **cartílago** está compuesto por células dispersas en una matriz gelatinosa de polisacáridos y fibras de proteína. En el sistema esquelético, el cartílago tiene la función de almohadillar los huesos. El **hueso** está compuesto por células en una matriz extracelular de fosfato cálcico ($CaPO_4$) con pequeñas cantidades de carbonato cálcico ($CaCO_3$) y fibras de proteína. Los huesos tienen contacto entre sí e interaccionan en las **articulaciones** de modo que permiten a los miembros girar o pivotar (**Figura 46.17**).

¿Cómo se adhieren los músculos esqueléticos a un endoesqueleto y cómo mueven elementos? En los vertebrados, la mayoría de los músculos esqueléticos tienen extremos que se ad-

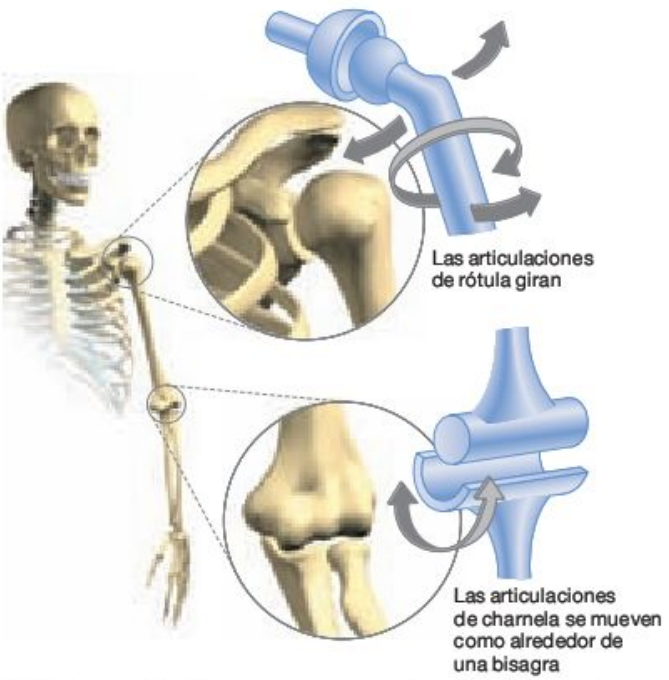


FIGURA 46.17 Los huesos se mueven en las articulaciones. Los huesos se mueven de forma que hacen posibles tipos específicos de movimiento.

hieren a los diferentes huesos por los tendones. Los **tendones** son bandas de tejido conectivo duro y fibroso. Los músculos pueden ejercer fuerza solo si se contraen, de modo que los pares de músculos deben trabajar conjuntamente para mover un hueso hacia delante y hacia atrás. En el caso de un miembro, un músculo tira del miembro en una dirección y el otro tira del mismo en dirección opuesta. Este par de músculos se denomina grupo de músculos antagonista. El músculo que balancea dos huesos largos en un arco de uno hacia el otro se llama **flexor;** el músculo que los estira recibe el nombre de **extensor** (**Figura 46.18a**). Por ejemplo, el músculo isquiotibial de la parte posterior del muslo flexiona la parte inferior de la pierna; el músculo cuádriceps en la parte frontal del muslo la extiende. Cuando el músculo isquiotibial se contrae, el cuádriceps se relaja; cuando el cuádriceps se contrae, el músculo isquiotibial se relaja. Ambos músculos conforman juntos un grupo muscular antagonista.

La locomoción en animales que tienen exoesqueleto e hidroesqueleto también está basada en grupos de músculos antagonistas. Los animales que tienen exoesqueleto tienen pares de músculos flexores-extensores dentro de las articulaciones de sus patas (**Figura 46.18b**). Muchos animales con hidroesqueleto tienen tanto músculos circulares como longitudinales que trabajan conjuntamente para acortar y alargar partes del organismo (**Figura 46.18c**).

En todos los animales vertebrados, los movimientos de los pares de músculos se coordinan gracias a neuronas motoras que se originan en el cerebro o en la médula espinal. Estas neuronas motoras se proyectan a partir de centros de procesamiento que reciben entradas de los sistemas sensoriales. La actividad de las neuronas motoras cambia en respuesta a la información sobre equilibrio, olores, visión y sonidos. De esta manera, los movimientos de un animal están directamente vinculados al funcionamiento de sus sistemas sensoriales. La interacción de las entradas y las salidas sensoriales da como resultado el que podamos correr, comer, nadar y volar de una forma coordinada.

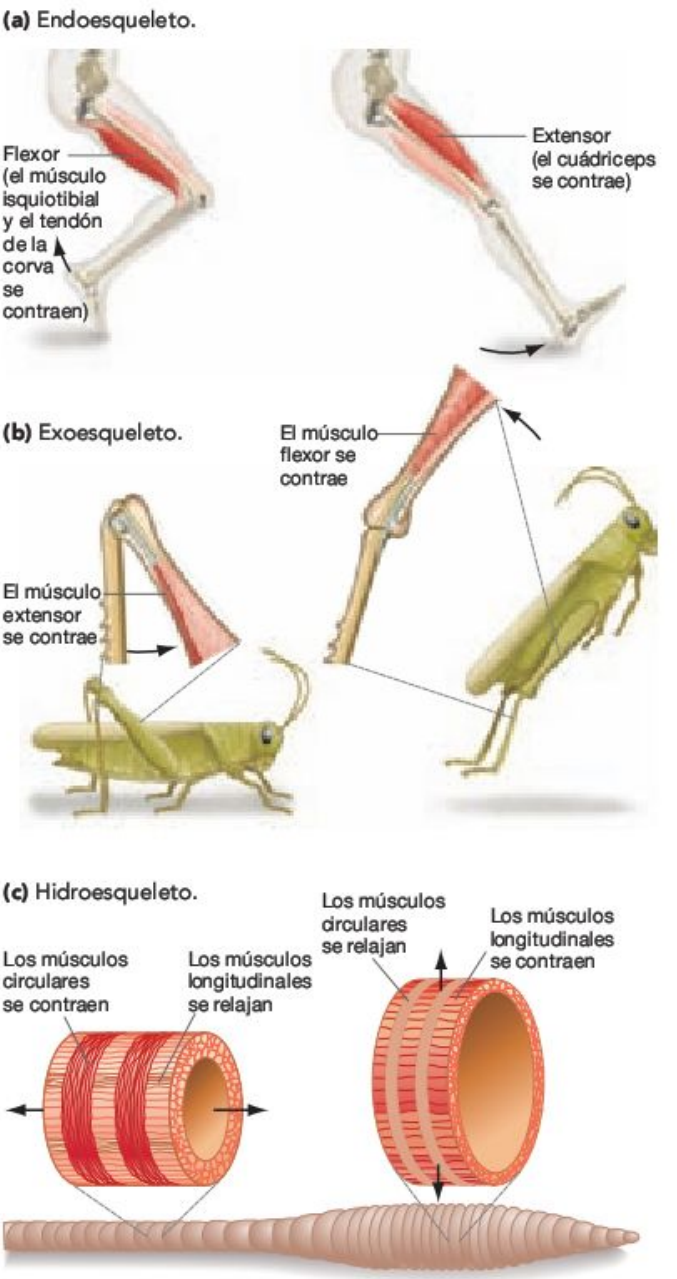


FIGURA 46.18 Los grupos antagonistas de músculos flexionan o extienden los elementos del esqueleto.

¿Cómo se contraen los músculos?

Los primeros microscopistas establecieron que el tejido muscular que se encuentra en los miembros y el corazón de los vertebrados está compuesto por fibras finas. Una **fibra muscular** es una célula muscular larga y delgada. Dentro de cada célula muscular de los miembros hay muchas hebras pequeñas llamadas **miofibrillas.** ¿Cómo funcionan estas hebras?

El modelo del filamento deslizante Como muestra la **Figura 46.19,** al microscopio electrónico parece que las miofibrillas que hay dentro de las células del músculo esquelético estuvieran llenas de rayas. Unas unidades llamadas **sarcómeros** con alternancia claro-oscuro, que se repite a lo largo de cada miofibrilla, son la causa de este patrón. Los sarcómeros de una miofibrilla se acortan cuando la célula se contrae y se relajan cuando la célula está relajada y una fuerza externa, ejercida por el músculo antagonista del par, estira el músculo.

Con base en estas observaciones, se hizo evidente que la pregunta de cómo se contraen los músculos se simplifica hasta la pregunta de cómo se contraen los sarcómeros. Hugh Huxley y Jean Hanson propusieron una respuesta a esta pregunta en 1954. Estos biólogos se habían dado cuenta de que la relación entre las distintas partes del sarcómero, específicamente los puntos marcados con las letras A-D en las fotografías de la Figura 46.19, cambian durante la contracción. Los puntos A y B se acercan uno al otro durante la contracción, como lo hacen los puntos C y D. Pero la distancia del punto A al punto C no cambia y la distancia del punto B al punto D tampoco.

Para explicar estas observaciones, Huxley y Hanson formularon la hipótesis de que los patrones de bandas en el sarcómero están, de hecho, causados por dos tipos de filamentos largos: **filamentos gruesos** y **filamentos finos,** y que esos filamentos se deslizan uno detrás del otro durante la contracción.

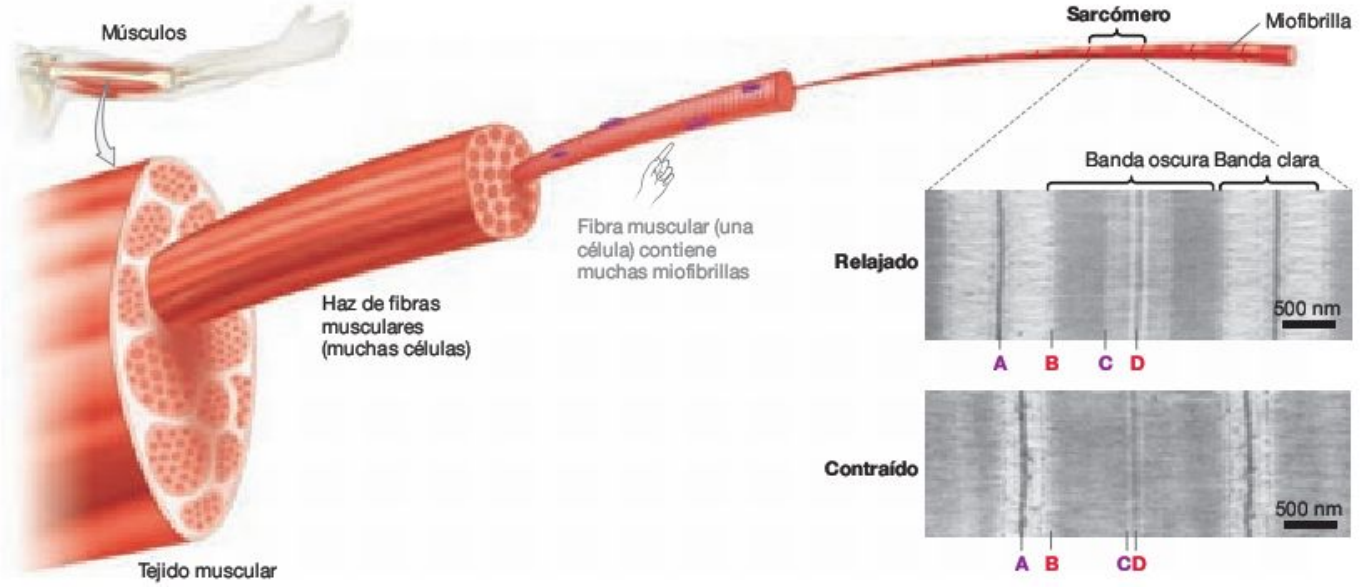


FIGURA 46.19 Las células musculares contienen muchas miofibrillas, que a su vez contienen muchos sarcómeros. Las células del músculo esquelético (fibras) tienen un aspecto rayado debido a la repetición de los sarcómeros, que son unidades de bandas claras y oscuras que se alternan. Cuando un sarcómero se contrae, las distancias entre los puntos A, B, C y D cambian.

PREGUNTA Mide la distancia de A a B, de A a C, de A a D, de B a C, de B a D y de C a D. ¿Cuáles son los puntos que se acercan más entre sí durante la contracción? ¿Qué puntos se mantienen a la misma distancia unos de otros?

La **Figura 46.20** ilustra el modelo. Observa que los filamentos finos se extienden de A a C y que los gruesos lo hacen de B a D. Según Huxley y Hanson, los filamentos gruesos y finos se deslizan uno detrás del otro durante una contracción. Esta explicación se conoció con el nombre de **modelo de los filamentos deslizantes.**

La investigación de seguimiento ha demostrado que el modelo Huxley-Hanson es correcto en casi todos los detalles. Los filamentos finos están compuestos por dos cadenas enrolladas de la proteína globular **actina.** (Recuerda del Capítulo 7 que la actina es el componente básico de los microfilamentos que se encuentran en el citoesqueleto. La estructura de los microfilamentos es similar a la de los filamentos finos.) Un extremo de cada filamento fino está unido a una estructura llamada **disco Z,** que forma la pared del sarcómero. Los discos Z contienen una proteína que se une fuertemente a la actina, anclando el filamento fino. El otro extremo de un filamento fino está libre para que pueda interaccionar con los filamentos

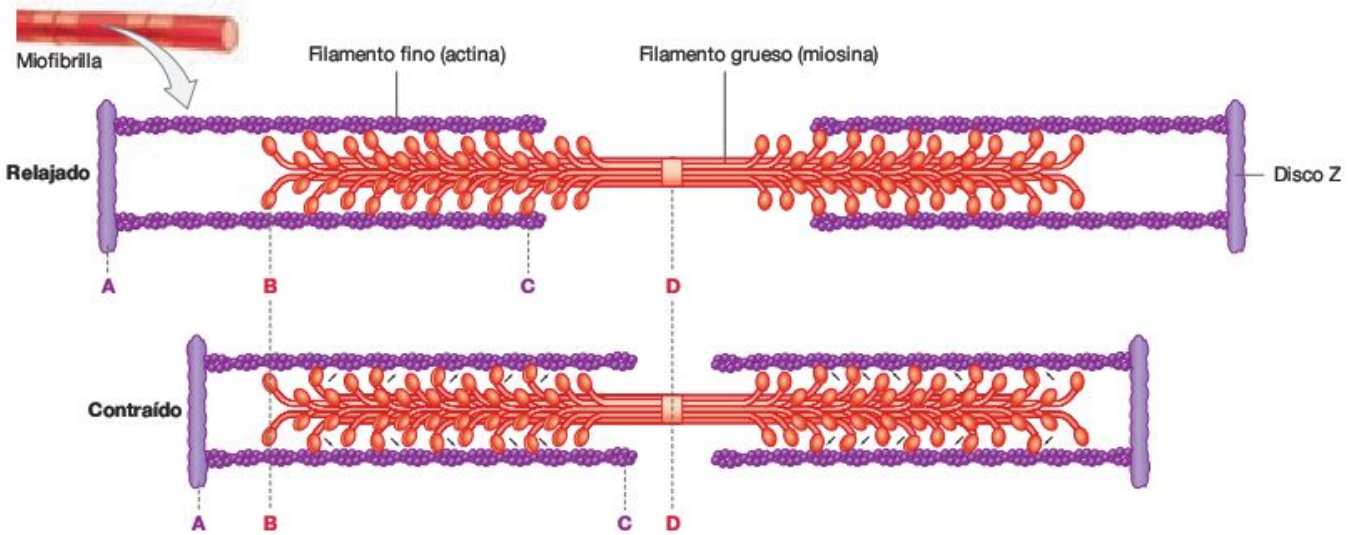


FIGURA 46.20 El modelo de los filamentos deslizantes de la contracción del sarcómero. Los puntos A, B, C y D son los mismos que los de las fotografías de los sarcómeros de la Figura 46.19.

EJERCICIO Señala los discos Z en la Figura 46.19. Señala las regiones de la «banda clara» y la «banda oscura» en la Figura 46.20.

PREGUNTA ¿Explica este modelo los cambios en las distancias que observabas en la Figura 46.19? Di por qué.

gruesos. Los filamentos gruesos están compuestos por múltiples hebras de una proteína larga denominada **miosina** y están anclados a la parte media del sarcómero; en ambos extremos están libres para interaccionar con los filamentos finos. De hecho, los investigadores que aislaron los filamentos de actina y las moléculas de miosina y las mezclaron en presencia de ATP, observaron la actina deslizándose por la miosina. Como hemos dicho, los filamentos grueso y fino interaccionan de tal manera que se pueden deslizar uno tras el otro.

Para apreciar cómo funciona el modelo de los filamentos deslizantes, considera la siguiente analogía: dos camiones grandes están aparcados a 50 m de distancia enfrente uno del otro. Cada uno tiene una gran cuerda unida al parachoques frontal. Dos equipos de musculosos levantadores de pesas se agarran a cada cuerda y tiran, mano sobre mano, de modo que los dos camiones ruedan uno hacia el otro. Si entiendes este concepto, deberías poder explicar qué elementos en la analogía representan los discos Z, los filamentos gruesos y los filamentos finos.

¿Cómo interaccionan la actina y la miosina? Una vez confirmado el modelo de los filamentos deslizantes, los investigadores se centraron en la cuestión de cómo ocurre el deslizamiento a nivel molecular. Los primeros trabajos sobre la estructura tridimensional de la miosina revelaron que cada molécula tiene una cabeza que se proyecta del cuerpo principal del filamento grueso. Los experimentos de seguimiento establecieron que la cabeza de miosina puede unirse a la actina y que la cabeza puede catalizar la hidrólisis de ATP en ADP y un ion fosfato. Estos resultados sugirieron que la miosina, no la actina, era el sitio de movimiento activo.

Además, el microscopio electrónico reveló que la miosina y la actina se bloquean al poco de morir un animal y que sus músculos entran en el estado de rigidez conocido como *rigor mortis*. Debido a que el ATP no se encuentra a disposición en los tejidos muertos, los datos sugirieron que el ATP está implicado en conseguir que la miosina se libere de la actina una vez que las dos moléculas se han unido una a la otra.

El siguiente avance importante en la comprensión de cómo interaccionan la actina y la miosina para producir movimiento se logró cuando Ivan Rayment y sus colaboradores descubrieron la detallada estructura tridimensional de la cabeza de miosina (**Figura 46.21**) utilizando las técnicas de cristalografía de rayos X de las que hablamos en **BioHabilidades 8.** El grupo de Rayment determinó la localización del sitio de unión de la actina y examinaron cómo la estructura de la proteína cambiaba cuando el ATP o el ADP estaban unidos a ella. Como la fosforilación o la desfosforilación puede ser causa de cambios enormes en la forma de una proteína, a los investigadores no les sorprendió el encontrar cambios significativos en la configuración de la proteína cuando se unía al ATP comparado con cuando lo hacía al ADP.

Con base en estos datos, Rayment y sus compañeros propusieron el modelo de interacción actina-miosina que se ilustra en la **Figura 46.22.** El ciclo de interacciones comienza en el paso 1, cuando la cabeza de miosina de un filamento grueso está unida al ATP pero no a la actina de un filamento fino. (Esta es la configuración que tiene lugar cuando un músculo está relajado.) Cuando el ATP se hidroliza en ADP y fosfato inorgánico posteriormente en el paso 2, la configuración de la proteína cambia. Concretamente, el cuello de la miosina se estira y la cabeza pivota. Entonces, la cabeza de la miosina se une a una nueva subunidad de actina en una parte más lejana del filamento fino. El tercer paso ocurre cuando se libera el fosfato inorgánico y la configuración de la proteína cambia de nuevo. Concretamente, el cuello se dobla de nuevo hasta adquirir su posición original. Este plegamiento se denomina «la descarga eléctrica», porque mueve a todo el filamento fino. En el paso 4, se libera ADP. A continuación, una nueva molécula de ATP se une a la miosina, haciendo que se separe de la actina. El ciclo puede empezar de nuevo aquí. (La transición del paso 4 al paso 1 no puede ocurrir después de la muerte. El *rigor mortis* aparece en cuanto se agotan las reservas de ATP.)

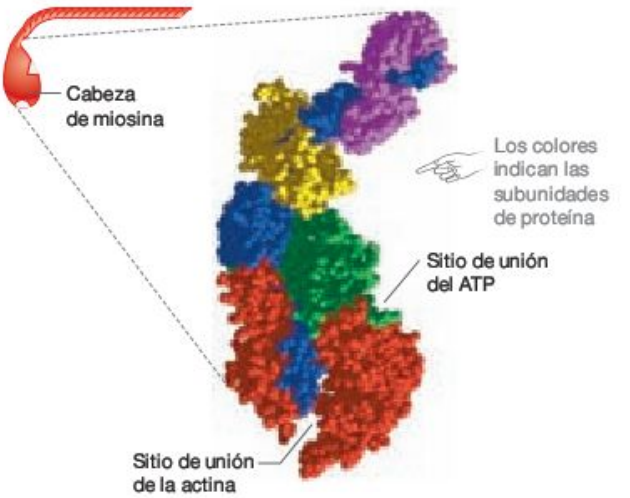


FIGURA 46.21 La «cabeza» de la miosina fija el ATP y la actina. La región de la cabeza de la proteína de miosina contiene tanto un sitio de unión para el ATP como para la actina.

EJERCICIO Marca las cabezas de miosina en la Figura 46.20.

A medida que continúan la unión del ATP, la hidrólisis y la liberación, los dos extremos del sarcómero se van acercando. Se observa el mismo mecanismo básico en las células de los músculos cardiaco y liso. De hecho, el motor de casi todos los movimientos animales son interacciones similares entre la actina y la miosina. Estas dos proteínas también son responsables del movimiento ameboide observado en amebas y mohos del fango (véase Capítulo 29) y las corrientes de citoplasma observadas en algas y plantas terrestres. El mensaje de estas observaciones es que la actina y la miosina son proteínas evolutivamente antiguas. El hecho de cómo hacen posible el movimiento en ausencia de cilios y flagelos ha desempeñado un papel crítico en la diversificación de los eucariotas.

¿Cómo ocurre la relajación? Los resultados resumidos en las Figuras 46.20 y 46.22 se obtuvieron al estudiar la miosina y la actina aisladas. Aunque de relevancia, los experimentos sobre fibras aisladas indican solo lo que ocurre en fibras individuales. *In vitro*, los filamentos gruesos de los músculos continúan arrastrándose a lo largo de los filamentos finos mien-

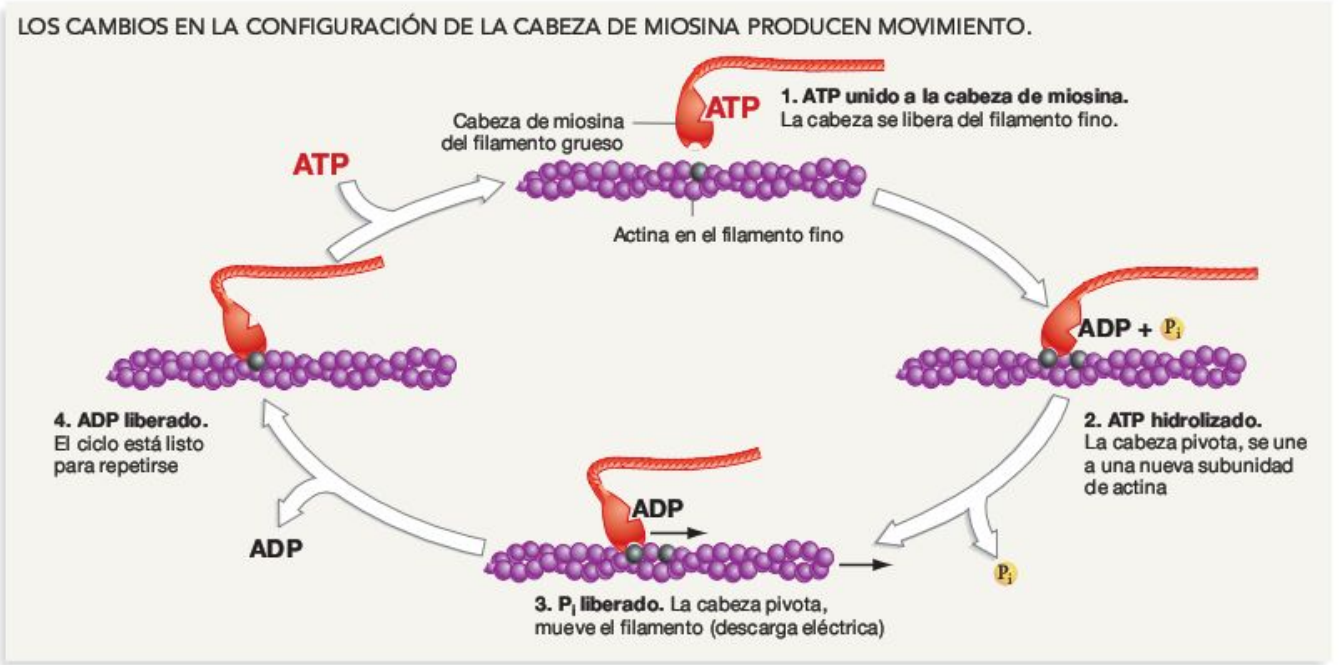
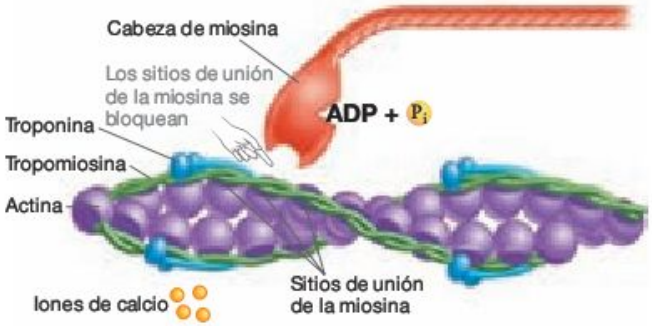


FIGURA 46.22 La miosina y la actina interaccionan durante las contracciones musculares. Resumen del modelo actual de cómo la miosina y la actina interaccionan cuando se contrae el sarcómero. Los cuatro pasos se repiten con rapidez.

(a) La tropomiosina y la troponina trabajan juntas para inhibir la unión de la cabeza de miosina a la actina.



(b) Cuando un ion calcio se une a la troponina, el complejo troponina-tropomiosina se mueve, exponiendo los sitios de unión de la miosina.

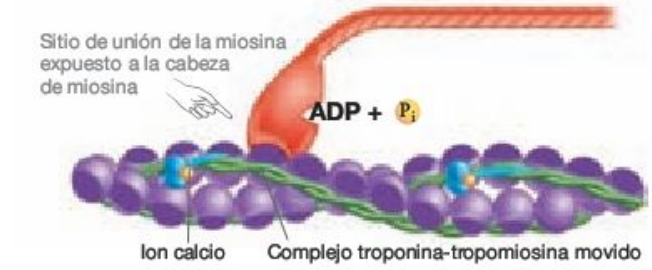


FIGURA 46.23 La troponina y la tropomiosina regulan la actividad muscular.

tras que haya ATP y un trozo de filamento fino a disposición. El ATP casi siempre está disponible en los músculos vivos. ¿Cómo dejan nuestros músculos de contraerse y relajarse?

Los investigadores fueron capaces de contestar a esta pregunta cuando confirmaron que, además de contener actina, los filamentos finos contienen dos proteínas clave llamadas **tropomiosina** y **troponina** (**Figura 46.23a**). La tropomiosina y la troponina funcionan conjuntamente para bloquear los sitios de unión de la miosina a la actina. Cuando la tropomiosina y la troponina están en la configuración que se muestra en la parte superior de la **Figura 46.23b,** la interacción miosina-actina no puede tener lugar y los filamentos gruesos y finos no pueden deslizarse uno por detrás del otro. Pero cuando los iones de calcio se unen a la troponina, el complejo troponina-tropomiosina se mueve de manera que expone los sitios de unión de la miosina a la actina.

¿Cómo se liberan los iones de calcio liberados de modo que pueda empezar la contracción *in vivo*? La respuesta ha resultado tener varios pasos, comenzando con la llegada de una señal eléctrica de una neurona motora.

Aproximación a la unión neuromuscular

La **Figura 46.24** resume lo que ocurre cuando un potencial de acción de una neurona motora llega a una célula muscular e inicia la contracción:

1. Los potenciales de acción desencadenan la liberación del neurotransmisor llamado **acetilcolina (ACh)** de la neurona motora en la hendidura sináptica o el espacio sináptico entre la neurona motora y la célula muscular.

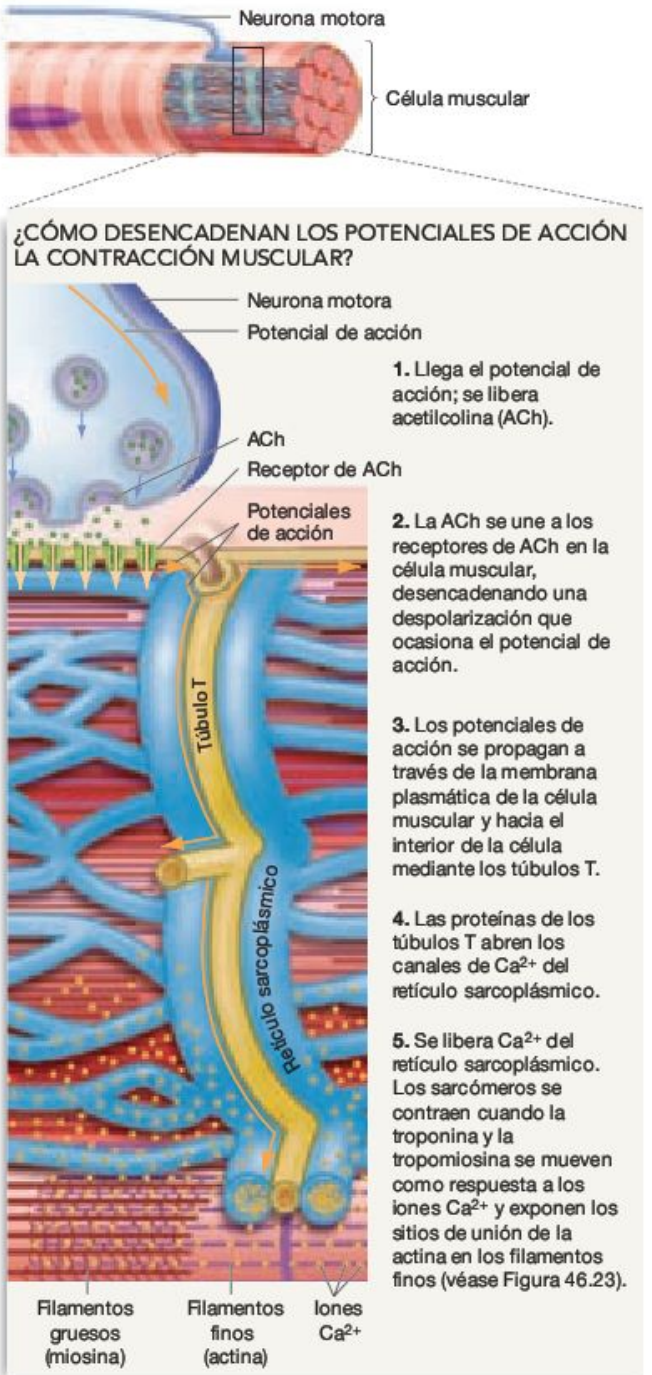


FIGURA 46.24 Los potenciales de acción en la unión neuromuscular desencadenan la liberación de Ca^{2+}, que se une a la troponina-tropomiosina y permite que la miosina forme un puente transversal con la actina. La llegada de potenciales de acción procedentes de una neurona motora desencadena una serie de hechos en la célula muscular. La secuencia termina con cambios en las proteínas troponina-tropomiosina que posibilitan el comienzo de la contracción.

2. La acetilcolina se difunde por el espacio sináptico y se une a los receptores de ACh en la membrana plasmática de la célula muscular. Al registrar los cambios de voltaje de estas células, los biólogos demostraron que hay una despolarización de membrana en respuesta a la liberación de ACh. Si se aplica suficiente ACh a una célula muscular, la despolarización desencadena un potencial de acción en la fibra misma.

3. Los potenciales de acción se propagan a lo largo de la célula muscular y se extienden hacia el interior de la fibra mediante invaginaciones de la membrana de la célula muscular llamadas **túbulos T.** (La T viene de *transversal*, es decir, que se extiende a su través.)

4. Los túbulos T se cruzan con amplias láminas de retículo endoplasmático liso llamadas **retículo sarcoplásmico.** Cuando un potencial de acción pasa por un túbulo T y llega a una de esas intersecciones, una proteína en la membrana del túbulo T cambia su conformación y abre los canales de calcio en el retículo sarcoplásmico.

5. Los iones de calcio (Ca^{2+}) se liberan del retículo sarcoplásmico hacia el citoplasma. El flujo hacia fuera ocurre porque hay una tremenda concentración de gradiente, la concentración de iones calcio dentro del retículo sarcoplásmico es de cerca de 40.000 veces la del citosol. El contacto con el Ca^{2+} causa un cambio de configuración en la troponina, este cambio aparta a la tropomiosina de los sitios de unión de la miosina a la actina. La miosina se une a la actina.

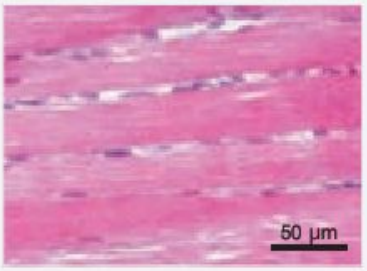
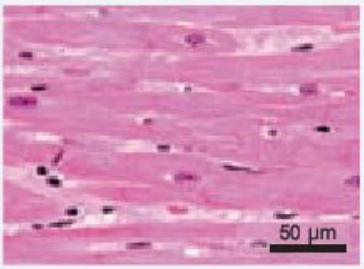
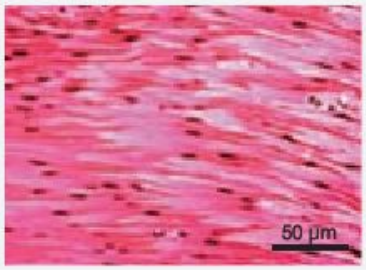
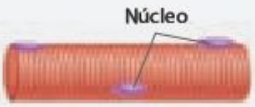
Para resumir, la llegada de un potencial de acción causa una liberación de iones calcio que se unen a la troponina, haciendo que la tropomiosina se mueva y posibilitando el comienzo de la contracción. En ausencia de un potencial de acción, no se libera calcio y el complejo troponina-tropomiosina impide que siga habiendo contracción. El resultado es que un brazo o una pierna o un ala se mueven; un animal se agarra, corre o vuela y una fruta se coge del árbol, un corredor bate una marca o una polilla es engullida por las mandíbulas de un murciélago.

MB Web Animation BioFlix en www.masteringbio.com
Muscle Contraction

Tipos de músculo

Los primeros estudios anatómicos confirmaron que los vertebrados tienen tres tipos diferentes de tejido muscular: (1) músculo esquelético, (2) músculo cardiaco y (3) músculo liso. De estos tipos de músculo hablamos brevemente en el Capítulo 41; la **Tabla Resumen 46.1** proporciona una comparación más detallada. Aunque los tres tipos de células se contraen como respuesta a la estimulación eléctrica y a interacciones actina-miosina, difieren en la morfología general en lo siguiente:

TABLA RESUMEN **46.1 Tipos de músculo en vertebrados**

	Músculo esquelético	Músculo cardiaco	Músculo liso
			
Emplazamiento	Adherido a los huesos	Corazón	Intestinos, arterias, otros
Función	Mover el esqueleto	Bombear sangre	Mover la comida ingerida, ayudar a regular la presión arterial, etc.
Características celulares			
	Multinucleada	1 ó 2 núcleos	Núcleo único
	Sin ramificaciones	Tiene ramificaciones; los discos intercalados forman conexiones citoplasmáticas directas extremo con extremo	Sin ramificaciones
	Contiene miofibrillas	Contiene miofibrillas	Sin miofibrillas
	La actividad es voluntaria, es decir, se necesita una señal de la neurona motora	La actividad no es voluntaria, es decir, no se necesita una señal de la neurona motora	La actividad no es voluntaria, es decir, no se necesita una señal de la neurona motora

1. El **músculo esquelético** está compuesto por células multinucleadas (que contienen muchos núcleos) sin ramificar. Este tejido también se conoce como músculo estriado, por su aspecto estriado.
2. El **músculo cardiaco** contiene células ramificadas cuyos extremos están conectados mediante unas regiones especializadas llamadas discos intercalados. En un **disco intercalado,** unas aberturas llamadas uniones gap revestidas de proteínas proporcionan una conexión citoplásmica directa entre las células musculares adyacentes. Como vimos en el Capítulo 45, los discos intercalados son esenciales para el flujo de señales eléctricas de célula a célula y para la coordinación del latido cardiaco.
3. El **músculo liso** no está ramificado, carece de miofibrillas y a menudo está dispuesto en láminas finas. Es esencial para el funcionamiento de los pulmones, los vasos sanguíneos, el sistema digestivo, la vejiga urinaria y el sistema reproductor.

Combinados, los tres tipos de músculo hacen que tu sangre siga en movimiento, que los alimentos que has comido se muevan por tu sistema digestivo y que tu cuerpo se desplace adonde quiera ir. Comprender el movimiento es fundamental para entender cómo funcionan los animales.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los grupos de músculos antagonistas funcionan en conjunción con el esqueleto para producir movimiento.
- Muchos tipos de movimientos están basados en interacciones entre la actina y la miosina.

Deberías ser capaz de...

1) Hacer un diagrama con nombres de una fibra muscular esquelética, mostrando la relación entre la célula multinucleada, las miofibrillas y los sarcómeros.
2) Describir el modelo de los filamentos deslizantes.
3) Explicar cómo la unión del ATP y la hidrólisis del ATP afectan la interacción entre actina y miosina.
4) Predecir el efecto en el funcionamiento muscular de fármacos que actúen de la manera siguiente: aumentar la liberación de ACh en la unión neuromuscular, evitar cambios de conformación en la troponina y bloquear la entrada de iones de calcio en el retículo sarcoplásmico.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las células receptoras sensoriales convierten el sonido, la luz u otros estímulos en un cambio en el potencial de membrana. Las células receptoras, o neuronas sensoriales, envían potenciales de acción al cerebro, donde las señales son procesadas e integradas.

Si el potencial de membrana de una célula sensorial se altera lo suficiente como respuesta a un estímulo, el patrón de los potenciales de acción que envía al cerebro cambia. De este modo, estímulos sensoriales tan diferentes como el sonido y la luz se convierten en señales eléctricas. El cerebro es capaz de distinguir distintos tipos de estímulos porque los axones de diversos tipos de neuronas sensoriales se proyectan en regiones del cerebro diferentes.

Deberías ser capaz de sugerir una hipótesis para explicar por qué las personas que han sufrido la amputación de alguno de sus miembros experimentan el «dolor fantasma», la sensación de que su tejido perdido les duele.

El oído está basado en células receptoras sensoriales que se mueven como respuesta a ondas de sonido de una frecuencia concreta. El movimiento abre los canales iónicos de las células sensoriales y da como resultado un cambio en el potencial de membrana.

Los receptores de presión detectan la estimulación física directa, incluyendo la estimulación del sonido. Las células pilosas, los principales detectores sensoriales en el oído de los vertebrados, sufren un cambio en el potencial de membrana como respuesta a la flexión de sus estereocilios. Las células pilosas tocan una membrana basilar y los experimentos con cócleas aisladas demostraron que las ondas de sonido de una cierta frecuencia hacen que una parte concreta de la membrana basilar vibre. Debido a esta especificidad en la respuesta de la célula pilosa, los mamíferos podemos discriminar tonos diferentes.

Deberías ser capaz de predecir cómo un receptor parecido a la célula pilosa podría estar implicado en la percepción de la gravedad que tienen las plantas, en la respuesta a la presión ejercida por los densos organelos llenos de almidón llamados amiloplastos.

La visión está basada en células receptoras sensoriales que contienen un pigmento que absorbe la luz y que está unido a una proteína. El pigmento cambia de configuración cuando absorbe luz y desencadena una serie de hechos que cambian el potencial de membrana de la célula.

En el ojo de los vertebrados, los fotorreceptores están localizados en conos y en bastones. Aunque estos dos tipos de células difieren en su estructura y función, ambos contienen moléculas de rodopsina que consisten en retinal y opsina. La rodopsina que se encuentra en los bastones se ve estimulada por la luz más tenue. La visión del color es posible porque los conos contienen opsinas que responden a longitudes de onda de luz específicas absorbidas por el retinal. Los seres humanos distinguimos los colores basándonos en el patrón de estimulación de tres tipos de opsinas que se encuentran en los conos. Las personas que carecen de una de estas opsinas en los conos tienen ceguera de color, lo que significa que no pueden distinguir tantos colores como las personas que tienen las tres opsinas.

Deberías ser capaz de explicar por qué las distintas especies animales son capaces de ver colores diferentes.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Vertebrate Eye

El gusto y el olfato se basan en proteínas de membrana que actúan como receptores o canales para moléculas concretas y que desencadenan cambios en el potencial de membrana.

Los quimiorreceptores detectan la presencia de ciertas moléculas presentes en los alimentos o en el aire. Por ejemplo, las papilas gustativas contienen células del gusto con proteínas de membrana que responden a toxinas, sal, ácido y otros tipos de moléculas de los alimentos. Los iones de sodio y los protones entran en las células del gusto a través de canales y despolarizan la membrana directamente. Los compuestos tóxicos se unen a los receptores de membrana y originan potenciales de acción que son interpretados por el cerebro como sabor amargo. El olfato se utiliza para analizar moléculas del entorno exterior. Las sustancias químicas presentes en el aire son detectadas por cientos de proteínas diferentes receptoras del olor ubicadas en las membranas de las células receptoras en la nariz.

Deberías ser capaz de explicar por qué el cerebro puede percibir tantos sabores diferentes basándose en la información de solo cuatro o cinco tipos básicos de receptores del sabor, y por qué las personas con congestión nasal se quejan de que la comida apenas les sabe a nada.

En muchos casos, los animales responden a estímulos sensoriales moviéndose. El movimiento está basado en grupos de músculos antagonistas que actúan sobre un esqueleto rígido con articulaciones que se flexionan o se extienden como respuesta a señales eléctricas.

Todos los músculos animales utilizan el mismo mecanismo para contraerse. Se acortan cuando los filamentos gruesos compuestos de miosina se deslizan por encima de filamentos finos compuestos de actina en uniones mediadas por la hidrólisis del ATP. Los iones calcio tienen un papel esencial en la contracción muscular haciendo que la actina de los filamentos finos esté lista para unirse a la miosina. En animales con exoesqueleto o endoesqueleto, los músculos suelen estar dispuestos en pares opuestos de flexores y extensores. Muchos animales con hidroesqueleto tienen músculos dispuestos en pares opuestos de bandas circulares y longitudinales. En todos los casos, los músculos trabajan conjuntamente con el esqueleto.

Deberías ser capaz de predecir el primer síntoma del botulismo, que ocurre cuando una toxina impide la liberación de ACh de la unión neuromuscular.

MB **Web Animation** BioFlix en www.masteringbio.com

Muscle Contraction

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál es la función principal del oído medio en los mamíferos?
   a. Amplifica la energía del sonido transmitido a la cóclea.
   b. Transmite vibraciones sonoras a la membrana timpánica.
   c. Hace circular líquido a través de la cóclea.
   d. Contiene células pilosas que detectan frecuencias de sonido concretas.

2. En el oído humano, ¿por qué las distintas células pilosas responden a distintas frecuencias de sonido?
   a. Las ondas de presión se mueven en el líquido en la cóclea.
   b. Las células pilosas están metidas como en un «bocadillo» entre membranas.
   c. Los receptores en los estereocilios de cada célula pilosa son diferentes; cada proteína receptora responde a una cierta gama de frecuencias.
   d. Como la membrana basilar varía de rigidez, vibra en determinados lugares como respuesta a ciertas frecuencias.
3. ¿Cuál de las siguientes comparaciones entre conos y bastones es *falsa*?
   a. Los ojos de la mayoría de los seres humanos tienen un tipo de bastón y tres tipos de conos.
   b. Los bastones son más sensibles a la luz tenue que los conos.
   c. Hay más bastones que conos en la fóvea.
   d. Tanto los bastones como los conos utilizan retinal y opsinas para detectar la luz.
4. ¿Cuál de las afirmaciones siguientes acerca del sabor es *verdadera*?
   a. El sabor dulce es una medida de la concentración de iones de hidrógeno en la comida.
   b. Los iones sodio de los alimentos pueden despolarizar directamente ciertas células del gusto.
   c. Todos los compuestos de sabor amargo tienen una estructura química similar.
   d. Los receptores de membrana están implicados en la detección de ácidos.
5. En las células musculares, las moléculas de miosina continúan moviéndose a lo largo de las moléculas de actina mientras:
   a. El ATP esté presente y la troponina no se haya unido a los iones Ca^{2+}.
   b. El ADP esté presente y se libere tropomiosina de las reservas intracelulares.
   c. El ADP esté presente y la ACh intracelular esté alta.
   d. El ATP esté presente y el Ca^{2+} intracelular esté alto.
6. ¿Cuál de los siguientes es crítico para la función de los exoesqueletos, endoesqueletos e hidroesqueletos?
   a. Los músculos interaccionan con el esqueleto en grupos antagonistas.
   b. Los músculos se adhieren a uno de estos tipos de esqueleto mediante los tendones.
   c. Los músculos extienden las articulaciones empujándolas.
   d. Se extienden segmentos del cuerpo o los miembros cuando las parejas de músculos se relajan al unísono.

Respuestas: 1. a; 2. d; 3. c; 4. b; 5. d; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Describe cómo un sonido, una luz y un olor se convierten en un cambio en el patrón de los potenciales de acción de una célula sensorial. ¿Cómo sabe el cerebro qué sentido es cuál cuando los potenciales de acción llegan a él?
2. Da tres ejemplos de cómo las capacidades sensoriales de un animal se correlacionan con su hábitat o método de encontrar alimento y pareja.
3. ¿Cómo afectó el descubrimiento de los genes receptores del olor a nuestra comprensión de cómo funciona el sentido del olfato?
4. Dibuja una célula pilosa y explica cómo el movimiento y flexión de los estereocilios produce un cambio en el potencial de membrana.
5. Los científicos suelen pensar que una «buena hipótesis» se puede razonar, demostrar, e inspira mayor investigación en ese campo. Utilizando estos criterios, ¿era la hipótesis de Dalton acerca de la visión de color una buena hipótesis? ¿Era correcta?
6. ¿Cómo la observación de la estructura del sarcómero inspiró el modelo de contracción muscular de los filamentos deslizantes? Explica por qué la observación de que las células musculares contienen muchas mitocondrias y mucho retículo endoplásmico liso resultó ser lógica una vez se hubo comprendido el mecanismo molecular de la contracción muscular.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. La miastenia grave es una enfermedad que se desarrolla en los seres humanos cuando el sistema inmune produce proteínas que se unen a los receptores de acetilcolina (ACh) en los músculos. El primer síntoma de miastenia grave es una debilidad muscular. ¿Por qué?
2. Las moscas comunes o domésticas tienen unas 800 omatidias o facetas en cada uno de sus ojos compuestos. Por el contrario, las libélulas tienen hasta 10.000 omatidias por ojo. Las moscas domésticas se alimentan lamiendo el material acuoso de los montones de excrementos o de los cadáveres en descomposición, a los que localizan por el olor que desprenden. Las libélulas son depredadores aéreos y cazan con la vista. Sugiere una hipótesis para explicar la diferencia en la estructura de sus ojos. ¿Cómo probarías tu hipótesis?
3. Los músculos esqueléticos contienen dos tipos de células. Las fibras de contracción lenta producen ATP mediante respiración celular. Son de color rojizo porque tienen una alta concentración de mioglobina, una proteína que proporciona oxígeno a las cadenas de transporte de electrones durante la respiración celular. Las fibras de contracción lenta soportan el ejercicio de resistencia. Por el contrario, las fibras de contracción rápida producen ATP principalmente mediante la fermentación. No tienen grandes cantidades de mioglobina y presentan un color claro. Soportan una contracción extremadamente veloz pero se cansan rápidamente. Los pollos, pavos y otras aves que viven en el suelo pueden correr grandes distancias pero escapan de los depredadores volando en tramos cortos y muy rápidos. Basándote en estas observaciones, explica su distribución de «carne roja» y «carne blanca». La mayoría de las demás aves no tiene carne blanca, ¿por qué?
4. Cuando miran las estrellas de luz más tenue a través de un telescopio, los astrónomos enfocan su mirada justo al lado del objeto. Así, en vez de llegar a la fóvea, la imagen de la estrella cae cerca de esta. Con esta técnica, se pueden ver los objetos que tienen poca luz. Sin embargo, desaparecen si se les mira directamente. Explica qué es lo que ocurre.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

47 Señales químicas de los animales

CONCEPTOS CLAVE

- Los animales utilizan al menos seis tipos principales de señales químicas. Las hormonas son señales químicas que están presentes en pequeña concentración y viajan por todo el organismo actuando sobre las células diana.
- La información de las señales hormonales ayuda a los animales a responder a los cambios ambientales, a desarrollarse durante la etapa embrionaria, a completar la maduración sexual y a mantener la homeostasis.
- La producción de una hormona se regula de manera precisa por el sistema nervioso y por otras hormonas.
- Algunas hormonas se unen a receptores dentro de las células diana y cambian la expresión génica. Otras hormonas se unen a receptores en la superficie celular y dan lugar a cambios en la activación de proteínas.

La espectacular transformación que ocurre durante la metamorfosis de los insectos está desencadenada por las señales químicas llamadas hormonas.

El sistema nervioso de un animal envía rápidos mensajes a localizaciones precisas del organismo en respuesta a imágenes, sonidos y otros estímulos sensoriales. En muchos casos, estos mensajes dan lugar a contracciones musculares y movimiento.

Sin embargo, conforme cambian las condiciones dentro y fuera de un animal, las células del sistema nervioso central (CNS) o las células de órganos especializados que constituyen el **sistema endocrino** pueden desencadenar la liberación de moléculas que producen respuestas a más largo plazo en una amplia variedad de tejidos y órganos. Se llama **hormona** a una señal química que circula por los fluidos del organismo y afecta a células diana remotas. Mientras lees esto, un gran conjunto de hormonas viaja por tu sistema circulatorio. Estas moléculas regulan la maduración de los espermatozoides o los óvulos en tu sistema reproductor, cambian la composición de la orina que se forma en tus riñones y controlan la liberación de enzimas digestivas en tu tubo digestivo. Cuando eras más joven, los cambios en las concentraciones de las hormonas dieron lugar a los llamativos cambios físicos de la pubertad.

Las hormonas animales están presentes en concentraciones extremadamente bajas, pero su efecto sobre las células diana es enorme. Al contrario que los potenciales de acción, que son impulsos eléctricos con un efecto de corta duración en una única célula o en una pequeña población de células adyacentes, los mensajes que transportan las hormonas se reciben en muchas células diferentes y la duración de su efecto es relativamente prolongada. La combinación de señales eléctricas y químicas permite a los animales coordinar las actividades de las células de todo el organismo. Es el mecanismo responsable del mantenimiento de billones de células en la unidad integrada que llamamos individuo.

El objetivo de este capítulo es explorar cómo funcionan las hormonas y otros tipos de señales químicas en los animales. Se comenzará con una visión general de los sistemas de señalización química para lanzarnos después a analizar cómo regulan las hormonas la actividad de las células diana.

47.1 Señales célula-célula: una visión general

Durante más de un siglo, los biólogos han estado explorando el funcionamiento de los mensajeros químicos en los animales. Una de las conclusiones fundamentales de este trabajo es que las señales químicas encontradas en los animales tienen diversas estructuras y funciones. La **Figura 47.1** resume cómo organizan los biólogos la diversidad de las señales químicas, dependiendo de dónde se originan las moléculas y dónde actúan. Date cuenta de que en los nombres de la mayoría de las categorías se utiliza la raíz griega *crin*, que significa «separado». Su uso capta algo esencial sobre la manera de actuar de las señales químicas: las células las liberan y así se separan de ellas. Hay seis categorías principales de señales químicas:

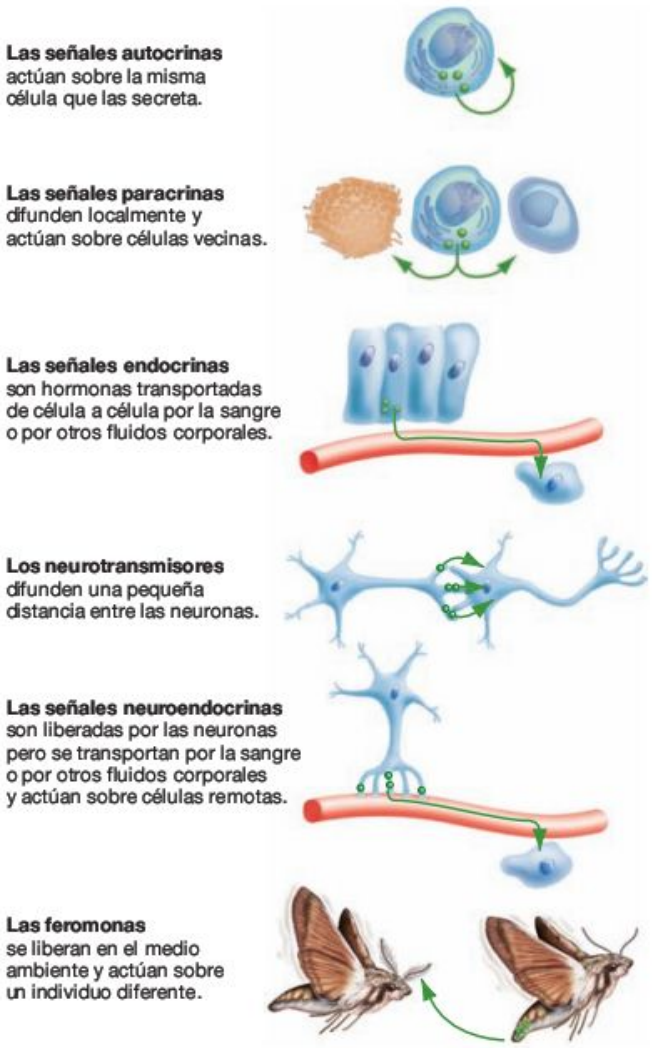


FIGURA 47.1 Hay seis categorías de señales químicas en los animales. Las señales químicas pueden clasificarse según cómo se desplazan desde las células que las producen hasta las células diana que responden a ellas.

1. Las señales **autocrinas** (literalmente, «separadas de sí mismas») actúan sobre la misma célula que las secreta. Las señales autocrinas mejor estudiadas son, quizá, las **citocinas** («movedoras de células»). La función de la mayoría de las citocinas es amplificar la respuesta celular a un estímulo. Un ejemplo es la interleucina 2, sintetizada y liberada por un tipo de leucocitos llamados linfocitos T durante la lucha contra la infección. La interleucina 2 activa a los linfocitos T para ayudar a eliminar la infección. También hace que los linfocitos se dividan repetidamente, produciendo más linfocitos T para la defensa del huésped.

2. Las señales **paracrinas** («separadas al lado») se difunden localmente y actúan sobre células vecinas. Las citocinas pueden actuar como señales paracrinas además de ser señales autocrinas, porque pueden desencadenar respuestas en otras células del sistema inmunológico. De hecho, es frecuente observar que un único mensajero químico actúe de varias formas. Como ejemplo, considérense las moléculas producidas por tres poblaciones distintas de células situadas en una región del páncreas llamada islotes de Langerhans. Las moléculas denominadas **insulina, glucagón** y **somatostatina** actúan como señales paracrinas sobre células pancreáticas próximas y hacen posible una respuesta estable y continua a la cambiante concentración de glucosa en la sangre. Pero para controlar esta concentración de glucosa actúan también como hormonas, es decir, sobre células diana remotas.

3. Las señales **endocrinas** («separadas dentro») son hormonas, moléculas transportadas a células remotas por la sangre o por otros fluidos corporales. Las células que producen señales endocrinas pueden estar organizadas en órganos discretos llamados **glándulas** o pueden estar esparcidas entre las células de otros órganos.

4. Las señales **neurales,** introducidas en el Capítulo 45, son los mensajeros químicos llamados **neurotransmisores.** La señal neural puede ser muy rápida, porque los neurotransmisores tienen que difundir a través de una distancia corta: la pequeña brecha entre dos neuronas, llamada espacio sináptico.

5. Las señales **neuroendocrinas** («nervios-dentro-separadas») se consideran hormonas porque actúan sobre células remotas después de ser liberadas por las neuronas, en lugar de actuar en la sinapsis contigua. La hormona antidiurética (ADH; también llamada vasopresina), introducida en el Capítulo 42, es un buen ejemplo. La ADH está producida por neuronas que se originan en el hipotálamo, en el encéfalo, pero la molécula actúa sobre las células de los túbulos colectores renales para ayudar a regular la excreción de agua.

6. Las **feromonas** son señales que se liberan en el medio ambiente y que actúan sobre un individuo diferente. En los erizos de mar, insectos y muchas otras especies, las feromonas contribuyen a coordinar la reproducción en machos y hembras o desempeñan una función en su atracción mutua.

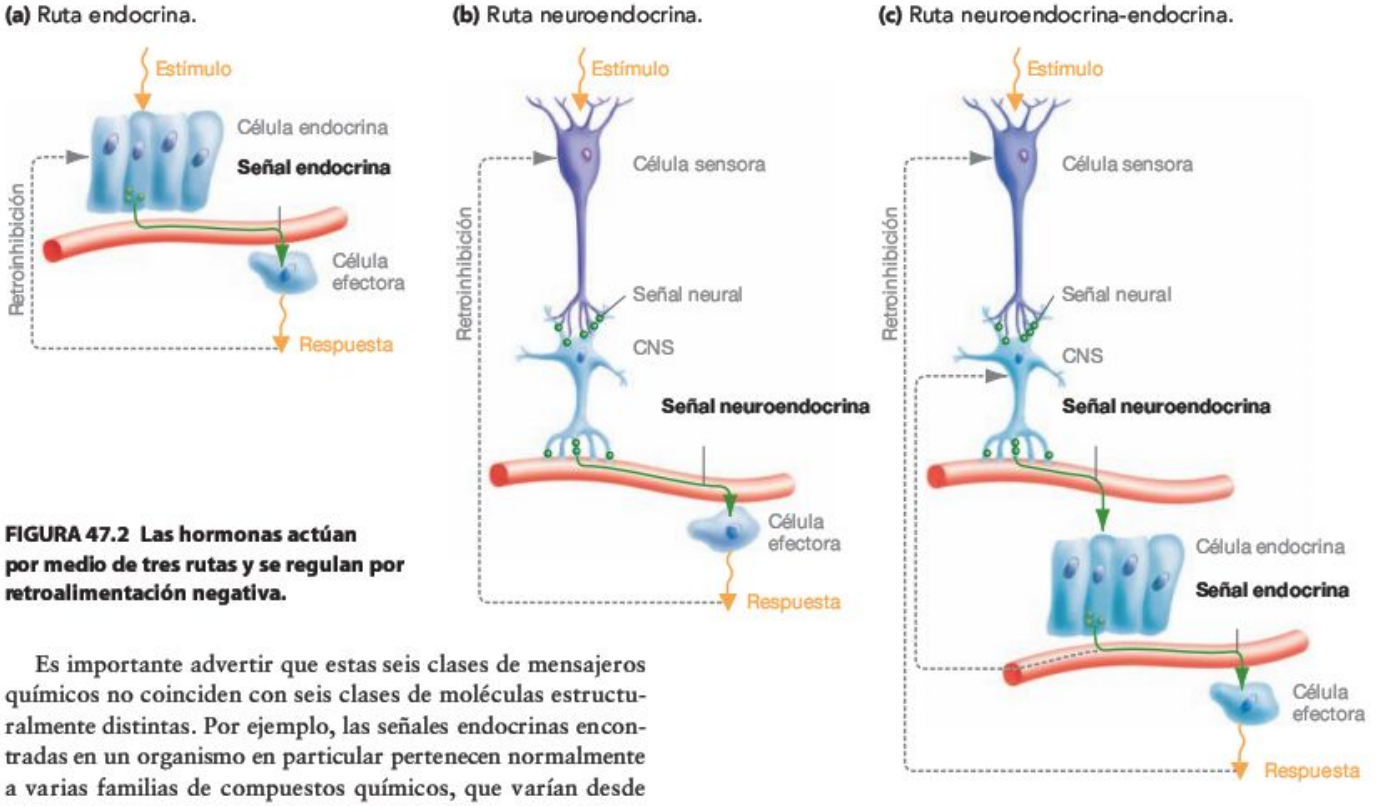


FIGURA 47.2 Las hormonas actúan por medio de tres rutas y se regulan por retroalimentación negativa.

Es importante advertir que estas seis clases de mensajeros químicos no coinciden con seis clases de moléculas estructuralmente distintas. Por ejemplo, las señales endocrinas encontradas en un organismo en particular pertenecen normalmente a varias familias de compuestos químicos, que varían desde los derivados de los aminoácidos hasta los lípidos. Y las moléculas de una familia particular, por ejemplo los péptidos o los lípidos llamados esteroides, pueden funcionar como señales endocrinas, autocrinas y paracrinas en el mismo individuo.

La diversidad de tipos de señales químicas observada en los animales es impresionante. Sin embargo, este capítulo tratará principalmente las hormonas porque están bien estudiadas y porque son particularmente importantes para comprender cómo funcionan los animales. Comencemos con una introducción sobre cómo se producen y se reciben estas señales a larga distancia.

Rutas de señalización hormonal

En las plantas, las células sensoriales perciben cambios en el medio ambiente y envían una señal hormonal que desencadena una respuesta apropiada en las células efectoras. Algunas hormonas animales se envían también directamente desde las células endocrinas a las células efectoras en respuesta a un estímulo (**Figura 47.2a**). Pero normalmente, la transmisión de una señal hormonal en los animales implica pasos adicionales.

En muchos o en la mayoría de los casos, la información sobre las condiciones externas o internas es captada por receptores y después integrada por las neuronas del sistema nervioso central (CNS) antes de la producción de la señal hormonal. Las neuronas del CNS responden con la síntesis y liberación de señales neuroendocrinas que o bien actúan sobre las células efectoras directamente (**Figura 47.2b**), o bien, y con mayor frecuencia, estimulan las células del sistema endocrino. Las células endocrinas responden entonces produciendo una hormona: una señal endocrina que actúa sobre las células efectoras y desencadena una respuesta apropiada (**Figura 47.2c**).

Los tres tipos de ruta de señalización (directa desde la célula endocrina, directa desde el CNS y CNS-sistema endocrino) están regulados por **retroalimentación negativa** o **retroinhibición.** Cuando se produce la retroalimentación negativa, el producto de un proceso inhibe su producción. En el caso de la ruta endocrina, la respuesta de las células efectoras ejerce un efecto sobre las células endocrinas, disminuyendo la producción de la hormona e inhibiendo la respuesta (Figura 47.2a). La respuesta de la célula efectora ejerce también un efecto inhibidor sobre las células que inician la ruta neuroendocrina y la neuroendocrina-endocrina. Un cambio en el *input* de estas células disminuye la producción de la señal y reduce la respuesta (veánse Figuras 47.2b y 47.2c). La ruta de señalización neuroendocrina-endocrina emplea una capa adicional de regulación porque normalmente la señal endocrina inhibe también la producción de la señal neuroendocrina (Figura 47.2c).

La retroinhibición del sistema endocrino es análoga al control de la temperatura por un termostato sensible al calor. Si la temperatura es demasiado elevada, el termostato envía una señal que apaga la caldera; si la temperatura es demasiado baja, el termostato envía una señal que enciende la caldera. El resultado es una temperatura ambiente constante. En la señalización hormonal, la retroinhibición reduce la producción de la hormona. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar qué partes de la analogía del termostato se corresponden con el *input* sensorial, el CNS, la señal célula-célula y la célula efectora de una ruta de señalización hormonal. Deberías también ser capaz de predecir lo que sucede cuando falla la retroinhibición en una ruta de señalización hormonal.

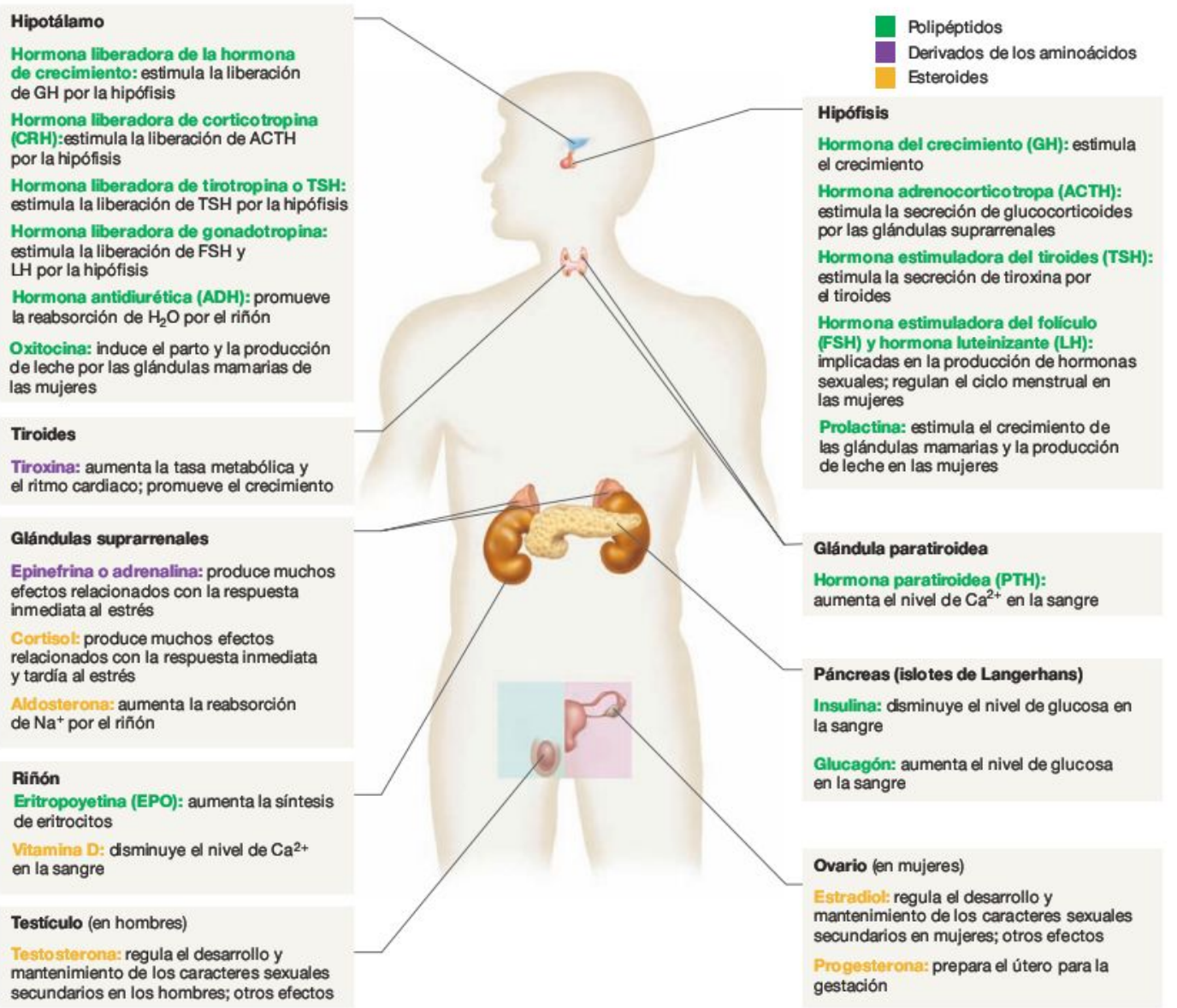


FIGURA 47.3 Visión general del sistema endocrino humano. Una lista parcial de las glándulas endocrinas y las hormonas presentes en los seres humanos. Podrían añadirse también a esta lista el corazón, el tubo digestivo, el tejido adiposo y muchos otros órganos y células que producen hormonas.

EJERCICIO Escribe el significado de las siguientes raíces de palabras junto a la hormona correspondiente: *tocus* («nacimiento»), *insula* («isla»), *pro* («antes»), *lacto* («leche»), *epi* («encima»), *nephro* («riñón»), *cortic* («capa exterior» o «corteza»), *erythryo* («roja»), *poiesis* («hacer»), *luti* («amarillo»).

¿Cuáles son los componentes del sistema endocrino?

El sistema endocrino es el conjunto de células, tejidos y órganos responsables de la producción y secreción de las hormonas. Los órganos que secretan las hormonas a la corriente sanguínea se llaman **glándulas endocrinas.**

Los tejidos y órganos que constituyen el sistema endocrino varían ampliamente de unos animales a otros. Por ejemplo, las neuronas que fabrican y secretan hormonas son particularmente importantes en los insectos, donde regulan los ciclos de muda, la metamorfosis y otros procesos. Los salmones poseen una inusual glándula que secreta una hormona reguladora de la concentración de calcio iónico. Y dentro de una misma especie, la diversidad de componentes del sistema endocrino puede ser impresionante. Considérense, por ejemplo, las principales glándulas con funciones endocrinas de los seres humanos (**Figura 47.3**).

- El **hipotálamo** se encuentra en una profunda región en el interior del encéfalo.
- La **hipófisis** se sitúa justo bajo el hipotálamo y presenta una región anterior y una región posterior claramente diferenciadas.

- La **glándula tiroidea** está situada en el cuello.
- Las cuatro **glándulas paratiroideas** se encuentran embebidas en la glándula tiroidea.
- Los dos **riñones** están colocados en la parte posterior de la cavidad abdominal.
- Las dos **glándulas suprarrenales** se sitúan sobre los riñones y tienen una corteza exterior y una médula central.
- El componente endocrino del **páncreas** se localiza en la parte anterior de la cavidad abdominal.
- Ambos **ovarios** (en las mujeres) y **testículos** (en los hombres) se encuentran dentro de la cavidad pélvica y suspendidos por debajo de ella, respectivamente.

Aunque las glándulas endocrinas son una parte clave del sistema endocrino, en muchos casos las células que secretan las hormonas no se organizan en glándulas discretas. En lugar de ello, se localizan en otros órganos. Por ejemplo, el intestino produce secretina, el corazón produce la hormona natriurética atrial y las células del tejido adiposo producen leptina. La secretina estimula la porción exocrina del páncreas, la hormona natriurética atrial causa la excreción de sal por el riñón y la **leptina** ayuda a regular la cantidad de grasa almacenada en el organismo.

Finalmente, es importante advertir que no todas las glándulas del organismo son parte del sistema endocrino. Las **glándulas exocrinas,** a diferencia de las glándulas endocrinas, vierten sus secreciones a través de conductos en otros espacios distintos del sistema circulatorio. La mayoría de las glándulas digestivas introducidas en el Capítulo 43 eran o bien glándulas exocrinas, como las glándulas salivales, o bien glándulas mixtas endocrinas y exocrinas, como el páncreas. Las porciones exocrinas del páncreas secretan enzimas digestivas a través de conductos que van al intestino. La porción endocrina del páncreas está constituida por las células de los **islotes de Langerhans.** En esta región del páncreas, hay grupos de células que secretan insulina y glucagón directamente a la circulación sanguínea.

A primera vista, la diversidad de hormonas, glándulas y efectos puede parecer casi abrumadora, especialmente considerando que la Figura 43.7 representa solo un catálogo parcial de una única especie. Sin embargo, el cuadro general se simplifica en cierto modo si se considera que la mayoría de las hormonas animales pertenecen a una de estas tres familias estructurales principales: polipéptidos, derivados de los aminoácidos y esteroides. Examinémoslas más de cerca.

Características químicas de las hormonas

En la **Figura 47.4** se ilustran las tres clases principales de compuestos químicos que pueden actuar como hormonas en los animales: (1) polipéptidos, que son cadenas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos (véase Capítulo 3); (2) derivados de los aminoácidos; y (3) esteroides, que son una familia de lípidos caracterizados por una estructura con cuatro anillos (véase Capítulo 6). La secretina producida en el intestino delgado es un polipéptido; la adrenalina se sintentiza en la médula suprarrenal a partir del aminoácido tirosina; y el cortisol

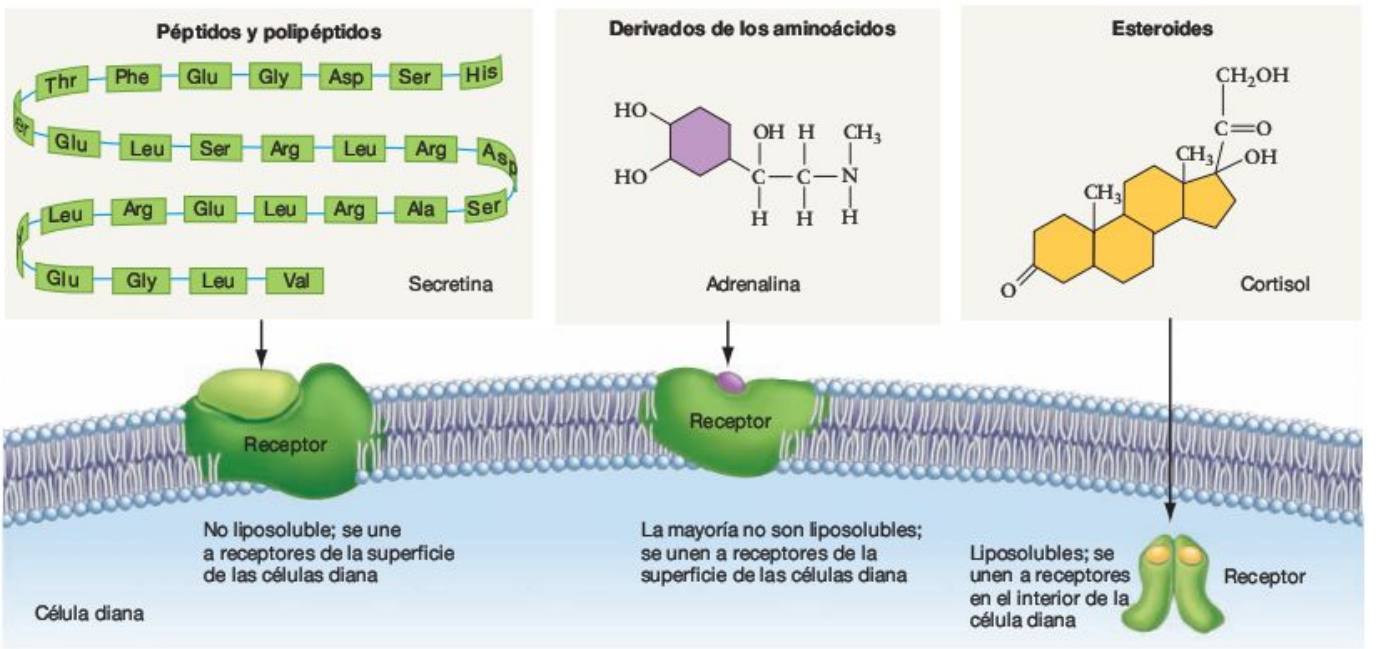


FIGURA 47.4 La mayoría de las hormonas animales pertenecen a una de estas tres familias químicas.

PREGUNTA La secretina y la adrenalina no son liposolubles y no atraviesan fácilmente la membrana plasmática. El cortisol, en cambio, es liposoluble y se difunde a través de la membrana plasmática eficazmente. ¿Cómo se explica la diferencia en la liposolubilidad de estas moléculas atendiendo a su tamaño y carga?

se sintetiza en la corteza suprarrenal a partir del lípido esteroide colesterol.

Las hormonas polipeptídicas, las hormonas derivadas de aminoácidos y las hormonas esteroides tienen similitudes y diferencias importantes. Todas las hormonas animales comparten varias características definitorias:

- Todas las hormonas son compuestos orgánicos.
- Todas las hormonas son secretadas por las células en que se sintetizan.
- Todas las hormonas actúan sobre células diana distantes de sus puntos de origen.
- Todas las hormonas están presentes en concentraciones extremadamente pequeñas y sin embargo sus efectos son muy grandes.

Para comprender este último punto, considera la **hormona de crecimiento (GH),** también conocida como somatotropina. Varios investigadores habían observado que las ratas y otros animales de laboratorio interrumpían su crecimiento cuando se les extirpaba la hipófisis. Esta observación llevó a la sospecha general de que la hipófisis produce una señal química que promueve la división celular y otros aspectos del crecimiento. Un grupo de investigadores consiguió aislar un péptido a partir de hipófisis de vaca, inyectándolo después en ratas de laboratorio y detectando un crecimiento rápidamente acelerado. Cuando los investigadores inyectaron diariamente 0,01 mg de esta molécula durante nueve días en ratas que carecían de hipófisis, la amplitud de las placas de crecimiento en los huesos de las extremidades aumentó en un 50 por ciento y los animales incrementaron su peso en un promedio de 10 g en comparación con ratas sin hipófisis que no recibieron tratamiento hormonal. Dicho de otro modo, la adición de un total de 0,09 mg de hormona condujo a un aumento de peso de 10.000 mg. Asimismo, 1 kg de tejido hipofisario de vaca produjo tan solo 0,04 g de hormona de crecimiento. La hormona supone solo cuatro milésimas del 1 por ciento del peso de la hipófisis de la vaca.

Dado que pequeñas cantidades de hormonas esteroides, derivadas de aminoácidos y polipeptídicas producen efectos muy grandes, ¿en qué se diferencian estos tres tipos de hormonas? La principal diferencia es que los esteroides son liposolubles, mientras que los péptidos y la mayoría de los derivados de los aminoácidos no lo son (véase Figura 47.4). Una importante excepción a esta norma es la tiroxina, que se produce en la glándula tiroidea. La tiroxina deriva del aminoácido tirosina pero es liposoluble.

Las diferencias en solubilidad son importantes porque los esteroides y la tiroxina atraviesan la membrana plasmática mucho más fácilmente que otros tipos de hormona. Para ejercer su efecto en la célula diana, todos los polipéptidos y la mayoría de los derivados de aminoácidos se unen a un receptor sobre la superficie celular. Las hormonas liposolubles, por el contrario, pueden difundirse a través de la membrana plasmática y unirse a receptores en el interior de la célula. Antes de explorar las consecuencias de esta diferencia con más detalle, vamos a analizar cómo descubrieron los investigadores la selección de hormonas aquí introducida.

¿Cómo identifican los investigadores una hormona?

La investigación de las hormonas animales comenzó de firme a comienzos del siglo XX con el descubrimiento de la **secretina.** Puede que recuerdes del Capítulo 43 que los investigadores que estudiaban cómo se regula la secreción pancreática habían cortado todos los nervios conectados con la parte superior del intestino delgado y el páncreas de un perro con el fin de examinar la hipótesis de que la secreción estaba estimulada por señales eléctricas. A continuación, los biólogos añadieron una pequeña cantidad de ácido clorhídrico (HCl) diluido al intestino delgado, simulando el paso de material ácido desde el estómago. Observaron que el páncreas secretaba compuestos que neutralizaban el ácido presente en el intestino delgado (**Figura 47.5**).

¿Cómo era posible que la estimulación del intestino delgado indujera una respuesta del páncreas? La respuesta no podía estar mediada por el sistema nervioso, ya que todos los nervios conectados con el páncreas habían sido cortados. Los biólogos propusieron que un compuesto químico viajaba por la sangre desde el intestino delgado hasta el páncreas señalando la llegada de ácido. Para comprobar esta hipótesis, los investigadores llevaron a cabo el experimento representado en

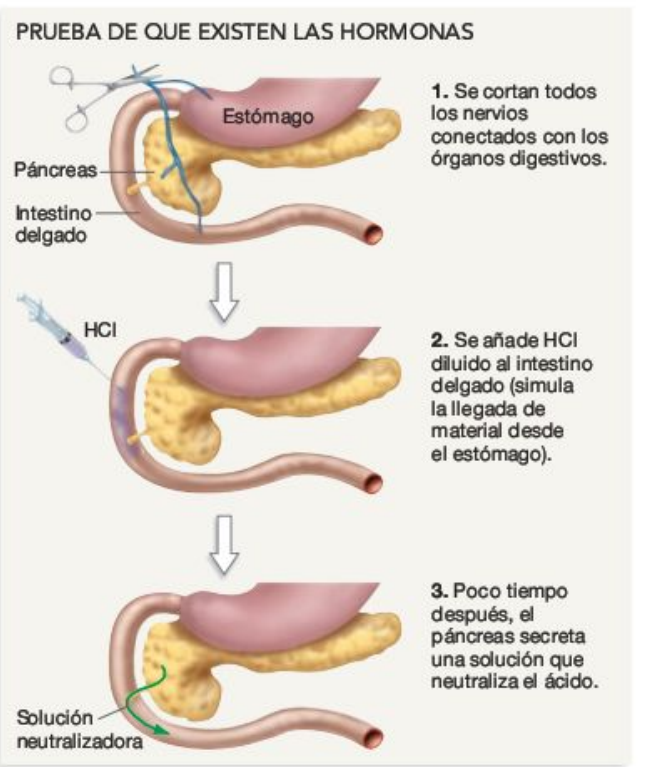


FIGURA 47.5 Evidencia experimental de que el intestino delgado envía una señal hormonal a las células del páncreas por la sangre. La suposición clave fue que la única forma que tenía el intestino delgado para comunicarse con el páncreas era una señal transportada por la sangre.

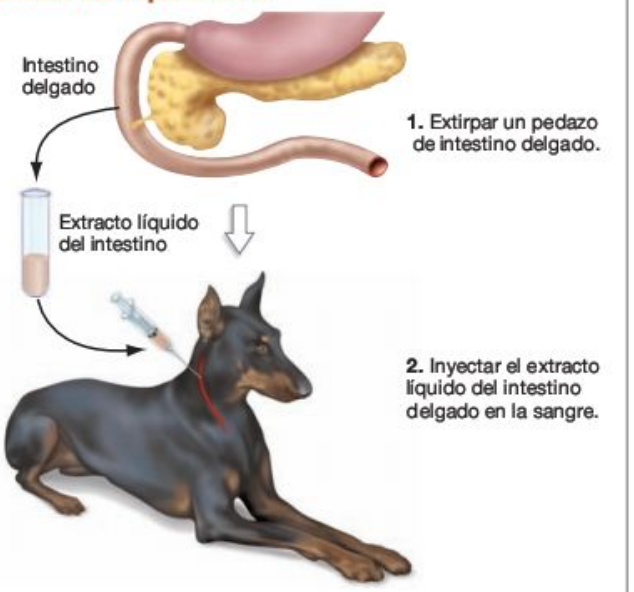
Experimento

Pregunta: ¿Se puede confirmar rigurosamente la hipótesis de la inducción hormonal de la secreción pancreática?

Hipótesis: Un mensajero químico del intestino delgado llega al páncreas por la circulación sanguínea.

Hipótesis nula: No existe un mensajero químico transportado por la sangre desde el intestino delgado que actúe sobre el páncreas.

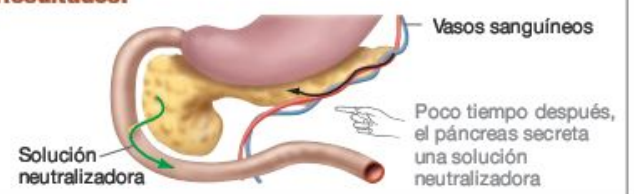
Diseño del experimento:



Predicción: El extracto líquido presente en la sangre hará que el páncreas secrete una solución neutralizadora.

Predicción de la hipótesis nula: El extracto líquido presente en la sangre no hará que el páncreas secrete una solución neutralizadora.

Resultados:



Conclusión: El extracto del intestino delgado contiene una hormona (secretina) que estimula al páncreas.

FIGURA 47.6 Prueba experimental de que una hormona del intestino delgado llega a las células del páncreas por la sangre. Un trabajo posterior consiguió aislar la molécula secretina a partir de un extracto soluble del intestino.

la **Figura 47.6.** Se inyectó un extracto del intestino delgado en los vasos sanguíneos del cuello de un perro. Poco tiempo después, los biólogos observaron que el páncreas secretaba una solución alcalina. Esta era una prueba evidente de que el extracto del intestino delgado contenía una hormona. Más adelante, se aisló esta molécula y se le llamó secretina.

Además de utilizar extractos líquidos para identificar las hormonas, los biólogos han analizado los resultados de la destrucción natural de los órganos. Por ejemplo, la extirpación experimental de las glándulas suprarrenales en animales o la lesión de las glándulas suprarrenales de seres humanos por una hemorragia, un tumor o una infección desencadena la muerte asociada con niveles muy bajos de azúcar en la sangre e hipotensión arterial. La administración intravenosa de extractos suprarrenales a animales que han perdido las glándulas suprarrenales corrige estas anomalías. Resultados como estos proporcionaron pruebas evidentes de que las hormonas secretadas por las glándulas suprarrenales ayudan a regular la concentración de azúcar en la sangre y la presión arterial.

Sin embargo, verificar la asociación entre una glándula o una hormona en particular y un efecto en el organismo es solo el primer paso necesario para comprender la acción de la hormona. Los investigadores consiguieron mayor información sobre la función de las señales químicas cuando pudieron dar un paso atrás para examinar cómo el conjunto de hormonas que estaban clasificando ayudaba a los animales a permanecer vivos y procrear.

47.2 ¿Qué hacen las hormonas?

Al comienzo de este capítulo, leíste que las hormonas son mensajeros químicos. Si esto es así, ¿qué «dicen» las hormonas? Un primer paso para responder esta pregunta es reconocer que incluso un tipo único de hormona puede ejercer una variedad de efectos distintos. Considera, por ejemplo, la tiroxina. En los seres humanos, la tiroxina estimula el metabolismo y por tanto el consumo de oxígeno en todo el organismo. Pero también promueve el crecimiento, incrementa el ritmo cardiaco y estimula la síntesis de muchas macromoléculas importantes. (El **Cuadro 47.1** explora las implicaciones médicas de los defectos en la producción de tiroxina.) Un segundo paso necesario para comprender lo que hacen las hormonas es reconocer que varios tipos diferentes de hormonas pueden afectar al mismo aspecto de la fisiología. Por ejemplo, la concentración sanguínea de glucosa está regulada por la insulina, el glucagón, la adrenalina y el cortisol.

Algunas hormonas tienen efectos extremadamente diversos, mientras que las funciones de otras hormonas parecen solaparse. Estas observaciones comienzan a tener sentido cuando se contempla la acción hormonal en el contexto del organismo completo. Las hormonas coordinan las actividades de las células en respuesta a tres situaciones generales: (1) condiciones ambientales adversas; (2) crecimiento, desarrollo y reproducción; y (3) homeostasis. Analicemos cada una por separado.

¿Cómo coordinan las hormonas la respuesta a los cambios ambientales?

Las condiciones adversas o los estímulos a los que responden las hormonas pueden ser simples o complejos. Las hormonas digestivas son un buen ejemplo de cómo funcionan las hormonas en circuitos simples de estímulo y respuesta. Cuando el

material alimenticio ácido pasa desde el estómago a la porción superior del intestino delgado, las células intestinales liberan secretina y colecistocinina en la sangre. Recuerda que la **secretina** induce la secreción por el páncreas de una solución alcalina que neutraliza el ácido. La **colecistocinina** es una hormona que causa la secreción, por el páncreas, de enzimas digestivas en el intestino delgado. La colecistocinina hace también que la vesícula biliar vierta sales biliares dentro del intestino para emulsionar las grasas. De esta forma, las hormonas digestivas señalan la llegada de comida y regulan la liberación de moléculas que ayudan a la digestión. ¿Pero qué ocurre con estímulos ambientales más complejos?

Respuesta inmediata al estrés Cuando una persona se encuentra repentinamente en una situación peligrosa o impredecible, las hormonas participan en una respuesta a corto y a largo plazo. La reacción inmediata, llamada **respuesta de lucha o huida,** ocurre en conjunción con la activación del sistema nervioso simpático, que se describió en el Capítulo 45. Los nervios simpáticos preparan los órganos para situaciones de estrés. Si te persiguiera un oso grizzly, los potenciales de acción de tus nervios simpáticos estimularían tu médula suprarrenal e inducirían la liberación de **adrenalina,** también conocida como **epinefrina.** (Las raíces griegas *epi* y *nephron* y las raíces latinas *ad* y *renal* significan «encima del riñón»).

Para entender esta respuesta, considérese el experimento representado en la **Figura 47.7.** Para determinar cómo afecta la adrenalina al organismo, se compararon los efectos de administrar a voluntarios una inyección de solución salina y una de adrenalina. Los gráficos del apartado «Resultados» de la figura muestran el radical aumento de la concentración sanguínea de ácidos grasos y glucosa que acontece tras la inyección de adrenalina. Los datos de la tabla confirman el aumento significativo del pulso cardiaco, la presión arterial y el consumo de oxígeno por el cerebro. Asimismo, los voluntarios describieron intensos sentimientos subjetivos de ansiedad y excitación. Otros experimentos mostraron que la adrenalina produce cambios drásticos en la distribución del flujo sanguíneo. Específicamente, la respuesta de lucha o huida condiciona una redistribución de la sangre hacia el corazón, el cerebro y los músculos y fuera de la piel y el sistema digestivo. La adrenalina también relaja el músculo liso y, por lo tanto, dilata los vasos sanguíneos, aumentando el aporte sanguíneo a los tejidos diana.

En conjunto, la respuesta a la adrenalina conduce a un estado de alerta intensificada y a un aumento del uso de energía que prepara al organismo para una acción rápida e intensa como puede ser la lucha o la huida. Mediante la coordinación de las actividades de las células de muchos órganos y sistemas de todo el organismo, la adrenalina prepara al individuo para enfrentarse a una situación de amenaza.

Respuesta al estrés prolongado Si alguna vez te has encontrado en una situación aguda de estrés y has experimentado la respuesta de lucha o huida, puede que recuerdes que este estado es de corta duración. Una vez que la «oleada» de adrenalina se disipa, la mayoría de las personas se sienten exhaustas y quieren descansar y comer.

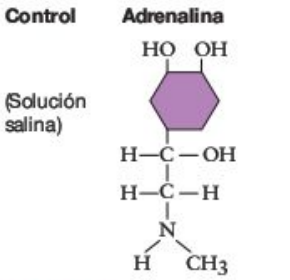
Experimento

Pregunta: ¿Cómo afecta la adrenalina al organismo?

Hipótesis: La adrenalina participa en la respuesta de lucha o huida.

Hipótesis nula: La adrenalina no participa en la respuesta de lucha o huida.

Diseño del experimento:



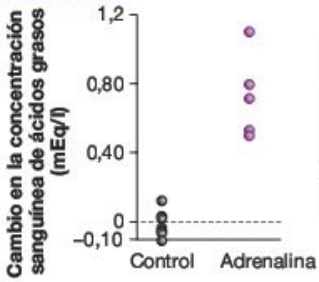
1. Se inyecta la solución salina o la adrenalina a los voluntarios.

2. Se documentan los cambios producidos en la concentración sanguínea de ácidos grasos y glucosa, el pulso cardiaco, la presión arterial y el consumo de oxígeno por el cerebro.

Predicción: La adrenalina aumenta la concentración sanguínea de ácidos grasos y glucosa, el pulso cardiaco, la presión arterial y el consumo de oxígeno por el cerebro con respecto a los controles.

Predicción de la hipótesis nula: No hay diferencias en el estado fisiológico de los individuos dependiendo de la molécula inyectada.

Resultados:



	Control	Adrenalina
Pulso cardiaco (puls/min)	78,3	89,6
Presión arterial (promedio, mmHg)	90,9	108,7
Consumo de O_2 por el cerebro (cc O_2/100 g sangre/min)	3,41	4,16

Conclusión: La adrenalina causa un conjunto de cambios asociado con la respuesta de lucha o huida.

FIGURA 47.7 ¿Qué efecto tiene la adrenalina sobre el organismo? Cada punto de los gráficos representa a un voluntario. Los datos de la tabla son valores promedio de siete voluntarios.

¿Qué ocurre si el estrés continúa y se convierte en una situación prolongada? No es raro que una persona experimente, a lo largo de su vida, periodos de inanición o ayuno, angustia emocional dilatada en el tiempo o enfermedad crónica. ¿Cómo ayudan las hormonas a los seres humanos y otros animales a enfrentarse a este estrés prolongado?

Los primeros estudios del estrés a largo plazo en seres humanos aportaron indicios de que la hormona **cortisol,** producida en la corteza suprarrenal, desempeña una función. Se detectó un

CUADRO 47.1 Una mirada más cercana a la tiroxina y a la glándula tiroidea

La hormona tiroidea **tiroxina** es una hormona derivada de aminoácidos que se sintetiza a partir de la tirosina. La tiroxina es una molécula poco habitual, sin embargo, porque contiene cuatro átomos de yodo. Esta característica inspiró su nombre alternativo, T_4. Una hormona tiroidea estrechamente relacionada con la anterior y llamada triyodotironina, o T_3, contiene tres átomos de yodo.

En los mamíferos, la T_3 es la más activa de las dos hormonas. Aunque la glándula tiroidea libera mucha más T_4 que T_3, las células del hígado y otros órganos convierten la T_4 en T_3.

El efecto principal de las hormonas tiroideas sobre las células diana es un incremento del metabolismo celular. Las personas que producen cantidades inadecuadas de hormonas tiroideas se encuentran aletargadas y no toleran el frío. En cambio, las personas que producen cantidades excesivas de T_3 y T_4 se encuentran inquietas, excitables y son propensas a cambios en su estado de ánimo, pero sus reservas energéticas son limitadas y tienden a cansarse fácilmente. Se han relacionado otras patologías con problemas en los átomos de yodo incorporados en la T_3 y la T_4:

- Cuando se liberan átomos de yodo radiactivo en el ambiente, como ocurrió durante el accidente de la central nuclear de Chernobil en Ucrania, las personas que viven en las proximidades adquieren una gran susceptibilidad a padecer cáncer de tiroides. Esto ocurre porque el tiroides secuestra las moléculas de yodo radiactivo y la radiación puede dañar el DNA convirtiendo a las células en cancerosas.
- Si hay una deficiencia de yodo en la dieta, la glándula tiroidea no puede producir suficiente T_3 y T_4. Como resultado, se sobreestimula por acción de la hormona que controla la liberación de T_3 y T_4 y puede hincharse desproporcionadamente. La hinchazón produce el trastorno llamado **bocio** endémico. El bocio endémico es actualmente raro en muchas partes del mundo porque se dispone de sal enriquecida en yodo para el consumo humano.

aumento de los niveles de cortisol en pilotos de aviación y miembros de la tripulación durante viajes prolongados, deportistas que entrenaban para competiciones intensas, padres de niños que recibían tratamiento oncológico y estudiantes universitarios que preparaban los exámenes finales. ¿Qué hacen estas señales?

La principal función del cortisol durante el estrés prolongado en seres humanos es asegurar la disponibilidad continua de glucosa para ser utilizada por el cerebro. Esta hormona mantiene la producción de glucosa mediante la inducción de la síntesis de las enzimas hepáticas que fabrican glucosa a partir de aminoácidos y otros precursores químicos. También hace que el tejido adiposo (tejido graso) y los músculos en reposo se hagan resistentes a los efectos de la insulina. Cuando no hay una situación de estrés, la insulina estimula a los **adipocitos,** o células grasas, y a las células musculares en reposo para que retiren glucosa de la sangre. Cuando el cortisol hace que estas células sean resistentes a la insulina, el efecto resultante es reservar la glucosa para ser utilizada por el cerebro y los músculos activos, ninguno de los cuales depende de la insulina para estimular la captación de glucosa. La hormona promueve también la movilización desde el tejido adiposo de las principales moléculas energéticas del organismo, los ácidos grasos, para que las utilicen el corazón y los músculos. Como consecuencia de su importancia en la regulación de la glucosa sanguínea, el cortisol se considera un **glucocorticoide.**

Sin embargo, la respuesta al estrés prolongado paga un alto precio, como sabe cualquiera que haya sido víctima de una lesión o una enfermedad grave. Los glucocorticoides facilitan el suministro de aminoácidos para la síntesis de glucosa mediante la degradación de las proteínas contráctiles del músculo. La consiguiente pérdida de masa muscular puede causar debilidad grave. Los glucocorticoides conservan también la glucosa retardando la cicatrización de las heridas e inhibiendo la respuesta inmunológica y la inflamatoria. Aunque estos procesos son costosos en términos de utilización de energía, su inhibición hace que el organismo sea más susceptible a la infección. El concepto general aquí es que la respuesta a largo plazo al estrés es una concesión con la que el organismo no tiene más remedio que transigir (véase Capítulo 41). Los requerimientos energéticos del cerebro se satisfacen a expensas de los demás tejidos y órganos.

Resulta instructivo advertir que los glucocorticoides pueden mediar la respuesta a condiciones ambientales adversas en especies distintas de la humana. Recuerda del Capítulo 42 que cuando el salmón pasa del agua dulce al agua salada, capta iones de sodio por difusión y pierde agua a través de las branquias por ósmosis. El salmón compensa este estrés expulsando activamente sodio e iones cloruro fuera de las branquias. Un aumento de cortisol induce la proliferación de las células acidófilas que realizan esta expulsión. La liberación de cortisol se produce conforme el salmón viaja corriente abajo hacia el océano. Si no se produce esta liberación de cortisol, el salmón muere poco después de llegar al mar.

En resumen, las hormonas ayudan a regular la respuesta del organismo a los cambios ambientales, como ocurre en la respuesta a corto y largo plazo del cuerpo humano frente al estrés. La adrenalina y los glucocorticoides son ejemplos de moléculas que actúan como señal de alerta para células y tejidos frente a un estímulo o cambio ambiental en particular. Sin embargo, otras hormonas tienen efectos radicalmente distintos.

¿Cómo dirigen las hormonas el proceso de desarrollo?

En los animales, al igual que en las plantas, las hormonas desempeñan un papel clave en la regulación del crecimiento y del desarrollo. La hormona del crecimiento y las hormonas sexuales, por ejemplo, desempeñan una función crucial en la promoción de la división celular, el aumento general del tamaño corporal y la diferenciación sexual, conforme madura el

individuo. Asimismo, ciertas hormonas dirigen el desarrollo de células y tejidos concretos en encrucijadas críticas de la vida del individuo. ¿Qué hormonas participan en la regulación del desarrollo y cuáles son sus efectos específicos?

Contestaremos esta pregunta explorando dos de los ejemplos más llamativos de control hormonal del desarrollo, la metamorfosis de los anfibios y la de los insectos, y examinando después otros procesos de desarrollo afectados por la acción hormonal.

Papel de la T_3 en la metamorfosis de los anfibios Las ranas, los sapos y las salamandras reciben el nombre de anfibios («doble vida») porque en la mayoría de las especies los individuos jóvenes viven en el agua y los adultos viven en tierra. El proceso de cambio seguido por un renacuajo acuático inmaduro para madurar sexualmente y convertirse en una rana o sapo o salamandra terrestre es un ejemplo de **metamorfosis** («cambiar-forma»; **Figura 47.8**).

Dos series de experimentos complementarios, publicados en 1912 y 1916, establecieron que la metamorfosis de la rana depende de las hormonas tiroideas. Los investigadores consiguieron inducir la metamorfosis en renacuajos de rana alimentándolos con tiroides de caballo molido; y pudieron prevenir la metamorfosis mediante la extirpación quirúrgica de las glándulas tiroideas de los renacuajos. Trabajos posteriores demostraron que la hormona tiroidea **triyodotironina,** o T_3, es responsable de la mayoría de los cambios observados en la metamorfosis, y que la T_3 se produce en respuesta a señales enviadas desde el cerebro, en forma de la hormona estimuladora del tiroides producida en la hipófisis.

En los anfibios jóvenes, las células responden al aumento de los niveles de T_3 de una de estas tres maneras:

1. Pueden comenzar a crecer y formar nuevas estructuras, tales como las piernas.
2. Pueden morir, como les ocurre a las células que forman la cola del renacuajo.
3. O pueden cambiar su estructura y función. Por ejemplo, los cambios de las células permiten la transformación de un intestino largo, especializado en la digestión de material vegetal, en un intestino corto, especializado en la digestión de insectos y presas. En el hígado, las células responden a la T_3 mediante la fabricación de las enzimas necesarias para excretar urea en lugar de amoniaco.

Deberías ser capaz de sugerir una hipótesis que explique por qué células diferentes pueden responder a la misma hormona de formas distintas.

Algunos observadores argumentan que la función de la T_3 en la metamorfosis de los anfibios es el ejemplo más espectacular de la regulación hormonal del desarrollo y de cómo una pequeña concentración de una señal célula-célula puede desencadenar cambios radicales en los animales. Otros consideran que la T_3 de la rana no tiene ni punto de comparación con la función desempeñada por la ecdisona en la metamorfosis de los insectos.

Las interacciones hormonales regulan la metamorfosis de los insectos En el Capítulo 32 se introdujeron los dos patrones principales de transición joven-adulto de los insectos, la metamorfosis de los hemimetábolos y la de los holometábolos. Puede que recuerdes que en la metamorfosis de los hemimetábolos, los individuos jóvenes se llaman ninfas. Parecen adultos en miniatura, viven en hábitats similares y comen alimentos similares. Pero los individuos jóvenes de los holometábolos se llaman larvas. Su apariencia es distinta de la de los adultos, viven en hábitats diferentes y comen diferente.

Las larvas experimentan una serie de mudas durante las cuales se desprenden de su viejo exoesqueleto, aumentan de tamaño y producen un nuevo exoesqueleto. Sin embargo, trans-

Rana joven (renacuajo)	
Locomoción	Nada mediante movimientos del músculo de la cola
Respiración	Intercambio gaseoso branquial, cutáneo y pulmonar
Nutrición	La mayoría son herbívoros; tienen un largo intestino especializado en la digestión de algas y plantas
Excreción	La mayoría de los residuos nitrogenados se excretan en forma de amoniaco

Rana adulta	
Locomoción	Sin cola; caminan o saltan
Respiración	Intercambio gaseoso transcutáneo y pulmonar
Nutrición	La mayoría son carnívoros; tienen una gran boca o una lengua larga para capturar presas; un intestino corto especializado en la digestión de proteínas
Excreción	La mayoría de los desechos nitrogenados se excretan en forma de urea

FIGURA 47.8 La metamorfosis de los anfibios es un proceso continuo. Cuando se inicia la metamorfosis en una rana, sapo o salamandra, el individuo permanece activo y alimentándose. La transición desde el individuo joven al adulto es continua y gradual.

FIGURA 47.9 La metamorfosis de los insectos ocurre durante un periodo de reposo. Cuando se inicia la metamorfosis en un insecto holometábolo, el individuo entra en un estado de reposo llamado pupa.

currido un número específico de estos ciclos de muda de la etapa juvenil, secretan una cubierta dura llamada pupa. Dentro de la cubierta pupal, determinadas poblaciones de células larvarias dan lugar a un organismo adulto completamente nuevo. El resto del organismo larvario se rechaza (**Figura 47.9**).

Al igual que en los anfibios, la metamorfosis de los insectos se desencadena por una hormona cerebral. En los insectos, la metamorfosis depende de las interacciones de dos hormonas. Si la **hormona juvenil (JH)** está presente a una concentración elevada en la larva, el aumento súbito de la hormona 20-hidroxiecdisona, normalmente llamada **ecdisona,** induce el crecimiento de un individuo joven mediante un ciclo de muda. Pero si los niveles de JH son bajos, la ecdisona desencadena la metamorfosis y la transición a la vida adulta y la madurez sexual.

Otros ejemplos de cómo regulan las hormonas el desarrollo La metamorfosis de los anfibios y de la rana proporciona ejemplos particularmente espectaculares de cómo dirigen las hormonas el desarrollo animal. Pero las señales célula-célula a larga distancia también desempeñan diversas funciones clave durante el desarrollo embrionario; con frecuencia dirigiendo cambios que se completan a lo largo de la vida.

- *Desarrollo embrionario temprano* Los fenómenos iniciales del desarrollo dictaminan si los órganos sexuales, o **gónadas,** del embrión serán masculinos (testículos) o femeninos (ovarios). Este proceso se llama determinación sexual primaria. En los mamíferos no depende de la acción hormonal. Sin embargo, una vez que los testículos o los ovarios se han desarrollado, comienzan a producir hormonas específicas del sexo correspondiente. En los seres humanos, los testículos incipientes producen dos hormonas: una hormona esteroide llamada **testosterona** induce el desarrollo inicial del aparato reproductor masculino y una hormona polipeptídica llamada **sustancia inhibidora mülleriana** inhibe el desarrollo del aparato reproductor femenino. El desarrollo del aparato reproductor femenino depende de la acción de la hormona esteroide **estradiol,** la cual se produce en los ovarios y pertenece a la familia de moléculas llamadas **estrógenos.**
- *Transición del individuo joven al adulto* Cuando los seres humanos alcanzan el inicio de la adolescencia, se producen aumentos repentinos en la concentración de las hormonas sexuales que llevan a los cambios físicos y emocionales asociados con la **pubertad.** Estos cambios crean el fenotipo adulto y la capacidad de procrear. En los varones, el aumento en la concentración de las hormonas sexuales conduce a cambios que incluyen el aumento del tamaño del pene y los testículos y el crecimiento de vello facial y corporal. En las mujeres, el aumento de la concentración de estradiol conduce al aumento del tamaño de las mamas, el inicio de la menstruación y otros cambios.
- *Adquisición de la estatura adulta completa* En los seres humanos y en otros mamíferos, los largos huesos de las extremidades y las vértebras de la columna deben crecer para que el individuo alcance la altura propia del adulto. La hormona de crecimiento producida en la hipófisis regula los factores de crecimiento, señales que controlan el ciclo celular (véase Capítulo 11). La pubertad se asocia con una aceleración del crecimiento porque el efecto de la hormona de crecimiento sobre el esqueleto aumenta por acción de las hormonas sexuales, cuya producción se incrementa durante la adolescencia. Aunque la hormona de crecimiento y las hormonas sexuales siguen produciéndose a lo largo de la vida, si bien en bajas concentraciones, el crecimiento óseo se detiene cuando la concentración de hormonas sexuales disminuye al final de la pubertad.
- *Actividad sexual cíclica o estacional* La mayoría de los animales con vida prolongada se reproducen en ciclos estacionales. En muchas especies, los cambios ambientales, como el aumento de las horas de luz y de la temperatura ambiente o el inicio de la estación de las lluvias, desencadenan la liberación de las hormonas sexuales. El Capítulo 51 detalla cómo esta oleada de testosterona o estrógeno induce el desarrollo de rasgos estacionales como la receptividad sexual en la lagartija hembra. Aunque los seres humanos no se aparean estacionalmente, las hormonas sexuales son esenciales para la regulación de la producción de esperma y del ciclo menstrual. El Capítulo 48 explora estos procesos en detalle.

Resumiendo, las hormonas desempeñan funciones clave en el crecimiento y el desarrollo. La hormona del crecimiento estimula el aumento del tamaño global de los individuos jóvenes. Las hormonas sexuales coordinan las actividades de diversos grupos de células y tejidos en tres etapas vitales críticas: (1) el desarrollo de las estructuras sexuales de los embriones, (2) los cambios físicos y emocionales de la pubertad, y (3) la regulación de la actividad sexual del adulto.

¿Cómo participan las hormonas en la homeostasis?

En el Capítulo 41, se introdujo el concepto de homeostasis, el mantenimiento de condiciones físicas y químicas constantes dentro del organismo. Recuerda que los sistemas homeostáticos dependen de (1) un receptor sensorial que monitoriza las condiciones con respecto a un valor preferido o valor de referencia; (2) un integrador que procesa la información del sensor; y (3) células efectoras que restablecen las condiciones de referencia. Con frecuencia, en los sistemas homeostáticos, los mensajes viajan desde el integrador al efector en forma de hormonas.

Ya se han introducido varias hormonas que actúan como mensajeros en los sistemas homeostáticos. Recuerda del Capítulo 42 que cuando un individuo se deshidrata, se sintetiza la **hormona antidiurética** (**ADH,** también llamada vasopresina) en el hipotálamo y se libera desde la hipófisis. La ADH aumenta la permeabilidad al agua de los túbulos colectores del riñón. Como resultado, el agua de la orina se reabsorbe y se reserva. De esta manera, la ADH es un instrumento crucial para conseguir la regulación del equilibrio hídrico. Si se inhibe la acción de la ADH, la homeostasis fracasa y el individuo puede enfermar. Por ejemplo, el etanol de las bebidas alcohólicas inhibe la liberación de la ADH por la hipófisis. Las personas que consumen grandes cantidades de estas bebidas producen gran cantidad de orina diluida. La pérdida de agua resultante puede dar lugar a deshidratación y náuseas (resaca).

En el Capítulo 42 se describió también cómo se libera la aldosterona desde la corteza suprarrenal cuando disminuyen las concentraciones iónicas en los fluidos corporales. Debido a que la aldosterona aumenta la reabsorción de sodio en los túbulos distales del riñón, desempeña una función clave en la homeostasis de las concentraciones de electrolitos y el volumen general de los fluidos corporales. Las hormonas suprarrenales con este efecto se llaman **mineralocorticoides.**

Varias de las hormonas introducidas en la Figura 47.3 participan en los sistemas homeostáticos. Por ejemplo, el riñón y otros tejidos liberan **eritropoyetina (EPO)** cuando disminuyen los niveles de oxígeno en sangre. La EPO actúa para conseguir la homeostasis del oxígeno mediante la estimulación de la producción de eritrocitos. A mayor número de eritrocitos, mayor capacidad de transportar oxígeno tiene la sangre. De esta forma, la EPO es un elemento esencial en el sistema de regulación homeostática de los niveles de oxígeno en sangre.

La **Figura 47.10** proporciona un esquema del funcionamiento del sistema de regulación homeostática de la concentración de calcio en sangre. La forma hormonalmente activa de la vitamina D se sintetiza en el riñón, y la **hormona parati-**

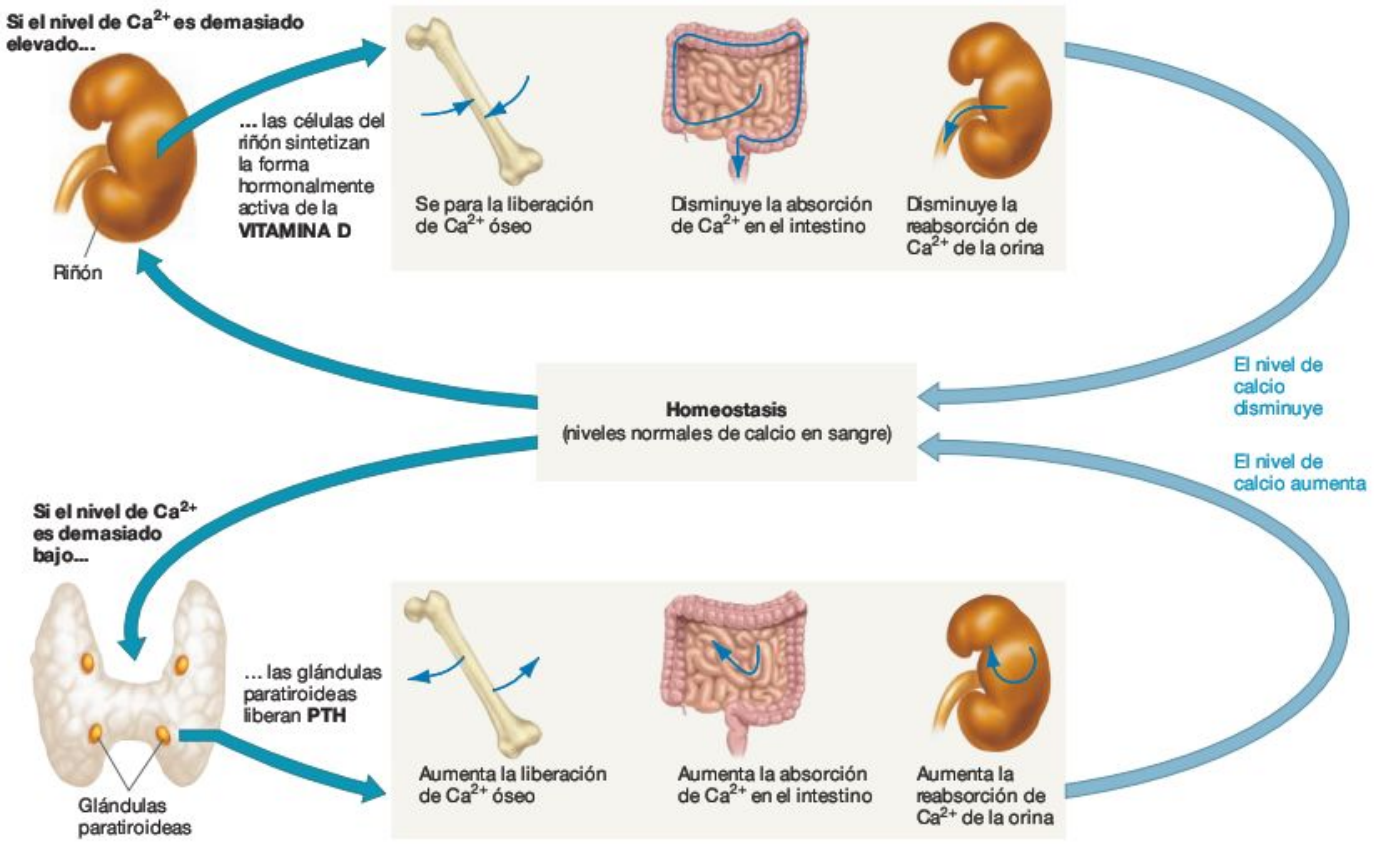


FIGURA 47.10 La acción de las hormonas mantiene la homeostasis. Las células parafoliculares de la glándula tiroidea y las células de las cuatro glándulas paratiroideas adyacentes captan los niveles de Ca^{2+} y secretan hormonas en respuesta a las variaciones. Advierte que el CNS no participa en este sistema homeostático.

EJERCICIO Dibuja un diagrama similar para ilustrar la acción de la EPO, la ADH, la aldosterona, o del glucagón y la insulina. (Pista: revisa la Figura 47.3.)

roidea (PTH) se produce en las glándulas paratiroideas. Estas dos hormonas funcionan en tándem para mantener la concentración de Ca^{2+} en sangre próxima al punto de referencia, de forma semejante a como la insulina y el glucagón mantienen la concentración de glucosa sanguínea dentro del intervalo de normalidad (véase Capítulo 43).

La importancia de las hormonas en los procesos homeostáticos llevó al descubrimiento de nuevas hormonas e inspiró el estudio de las causas de la obesidad en seres humanos.

Homeostasis calórica Los animales sanos almacenan energía para utilizarla durante los periodos de escasez de alimentos. Esta reserva de energía se encuentra, normalmente, en forma de lípidos llamados triglicéridos. El **triglicérido** es una molécula que permite almacenar energía eficazmente porque, cuando se oxidan sus tres subunidades de ácido graso, se generan grandes cantidades de ATP (véase Capítulo 6). Aunque las células musculares también contienen triglicéridos, la mayoría se almacenan en los adipocitos. Incluso un varón delgado de 70 kg almacena suficiente energía en el tejido adiposo como para sobrevivir durante 30 días sin comer.

Durante décadas los investigadores pensaron que la masa total de tejido adiposo variaba solo en respuesta a la ingesta de alimentos; es decir, que no dependía de la regulación homeostática. Esta visión comenzó a cambiar en la década de 1970, cuando los biólogos iniciaron el estudio de la mutación de dos genes de ratón llamados *obese* y *diabetic*. Los ratones homocigóticos para *obese (ob/ob)* y *diabetic (db/db)* consumen grandes cantidades de comida y se mueven mucho menos que los heterocigóticos o los del tipo salvaje. Asimismo, los homocigóticos padecen obesidad extrema (**Figura 47.11**).

Para confirmar la hipótesis de que los productos de los genes *obese* y *diabetic* están implicados en la función endocrina, los investigadores utilizaron una técnica experimental llamada parabiosis. La **parabiosis** se ha utilizado durante más de 100 años para determinar si los fenómenos fisiológicos están mediados por hormonas. Con esta técnica, se unen quirúrgicamente dos animales próximos en parentesco conectando mediante sutura la pelvis, los hombros y las paredes abdominales. Se cose entonces la piel de ambos animales por encima de la unión quirúrgica y se espera a que los parabiontes recién creados se recuperen de la intervención. Al poco tiempo, se forman capilares entre la pareja parabiótica y se desarrolla un sistema circulatorio compartido que permite el paso de moléculas de vida media prolongada, como ciertas hormonas, entre los dos animales. Sin embargo, no permite el intercambio de moléculas que se metabolizan rápidamente, como la glucosa y los ácidos grasos. Entre los dos animales, no crecen nervios nuevos. Como resultado, el uno puede influir sobre el otro mediante señales endocrinas pero no mediante señales eléctricas. Si la manipulación experimental de un animal produce un efecto sobre el otro, entonces el efecto está mediado por una hormona.

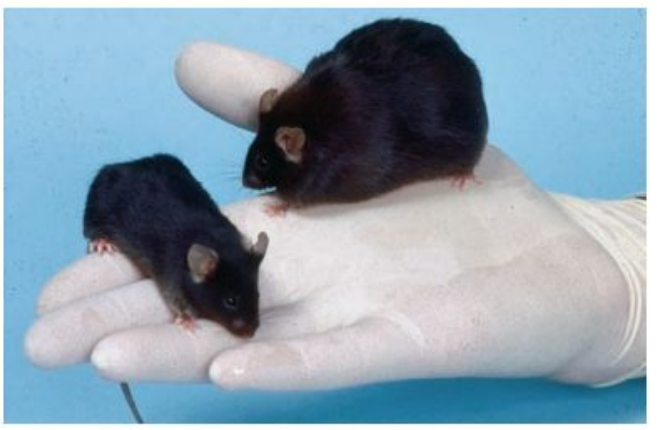


FIGURA 47.11 En los ratones, las mutaciones del gen *obese* y *diabetic* pueden causar obesidad. Estos ratones pertenecen a la misma camada. El ratón delgado es heterocigótico para el gen *ob* y el ratón obeso es homocigótico. Los fenotipos de los ratones *ob /ob* y *db /db* son indistinguibles.

PREGUNTA Supón que un ratón es doblemente homocigótico (*ob /ob db /db*). ¿Será su fenotipo igual al de los individuos homocigóticos simples o diferente?

Los investigadores crearon parejas parabióticas entre ratones *db/db*, *ob/ob* y ratones normales (**Figura 47.12**). Cuando se emparejaba un animal *db/db* con un animal delgado o un animal *ob/ob*, el ratón *db/db* continuaba comiendo y creciendo, pero su pareja dejaba de comer, perdía peso y moría de aparente inanición. Pero cuando se emparejaban dos animales *db/db*, ambos comían y crecían, y no había diferencias entre ambos en cuanto a la supervivencia. En los parabiontes de un *ob/ob* con un animal delgado, los ratones *ob/ob* comían menos y ganaban peso más lentamente que los *ob/ob* emparejados con otros *ob/ob*. No se observaron diferencias en la supervivencia de parabiontes formados por cualquier combinación de *ob/ob* y ratones delgados.

Para interpretar estos resultados, los biólogos plantearon la hipótesis de que los ratones producen una hormona de la saciedad: los ratones *db/db* carecían del receptor necesario para que la hormona actuara sobre las células diana. Conforme los ratones *db/db* engordaban, producían más hormona, sin ningún efecto. Este modelo explicaba por qué la señal de los ratones *db/db* reducía considerablemente la ingesta de comida en sus compañeros parabióticos, pero seguía sin tener efecto sobre el ratón *db/db*. Se propuso que la hormona de la saciedad estaba codificada por el gen *obese* y que los ratones *ob/ob* no producen la hormona. Sin embargo, cuando forman parte de una pareja parabiótica, responden a la señal si esta es producida por un compañero normal. Los dos genotipos producen el mismo fenotipo porque inactivan partes diferentes del mismo sistema de señalización hormonal.

Este modelo supuso un cambio radical en la visión tradicional del metabolismo de las grasas en los mamíferos. No se confirmó hasta 1994, cuando se aisló el producto del gen *obese*, ahora llamado leptina, y se caracterizó el propio gen. La **leptina** es una hormona polipeptídica secretada en la sangre por los adipocitos. La leptina ejerce su efecto mediante la interacción con un receptor específico localizado en muchos tejidos, incluyendo áreas del cerebro que controlan la conducta alimentaria. Como predice el modelo de la Figura 47.12, la administración de leptina corrige la obesidad de los ratones *ob/ob* (deficientes en leptina), pero no la de los *db/db* (deficientes en el receptor de la leptina). Sin embargo, como explica el **Cuadro 47.2,** las inyecciones de leptina no resultan útiles para la inmensa mayoría de personas obesas.

Experimento

Pregunta: ¿Están implicados los productos de los genes *diabetic* (*db*) y *obese* (*ob*) en la función endocrina?

Hipótesis: Los productos de los genes están implicados en la señalización hormonal que afecta al apetito y al nivel de actividad.

Hipótesis nula: Los productos de los genes no están implicados en la señalización hormonal.

Diseño del experimento:

db / *db* Delgado

db / *db* *ob* / *ob*

ob / *ob* Delgado

Emparejamiento parabiótico de ratones próximos en parentesco con genotipos diferentes, de forma que los productos transportados por la sangre pasen de un ratón al otro.

Predicción: El fenotipo de al menos alguno de los ratones parabióticos cambiará.

Predicción de la hipótesis nula: No habrá cambios en los fenotipos de los ratones parabióticos.

Resultados:

db / *db*	Delgado
↑ Peso corporal	↓ Peso corporal
↑ Masa de tejido adiposo	↓ Masa de tejido adiposo
	Muerte por inanición

db / *db*	*ob* / *ob*
↑ Peso corporal	↓ Peso corporal
↑ Masa de tejido adiposo	↓ Masa de tejido adiposo
	Muerte por inanición

ob / *ob*	Delgado
↓ Peso corporal	↑ Peso corporal
↓ Masa de tejido adiposo	↑ Masa de tejido adiposo

Conclusión: Los productos del gen *diabetic* y del gen *obese* están implicados en la señalización hormonal que afecta al apetito y al nivel de actividad.

Interpretación: El gen *obese* codifica una hormona que reduce el apetito y aumenta la actividad en respuesta a un aumento de peso. El gen *diabetic* codifica el receptor de esta hormona.

FIGURA 47.12 La parabiosis de ratones con obesidad genética y de ratones delgados proporciona pruebas de que existe una «hormona de la saciedad».

CUADRO 47.2 ¿Está causada la obesidad humana por la deficiencia en leptina?

Inmediatamente después del descubrimiento de la leptina, los investigadores comenzaron a probar la hipótesis de que podría utilizarse como un fármaco para tratar la obesidad humana. Por desgracia, se demostró rápidamente que casi todos los individuos obesos presentan niveles elevados de leptina; en consonancia con su mayor masa de tejido adiposo. La administración de más leptina a estos individuos no produjo una pérdida de peso significativa.

En todo el mundo, se han identificado menos de 20 personas con una verdadera deficiencia genética de leptina. Al igual que los ratones *ob/ob*, estos individuos ingieren grandes cantidades de comida y presentan obesidad grave. Debido a que en estos casos raros no se produce leptina, la obesidad puede curarse mediante la administración de la hormona.

Para explicar por qué la gran mayoría de personas obesas no responde a los elevados niveles de leptina que presentan, los investigadores plantearon la hipótesis de que el efecto de la hormona sobre el cerebro disminuye por algún motivo. La identificación del factor o factores implicados en la disminución de la respuesta normal a la leptina es actualmente objeto de una intensa investigación. ¿Disminuye la respuesta cuando se ingiere un tipo especial de comida, o cuando las porciones son de mayor tamaño, o cuando el ejercicio es insuficiente? Un hallazgo sorprendente es que los ratones sometidos a una dieta alta en grasas presentan una respuesta mucho más débil ante la administración de leptina que los ratones alimentados con una dieta normal. Este resultado respalda la hipótesis de que el aumento de la ingesta de comidas grasas perturba el sistema homeostático humano de alguna forma. Si esto es así, el aumento del contenido graso de la dieta no solo aumenta la ingesta calórica sino que también bloquea la respuesta normal de disminución del apetito, conduciendo a una ingesta excesiva y obesidad.

Trabajos posteriores han demostrado que los niveles de leptina en sangre varían en proporción a la masa total de tejido adiposo. Por debajo de un cierto valor, disminuye también el nivel de leptina en sangre. El cerebro nota esta disminución del nivel de leptina, generando un aumento del apetito y una disminución del gasto energético. Esta respuesta estimula la ingesta y el restablecimiento del balance energético. Cuando la ingesta es suficiente para restablecer los depósitos de triglicéridos, los niveles del leptina aumentan. El resultado es la disminución del apetito, el aumento del gasto energético y la estabilización de la masa de tejido adiposo. Este es un claro ejemplo de consecución de la homeostasis mediante el proceso llamado retroinhibición.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las hormonas normalmente sirven para preparar al individuo para los cambios ambientales, dirigiendo su desarrollo y maduración sexual o manteniendo la homeostasis.

Deberías ser capaz de...

Dar un ejemplo de una hormona que actúe en cada uno de los fenómenos indicados anteriormente y describir para cada una:

1) Cómo actúa la molécula única de tu ejemplo en diferentes células y tejidos.
2) Cómo las distintas respuestas que se producen ante la misma situación dan lugar a un conjunto coordinado de cambios.
3) Cómo consigue el efecto general de la acción hormonal aumentar la probabilidad de que el individuo se reproduzca y sobreviva.

47.3 ¿Cómo se regula la producción de hormonas?

La mayoría de las hormonas se liberan en respuesta o bien a un fenómeno ambiental o bien a un mensaje procedente de un integrador de un sistema homeostático. En ambos casos, el sistema nervioso puede desempeñar un importante papel. Por ejemplo, los fenómenos ambientales que marcan el inicio de la estación del celo o la presencia de un predador son percibidos por receptores sensoriales e interpretados por el cerebro. De modo similar, en la mayoría de los sistemas homeostáticos, la integración se produce en grupos de neuronas del sistema nervioso central (CNS), es decir, del encéfalo y de la médula espinal (véase Capítulo 45).

Basándonos en estas observaciones, la respuesta a la pregunta del título de esta sección es sencilla: en muchos casos, la producción hormonal está controlada directa o indirectamente por el sistema nervioso. Entonces, ¿cómo dirige el sistema nervioso al sistema endocrino? Para responder a esta pregunta, examinaremos cómo se regulan el cortisol y la adrenalina por el hipotálamo y la hipófisis.

El hipotálamo y la hipófisis

Los investigadores interesados en el control de la producción hormonal centraron sus estudios en seguida en la hipófisis. Como muestra la **Figura 47.13,** la hipófisis está localizada en la base del encéfalo y se conecta directamente con la región llamada hipotálamo. Esta conexión física entre el hipotálamo y la hipófisis es la base de la conexión entre el CNS y el sistema endocrino. La hipófisis tiene dos segmentos separados: la **hipófisis anterior** y la **hipófisis posterior.** En 1930 un biólogo demostró que las ratas de laboratorio exhiben varios síntomas debilitantes cuando se les extirpa la hipófisis. Los animales interrumpen su crecimiento y no pueden mantener una temperatura corporal normal. Asimismo, sus genitales, la glándula tiroidea y la corteza suprarrenal se atrofian. Como es de esperar, mueren también prematuramente.

Estos experimentos sugieren que, además de secretar la hormona de crecimiento, la hipófisis secreta sustancias que actúan sobre las gónadas, el tiroides y las glándulas suprarrenales. Basándose en esta observación, se asignó a la hipófisis el apelativo de «glándula maestra». Trabajos posteriores confirmaron que este apelativo es apropiado. La hipófisis secreta hormonas que regulan la producción de una amplia variedad de otras hormonas. Como ejemplo, analicemos la hormona hipofisaria que actúa sobre las glándulas suprarrenales.

Control de la liberación de glucocorticoides Los trabajos iniciales en ratas proporcionaron indicios de que existe una molécula producida por la hipófisis que afecta a las glándulas suprarrenales. Esta molécula recibió el nombre de **hormona adrenocorticotropa,** o **ACTH.** (*Adreno-* hace referencia a las glándulas suprarrenales; *-cortico-* hace referencia a la porción exterior o corteza de la glándula; y *-tropa* significa que «afecta a la actividad de»). En 1943 se aisló y

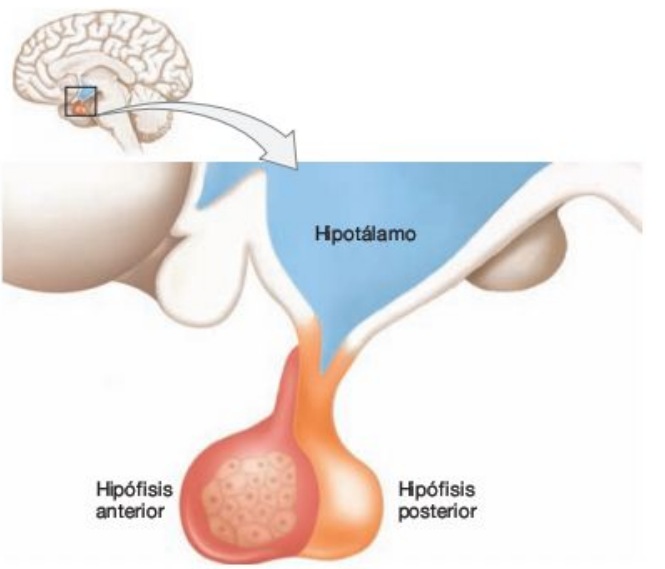
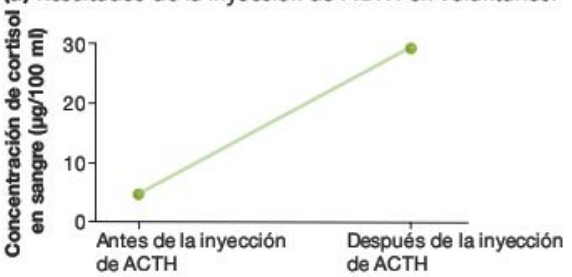
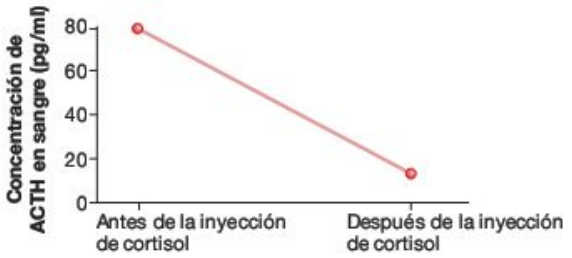


FIGURA 47.13 El hipotálamo y la hipófisis están físicamente conectados. La hipófisis tiene dos segmentos separados, conocidos como hipófisis anterior y posterior.

(a) Resultados de la inyección de ACTH en voluntarios.



(b) Resultados de la inyección de cortisol en voluntarios.



(c) Retroinhibición de la ACTH por el cortisol.

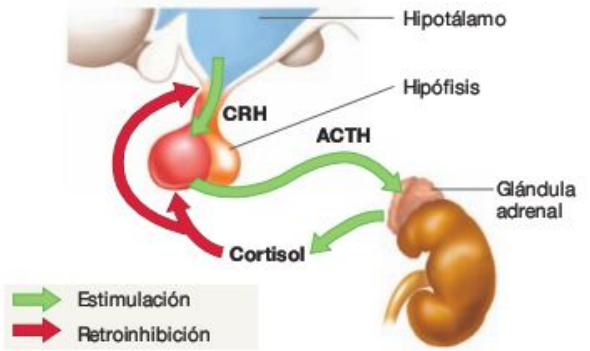


FIGURA 47.14 La retroinhibición de la liberación de ACTH por el cortisol. **(a)** La ACTH estimula la liberación de cortisol. **(b)** El cortisol reduce la ACTH. **(c)** La interacción entre cortisol, ACTH y CRH es un ejemplo de retroinhibición.

EJERCICIO ¿Cómo utilizarías los datos del apartado (a) para diseñar una prueba de la insuficiencia suprarrenal en humanos?

caracterizó la ACTH. Los biólogos que hicieron este trabajo confirmaron que la corteza suprarrenal secreta glucocorticoides en respuesta a la ACTH liberada por la hipófisis. Como muestra la **Figura 47.14a,** cuando se inyectó ACTH a voluntarios, los niveles sanguíneos de cortisol se elevaron. Por tanto, la ACTH es una hormona reguladora.

No mucho tiempo después de que se aislara la ACTH, dos laboratorios independientes demostraron simultáneamente que se libera en respuesta a una molécula producida por el hipotálamo. En un principio, los investigadores llamaron a esta hormona factor de liberación de corticotropina o CRF. Después de años de esfuerzos, un equipo diferente de investigadores consiguió finalmente aislar el CRF. Se trata de un péptido de tan solo 41 aminoácidos, que ha sido rebautizado con el nombre de **hormona liberadora de corticotropina (CRH).** Cuando el hipotálamo libera la CRH, estimula a las células de la hipófisis anterior para que secreten ACTH en la sangre.

¿Por qué se regula la secreción de glucocorticoides con dos hormonas, la CRH y la ACTH? La clave para responder a esta pregunta está en reconocer que los propios glucocorticoides pueden inhibir la producción de ACTH por la hipófisis. Como muestran los gráficos de la **Figura 47.14b,** cuando se inyecta cortisol a voluntarios, sus niveles de ACTH en sangre experimentan una acusada caída. El cortisol inhibe también la liberación de CRH por el hipotálamo. Por tanto, si los glucocorticoides alcanzan niveles demasiado altos, los niveles de ACTH se reducen. El resultado es una retroalimentación negativa: la producción de glucocorticoides disminuye y la concentración en sangre vuelve a la normalidad. Pero si el nivel de glucocorticoides baja demasiado, la concentración de ACTH aumenta y se produce un incremento compensatorio en la producción de glucocorticoides.

La **Figura 47.14c** resume la relación existente entre la CRH, la ACTH y el glucocorticoide cortisol. La importancia de la retroalimentación negativa en sus interacciones puede apreciarse mejor si se observa lo que sucede cuando falla. Ciertos tumores hipofisarios disminuyen la capacidad del cortisol para inhibir la producción de ACTH. Esto da lugar a una patología conocida como **enfermedad de Cushing,** que se caracteriza por la presencia de niveles persistentemente elevados de ACTH y cortisol en sangre. En esencia, la enfermedad de Cushing consiste en una respuesta desinhibida al estrés, que produce un agotamiento progresivo de las reservas proteicas del organismo. En ausencia de tratamiento, es mortal.

Si la retrorregulación existente entre el cortisol y la ACTH estabiliza los niveles sanguíneos de cortisol, ¿qué función tiene la CRH? En esencia, la CRH cambia la capacidad del cortisol para inhibir la producción de ACTH por la hipófisis. El aumento de la producción de CRH por el hipotálamo es equivalente a elevar el límite de temperatura de un termostato; hace más calor. En circunstancias habituales, la producción de CRH por el hipotálamo varía a lo largo del día, alcanzándose el nivel más alto a primeras horas de la mañana. Como muestra la **Figura 47.15,** esto da lugar al correspondiente ciclo en la producción de ACTH y en la concentración de cortisol en sangre. El pico en la concentración de cortisol en sangre que se produce por la mañana coincide normalmente con el despertar y el inicio de las actividades del día, reservando la glucosa para ser utilizada por el cerebro. Los desagradables síntomas del *jet lag* se deben a que el ciclo diario de cortisol no está sincronizado con la hora local durante un periodo de varios días después de tu llegada a una nueva zona horaria.

Basándose en esta observación, tiene sentido describir el inicio de la respuesta al estrés prolongado como un aumento sostenido de la producción de CRH cuando los estímulos que producen dolor o ansiedad se procesan en el cerebro. El aumento de la producción de CRH hace que la concentración en sangre de ACTH y cortisol permanezca más elevada a lo largo del día de lo que lo está en ausencia de estrés (véase Figura 47.15).

El eje hipotálamo-hipofisario: una visión general Seis décadas de investigación han revelado que la relación CRH-

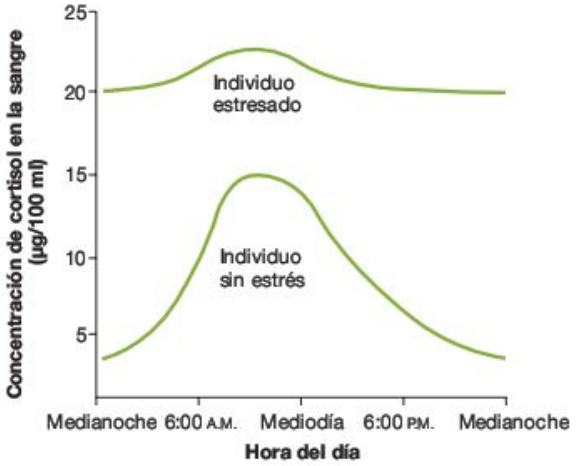


FIGURA 47.15 La concentración sanguínea de cortisol sigue un ciclo diario. Los niveles sanguíneos de cortisol son normalmente más elevados a primera hora de la mañana y disminuyen a última hora de la tarde noche. En circunstancias de estrés, los niveles sanguíneos de cortisol permanecen elevados todo el día.

ACTH-glucocorticoides es solo un ejemplo de una variedad de sistemas hormonales basados en la interacción del hipotálamo, la hipófisis y las glándulas o células diana. Como ilustra la **Figura 47.16,** el **eje hipotálamo-hipofisiario** incluye de hecho dos sistemas anatómicos distintos. La hipófisis anterior se desarrolla a partir de las células que recubren la boca y la garganta del embrión, mientras que la hipófisis posterior es una extensión del encéfalo.

Las secciones posterior y anterior de la hipófisis reciben la influencia de diferentes poblaciones de neuronas del hipotálamo. Estas poblaciones de neuronas hipotalámicas se llaman **células neurosecretoras,** porque son neuronas que sintetizan y liberan hormonas. La liberación de hormonas por las células del hipotálamo está controlada por regiones del cerebro responsables de la integración de la información procedente del ambiente externo o interno. Por ejemplo, la información sobre la cercanía de un examen importante o una competición deportiva puede desencadenar potenciales de acción que conduzcan a la liberación de CRH por las células neurosecretoras del hipotálamo.

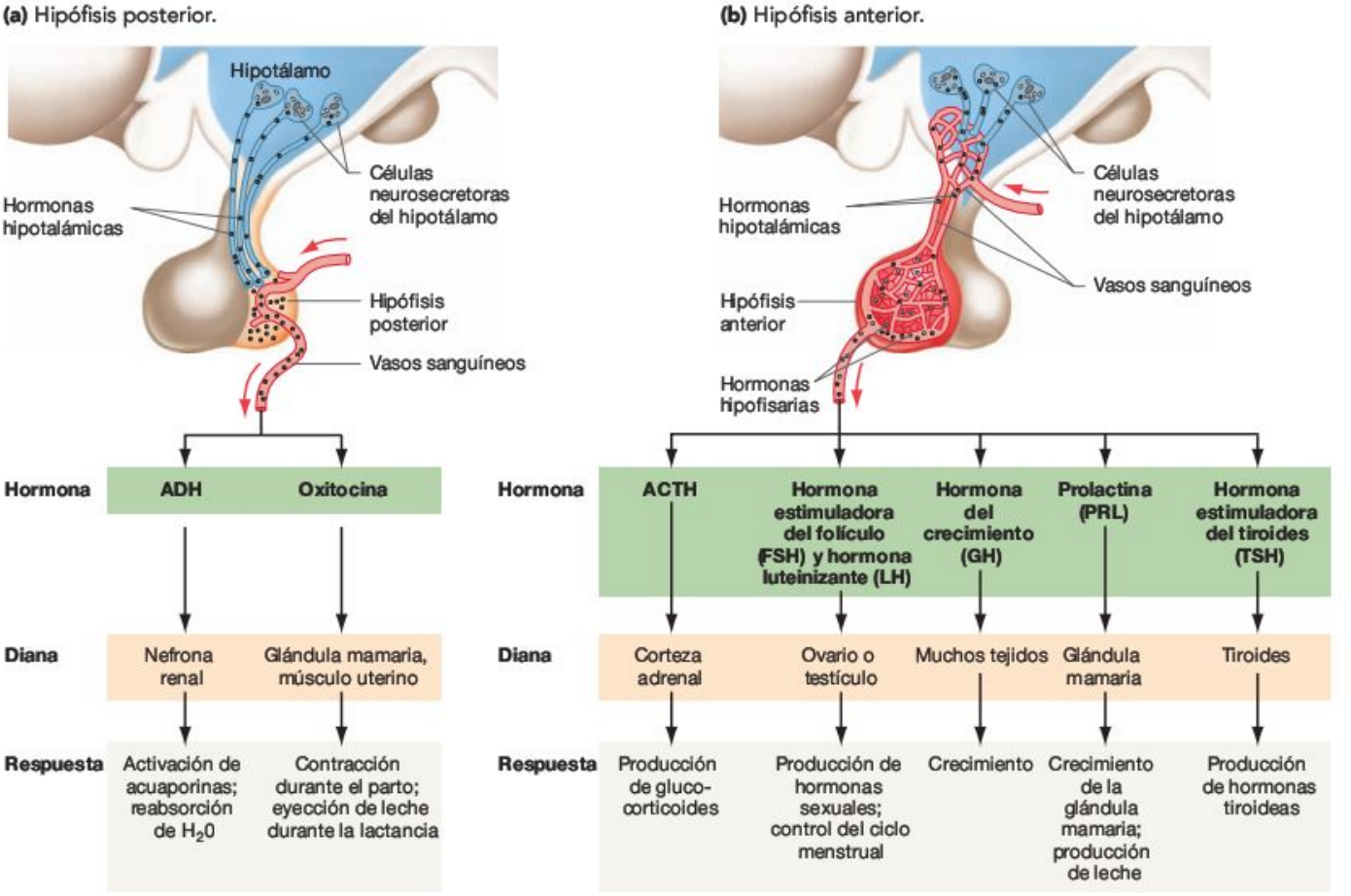


FIGURA 47.16 El hipotálamo y la hipófisis mantienen una estrecha interacción. (a) Desde el punto de vista anatómico y del desarrollo, la hipófisis posterior es una extensión del hipotálamo. Las células neurosecretoras del hipotálamo se extienden directamente dentro de la hipófisis posterior y secretan ADH (vasopresina) y oxitocina. **(b)** El hipotálamo y la hipófisis anterior se comunican de forma indirecta por medio de vasos sanguíneos. Las hormonas producidas por las células neurosecretoras del hipotálamo viajan por la sangre a la hipófisis anterior, donde controlan la liberación de hormonas hipofisarias.

PREGUNTA ¿Cuáles de estas hormonas actúan a través de la ruta neuroendocrina? ¿Cuáles actúan a través de la ruta neuroendocrina-endocrina?

Es importante advertir que la hipófisis anterior y la hipófisis posterior funcionan de forma diferente. Como indica la Figura 47.16a, la porción posterior de la hipófisis es de hecho una extensión del propio hipotálamo. Las células neurosecretoras que se proyectan desde el hipotálamo producen la ADH y la oxitocina, que se almacenan después en la hipófisis posterior.

Desde aquí, la ADH y la oxitocina se liberan en la circulación. Este es un ejemplo de la ruta neuroendocrina de acción hormonal. Recuerda que la ADH ayuda a la reabsorción de agua por el riñón. La oxitocina ayuda a inducir el parto y a la producción de leche en las hembras.

Sin embargo, las células neurosecretoras del hipotálamo no se proyectan dentro de la porción anterior de la hipófisis. Como ilustra la Figura 47.16b, el hipotálamo y la hipófisis anterior se conectan indirectamente por vasos sanguíneos. ¿Qué ocurre cuando las células neurosecretoras del hipotálamo secretan hormonas dentro de estos vasos sanguíneos? En respuesta a la llegada de hormonas liberadoras estimulantes desde el hipotálamo, incluida la CRH y otras que aparecen en la Figura 47.3, la hipófisis anterior secreta hormonas que entran en la circulación y actúan sobre tejidos o glándulas diana. Este es un ejemplo de la ruta neuroendocrina-endocrina de acción hormonal.

Entre las hormonas de la hipófisis anterior se encuentran la ACTH; la **hormona estimuladora del folículo (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH),** que están implicadas en la producción de hormonas sexuales y que regulan el ciclo menstrual; la GH; la **prolactina,** que estimula el crecimiento de la glándula mamaria y la producción de leche; y la **hormona estimulante del tiroides (TSH),** que desencadena la producción de hormonas tiroideas. Las hormonas inhibidoras hipotalámicas, por el contrario, interrumpen la secreción de determinadas hormonas hipofisarias.

Entre estas hormonas hipofisarias se encuentran la somatostatina (también producida por el páncreas), que inhibe la producción de GH, y la **dopamina,** también llamada hormona inhibidora de la prolactina (PIH), que limita la producción de prolactina.

En varios casos, la producción de una hormona hipofisaria está controlada por dos hormonas hipotalámicas, una estimuladora y una inhibidora. El hecho de que muchas de las hormonas producidas por la hipófisis anterior estimulen la producción de otras hormonas justificó la designación de esta estructura como la glándula maestra.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Endocrine System Anatomy

Resumiendo, las interacciones entre el hipotálamo y la hipófisis aportan un mecanismo clave para el control de la acción hormonal por el CNS. El eje hipotálamo-hipofisario consiste en dos sistemas anatómica y funcionalmente distintos. La hipófisis posterior se utiliza para el almacenamiento y liberación de hormonas producidas por las células neurosecretoras del hipotálamo; la hipófisis anterior se utiliza para la producción y liberación de hormonas bajo el control de las hormonas hipotalámicas.

Control de la adrenalina por los nervios simpáticos

Cuando los biólogos analizan la interacción entre el sistema nervioso y el sistema endocrino para controlar la liberación de la adrenalina, la distinción entre ambos sistemas comienza a difuminarse. La Sección 47.2 introdujo la función hormonal de la adrenalina. Durante la respuesta de lucha o huida, los nervios simpáticos desencadenan la liberación de adrenalina en la circulación desde la médula suprarrenal. Pero además, algunos nervios simpáticos liberan la hormona relacionada, **noradrenalina,** directamente en las células diana. En efecto, el sistema nervioso libera un mensajero químico directamente en determinadas células mientras que el sistema endocrino envía un mensajero similar secretándolo en la circulación sanguínea. La adrenalina y la noradrenalina, que se distinguen solo por la presencia de un grupo metilo adicional en la adrenalina, pertenecen a la familia de moléculas llamadas **catecolaminas.**

Las catecolaminas funcionan como neurotransmisores y como hormonas. Sin embargo, la íntima similitud funcional existente entre las hormonas y los neurotransmisores no termina aquí. En algunos casos, el modo de acción de hormonas y neurotransmisores es similar. Para entender esta idea, recuérdese del Capítulo 45 que los neurotransmisores ejercen dos tipos principales de efectos sobre las células diana. Todos los neurotransmisores desencadenan un potencial post sináptico, que puede aumentar más o menos la probabilidad de que la neurona post sináptica libere un potencial de acción. Asimismo, determinados neurotransmisores pueden iniciar cambios en la expresión génica de las neuronas. En el Capítulo 45, se ilustró el efecto de los neurotransmisores sobre la transcripción revisando los experimentos realizados con la liebre de mar *Aplysia*. La aplicación repetida de la serotonina llevaba a la activación génica y a cambios en el comportamiento de la sinapsis. Alterando la sinapsis de esta manera, los neurotransmisores desempeñan un papel central en el aprendizaje y la memoria. De modo similar, muchas hormonas ejercen sus efectos mediante la activación de determinados genes en las células diana. El estudio de la activación génica en respuesta a los neurotransmisores y a las hormonas es actualmente objeto de una intensa investigación en laboratorios de todo el mundo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las concentraciones de las hormonas están reguladas de manera precisa.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar un esquema de las interacciones entre el hipotálamo y la hipófisis durante la respuesta al estrés prolongado.
2) Explicar cómo ocurre la retroalimentación negativa en la producción de ACTH.
3) Explicar cómo interaccionan el sistema nervioso y el sistema endocrino durante la respuesta inmediata al estrés.

47.4 ¿Cómo actúan las hormonas sobre las células diana?

La clave para entender cómo actúan las hormonas sobre las células diana está en considerar que algunas hormonas animales son liposolubles y atraviesan la membrana plasmática fácilmente mientras que otras no (véase Figura 47.4). Más específicamente, las hormonas esteroides son pequeños lípidos que entran en las células sin dificultad. Pero las hormonas peptídicas y polipeptídicas y la mayoría de las derivadas de aminoácidos no atraviesan la membrana plasmática con facilidad, debido a su gran tamaño y carga eléctrica.

Las diferencias en liposolubilidad de las hormonas son importantes porque determinan dónde recibe la célula diana el mensaje químico. Los esteroides actúan con frecuencia dentro de la célula, mientras que la mayoría de los derivados de aminoácidos y todos los polipéptidos actúan en la superficie celular. Con el fin de explorar estas dos rutas de acción hormonal diferentes, vamos a considerar cómo afectan el estrógeno y la adrenalina a las células diana. Tratándose de una hormona esteroide y una no esteroide, sirven como sistemas modelo de la acción hormonal.

Hormonas esteroides y receptores intracelulares

Los estrógenos son esteroides que dirigen el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios femeninos en muchas especies animales. En seres humanos y otros mamíferos, el estrógeno más importante es la molécula de estradiol (formalmente, 17 β-estradiol). Debido a su importancia en la reproducción humana y de animales domésticos, el modo de acción del estradiol se ha convertido en objeto de intensa investigación durante más de 50 años. ¿Cómo reciben las células diana la señal transportada por el estradiol?

Identificación del receptor de estrógenos En 1964 se dio un paso clave en la investigación de cómo afectan las hormonas a las células diana, cuando los biólogos consiguieron aislar el receptor del estradiol en ratas de laboratorio. Como indica la **Figura 47.17,** los investigadores comenzaron marcando estradiol purificado con un isótopo radiactivo e inyectando una pequeña cantidad en cinco ratas hembra adultas. Veinte minutos después, los biólogos extirparon el útero de cada rata y homogeneizaron el tejido. El útero, un saco muscular donde tiene lugar el desarrollo embrionario, es uno de los órganos que cambia en respuesta a variaciones en las cantidades de estradiol secretadas por el ovario.

Después de centrifugar, se separó la fracción soluble de las células homogeneizadas y el *pellet,* colocando la primera en otro tubo de centrífuga que contenía un gradiente de sacarosa. Como se explicó en el Capítulo 7, la centrifugación en gradiente de densidad de sacarosa permite a los investigadores separar las moléculas por densidad. Cuando finalizó la centrifugación, los biólogos encontraron que la radiactividad se concentraba en una estrecha banda del tubo. La banda contenía estradiol radiactivo unido al receptor de estradiol. Cuando los investigadores purificaron la molécula del receptor, encontraron que podía destruirse fácilmente mediante tratamiento con proteasas. Como resultado, dedujeron que el receptor de estradiol era una proteína.

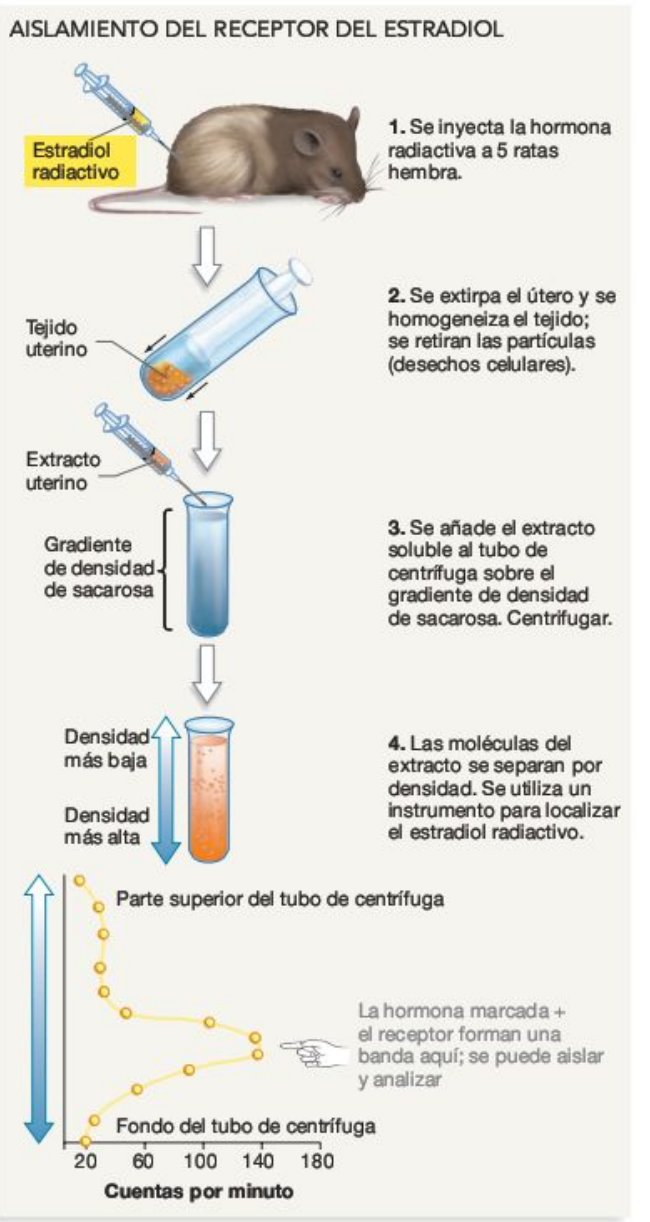


FIGURA 47.17 Descubrimiento del receptor del estradiol. Si el estradiol radiactivo se une a su receptor en el útero, el complejo hormona-receptor debería formar una banda aislada de radiactividad cuando se separan las moléculas de las células uterinas mediante centrifugación.

En experimentos posteriores se estableció que el receptor del estradiol está localizado en el núcleo pero no se asocia con su membrana. Asimismo, el receptor se encuentra solo en los tejidos diana del estradiol, como el útero, el hipotálamo y la glándula mamaria. Este hallazgo aclaraba cómo actúan las hormonas sobre tejidos específicos. Este es un punto crucial: las hormonas circulan por todo el cuerpo transportadas por la sangre, pero actúan solo en las células que expresan el receptor apropiado. Las células diana responden a determinadas hormonas porque contienen un receptor para esa hormona.

Posteriormente, los biólogos descubrieron que el gen del receptor del estradiol es similar a los genes que codifican receptores de los glucocorticoides, la testosterona y otros esteroides. Este resultado sugirió que todos los receptores de hormonas esteroides están relacionados y descienden de una molécula ancestral y que la unión de cualquier hormona esteroide a su receptor puede afectar a la célula diana de una forma similar.

Los biólogos han encontrado la respuesta para algunas de las preguntas más básicas sobre la naturaleza y localización del receptor de estradiol. ¿Qué sucede después de que se forme el complejo hormona-receptor dentro del núcleo de una célula diana?

Estudio de los cambios en la expresión génica Durante las décadas de 1970 y 1980, los trabajos realizados en varios laboratorios sugirieron que, tras unirse a sus receptores, el estradiol y otras hormonas esteroides afectan a la transcripción génica. Por ejemplo, los investigadores pudieron inyectar estradiol y otras hormonas esteroides en animales de laboratorio y estudiar los cambios en el mRNA y las proteínas producidas por las células diana. Estos datos demostraron que las hormonas esteroides pueden causar cambios considerables en la cantidad o en la distribución temporal de la producción de mRNA de un gran número de genes.

Se consiguió un importante dato sobre el mecanismo molecular de la acción hormonal cuando los investigadores encontraron una región característica de unión al DNA en el **receptor de hormonas esteroides.** La región contiene el dominio de unión al DNA llamado dedo de cinc. Trabajos posteriores demostraron que los dedos de cinc se encuentran en todas las proteínas de la familia de receptores de las hormonas esteroides. Para entender por qué esta observación es significativa, recuerda del Capítulo 18 que los dominios de unión al DNA son regiones de las proteínas que entran en contacto físico con el DNA. La presencia de un dedo de cinc en el receptor de estradiol indica que, una vez que el estradiol se une a él, puede afectar a la expresión génica uniéndose directamente al DNA.

En trabajos adicionales se confirmó que los complejos hormona esteroide-receptor se unen a sitios específicos del DNA, que recibieron el nombre de **elementos de respuesta a hormonas.** Los elementos de respuesta a hormonas están localizados en posición 5' *(upstream)* respecto al inicio del gen diana. La expresión génica cambia cuando una proteína reguladora, como el complejo hormona esteroide-receptor, se une al elemento de respuesta a hormonas del gen en cuestión.

El modelo representado en la **Figura 47.18** resume la teoría actual sobre cómo afectan las hormonas esteroides a las células diana. Cuando el estradiol, o cualquier otra hormona esteroide, entra en una célula diana, la hormona se une a su receptor (pasos 1 y 2 de la figura). La unión causa un cambio conformacional en el receptor. En respuesta a ello, el complejo hormona-receptor se une al DNA junto con otras proteínas necesarias para iniciar la transcripción (paso 3), comenzando la expresión de genes específicos. Debido a que cada complejo hormona-receptor conduce a la producción de muchas copias del producto génico, la señal de la hormona se amplifica (pasos 4 y 5). De esta forma, un pequeño número de moléculas de hormona produce un gran cambio en la actividad de las células y tejidos diana.

Actualmente, la investigación de la acción hormonal esteroide se centra en (1) los detalles de cómo el complejo hormona-proteína receptora interacciona con las otras proteínas necesarias para iniciar la transcripción génica, y (2) cómo se altera en el tiempo y en magnitud la expresión de los genes diana como consecuencia de las interacciones entre el com-

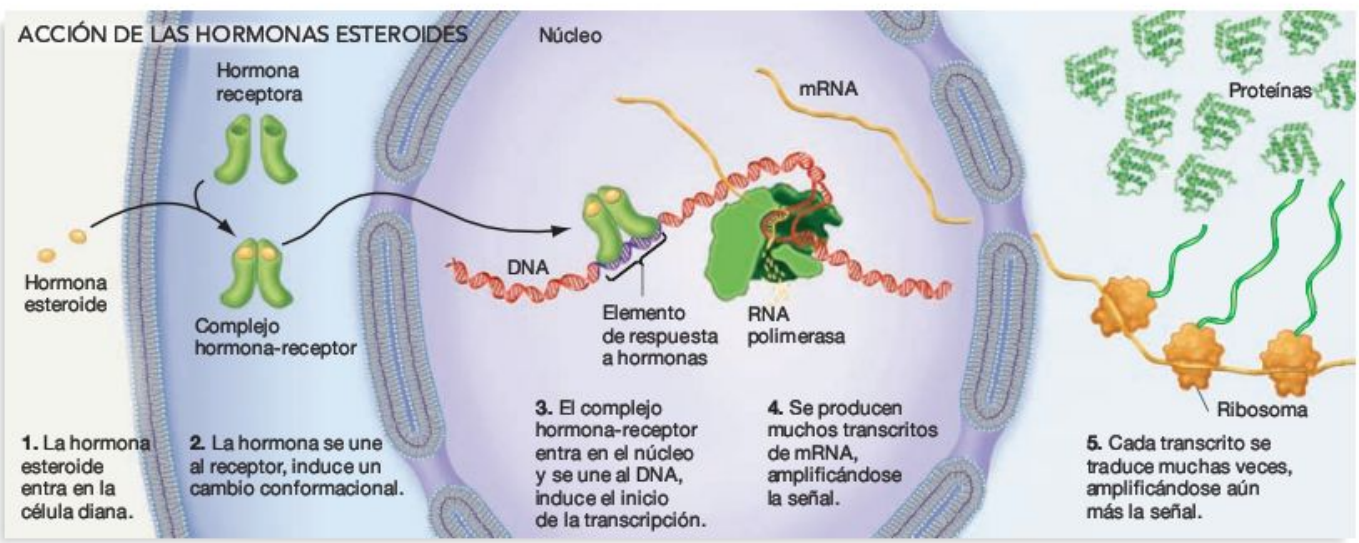


FIGURA 47.18 Las hormonas esteroidea se unen a los receptores dentro de las células y cambian la expresión génica.

EJERCICIO El tamoxifeno es un fármaco que bloquea los receptores del estrógeno en las células de tejido mamario. (El estrógeno estimula el crecimiento de las células mamarias, por lo que con frecuencia se prescribe tamoxifeno como tratamiento del cáncer de mama). Añade símbolos y marcas a este esquema ilustrando el mecanismo de acción del tamoxifeno y sus consecuencias.

plejo hormona-receptor y otras proteínas reguladoras. Los investigadores están estudiando también el descubrimiento relativamente reciente de que al menos algunos mamíferos, incluidos los seres humanos, tienen dos receptores distintos para el estradiol. Conforme continúan los experimentos, será interesante ver si estos dos receptores desencadenan o no diferentes respuestas a la misma hormona.

Hormonas que se unen a los receptores en la superficie celular

La adrenalina, la noradrenalina y las hormonas polipeptídicas no son liposolubles. Para que estas moléculas afecten a una célula, tienen que unirse a receptores en su superficie. El mensajero nunca entra en la célula diana, por lo que es necesario transducir su mensaje, cambiándolo a una forma que actúe dentro de la célula. Recuérdese del Capítulo 8 que este fenómeno se conoce como **transducción de señal.**

Con el fin de explorar cómo se produce la transducción de la señal, examinemos primero la naturaleza de los receptores hormonales que residen en la membrana plasmática. Después podremos explorar la investigación de las moléculas responsables de procesar el mensaje dentro de la célula. En ambos casos, utilizaremos la adrenalina como sistema modelo.

Identificación del receptor de la adrenalina En 1948 un biólogo publicó los resultados de un exhaustivo conjunto de estudios sobre la actividad de la adrenalina en perros, gatos, ratas y conejos. Se observaron dos tipos de respuesta distintos dependiendo del tejido que se considerara. Para explicar esta observación, el investigador propuso que la adrenalina se puede unir a dos receptores distintos. Llamó a estas proteínas hipotéticas el receptor alfa y el receptor beta.

Los trabajos posteriores con moléculas que bloquean los receptores de adrenalina confirmaron esta hipótesis. De hecho, los experimentos demostraron que hay dos tipos de receptor alfa y dos tipos de receptor beta. En resumen, existen cuatro receptores distintos de la adrenalina. Cada tipo de receptor se encuentra en un tipo de tejido diferente, induciendo cada uno una respuesta celular distinta.

El descubrimiento de cuatro receptores de la adrenalina refuerza el concepto de la especificidad de tejido observada en los experimentos con el receptor del estradiol. Las hormonas se transmiten por todo el cuerpo, de forma similar a una señal de radio o televisión que se envía por el aire. Sin embargo, su mensaje se recibe solo en células con receptores apropiados; al igual que la señal de radio o televisión se recibe solo con la antena apropiada. En el caso de la adrenalina, hay cuatro receptores distintos en lugar de solo uno. Como resultado, la misma hormona puede desencadenar diferentes efectos en células diferentes. ¿Qué sucede después de que la adrenalina se une a uno de estos receptores?

La transducción de la señal y el papel de los segundos mensajeros La transducción de la señal ocurre cuando un mensaje químico genera una respuesta dentro de la célula, actuando sobre su superficie. En efecto, los receptores «leen» el mensaje que transporta una hormona y, por medio de una secuencia de acontecimientos, inician una respuesta apropiada en la célula diana. La transducción de señal es actualmente un área de investigación excepcionalmente activa, y el estudio de la adrenalina ha producido datos fundamentales sobre cómo funciona el procesamiento a nivel molecular.

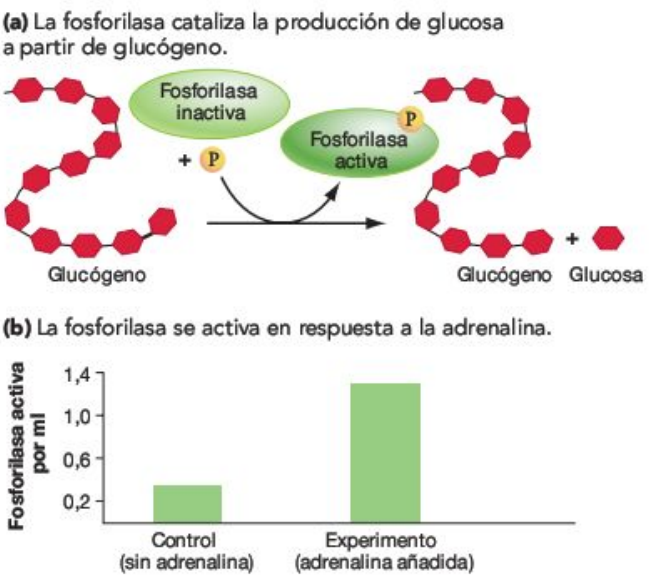


FIGURA 47.19 La adrenalina activa la enzima que cataliza la formación de glucosa a partir del glucógeno. (a) La fosforilasa se activa cuando una enzima le añade un grupo fosfato. **(b)** Cuando se añade adrenalina a extractos de tejido hepático libres de células, la cantidad de fosforilasa activada aumenta radicalmente.

Recuérdese de la Sección 47.2 que uno de los principales efectos de la adrenalina es aumentar los niveles de glucosa en la sangre. Para entender cómo sucede esto, los biólogos estudiaron la fosforilasa. La **fosforilasa** es una enzima descubierta a mediados de la década de 1940 por biólogos que estudiaban la obtención de moléculas de glucosa a partir del glucógeno. Como muestra la **Figura 47.19a,** la fosforilasa cataliza esta reacción. Los investigadores encontraron que la fosforilasa existe en forma activa e inactiva, y que la enzima cambia de un estado a otro cuando otra enzima la fosforila o desfosforila. La fosforilasa fue la primera de muchas enzimas que demostró ser activada por la adición de un grupo fosfato.

En un laboratorio diferente, los investigadores continuaron estudiando estos resultados y explorando si la fosforilasa se activaba en respuesta a la adrenalina. Durante la respuesta de lucha o huida, la fuente principal de la glucosa que entra en la circulación es el glucógeno almacenado en el hígado. ¿Estimula la adrenalina la producción de glucosa activando la fosforilasa de las células hepáticas donde se almacena el glucógeno?

Para responder a esta pregunta, el grupo de investigación diseñó técnicas para homogeneizar las células hepáticas y para estudiar la producción de glucosa a partir del glucógeno *in vitro:* fuera de las células. Como muestra la **Figura 47.19b,** este grupo encontró que cuando añadían adrenalina al sistema libre de células, se activaban grandes cantidades de fosforilasa. Esta observación sugería que había algo en las células homogeneizadas que activaba la fosforilasa en respuesta a la presencia de adrenalina. Mediante la purificación de los componentes de las células homogeneizadas y su análisis en el sistema libre de células, los investigadores terminaron encon-

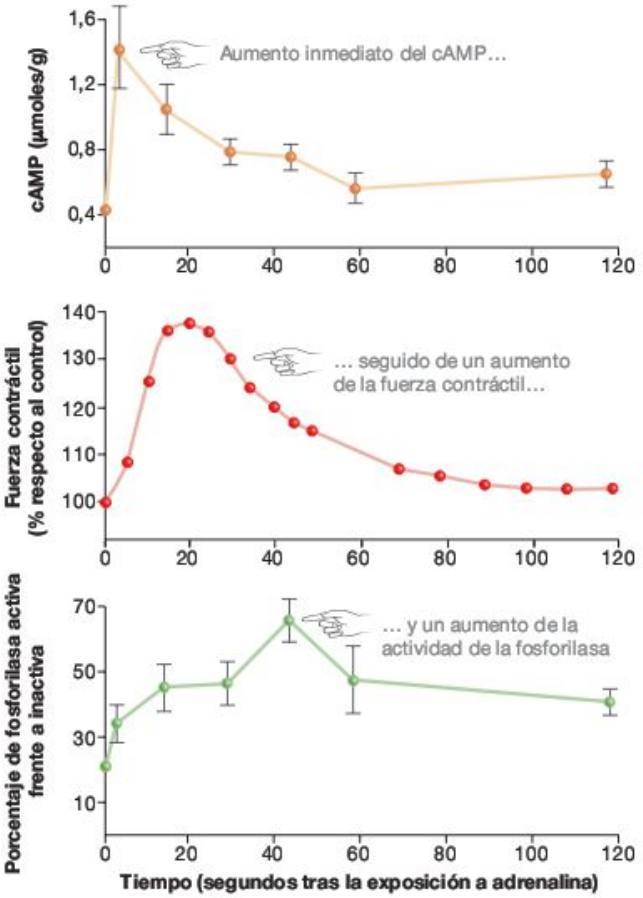


FIGURA 47.20 La química y la actividad de las células del músculo cardiaco cambian en respuesta a la adrenalina. Cuando se añade adrenalina a las células del músculo cardiaco, se produce un rápido e intenso aumento de la concentración intracelular de cAMP. Poco después, la fuerza contráctil de las fibras musculares experimenta un acusado aumento; algo más tarde, la actividad de la fosforilasa aumenta significativamente.

EJERCICIO Dibuja una línea en el gráfico superior que muestre cuál sería la concentración de cAMP esperada si no desempeñara ningún papel en la activación de la fosforilasa.

trando el ingrediente que activaba a la fosforilasa. Se trataba de una molécula llamada monofosfato cíclico de adenosina, o **AMP cíclico (cAMP).**

La función del cAMP en la transducción de la señal se confirmó cuando los investigadores estudiaron los efectos de la adrenalina sobre la actividad del músculo cardiaco de la rata. Durante la respuesta de lucha o huida, el ritmo cardiaco y la fuerza contráctil del corazón aumentan radicalmente, incrementando el gasto cardiaco. El gasto cardiaco es una medida de la eficacia de bombeo del corazón. Como muestran los gráficos de la **Figura 47.20,** poco después del tratamiento de las células de músculo cardiaco con adrenalina (tiempo 0), se produce un llamativo aumento de los niveles de cAMP intracelulares. Los investigadores confirmaron que la fuerza contráctil de las células del músculo cardiaco aumentaba paralelamente a la actividad de la fosforilasa en estas células.

Con el fin de reflejar la importancia del cAMP en el inicio de estos efectos, los biólogos se refirieron a él como un segundo mensajero. Recuérdese del Capítulo 8 que un **segundo mensajero** es una molécula de señalización no proteica que aumenta en concentración dentro de la célula en respuesta a una señal recibida, una molécula que se une a la superficie. ¿Qué hace el cAMP? Trabajos posteriores han demostrado que el cAMP se une a una enzima llamada proteína cinasa A dependiente de cAMP. Esta enzima responde fosforilando la fosforilasa cinasa, que entonces fosforila la fosforilasa. La síntesis de cAMP a partir de ATP en una reacción catalizada por la enzima adenilil ciclasa activa esta cadena de acontecimientos, llamada cascada de transducción de señal. La adenilil ciclasa se activa por una proteína G (véase Capítulo 8), que a su vez se activa cuando la adrenalina se une a su receptor.

Con el fin de integrar todos estos detalles y reacciones, los investigadores propusieron el modelo de acción de la adrenalina representado en la **Figura 47.21.** Para el estudio de este modelo, resulta crucial comprender dos puntos: primero, el segundo mensajero cAMP transmite la señal desde la superficie celular a la cascada de señalización. Segundo, los otros acontecimientos de la secuencia amplifican esta señal. Para entender este último punto, debe considerarse que se ha estimado que la adenilil ciclasa cataliza la formación de al menos

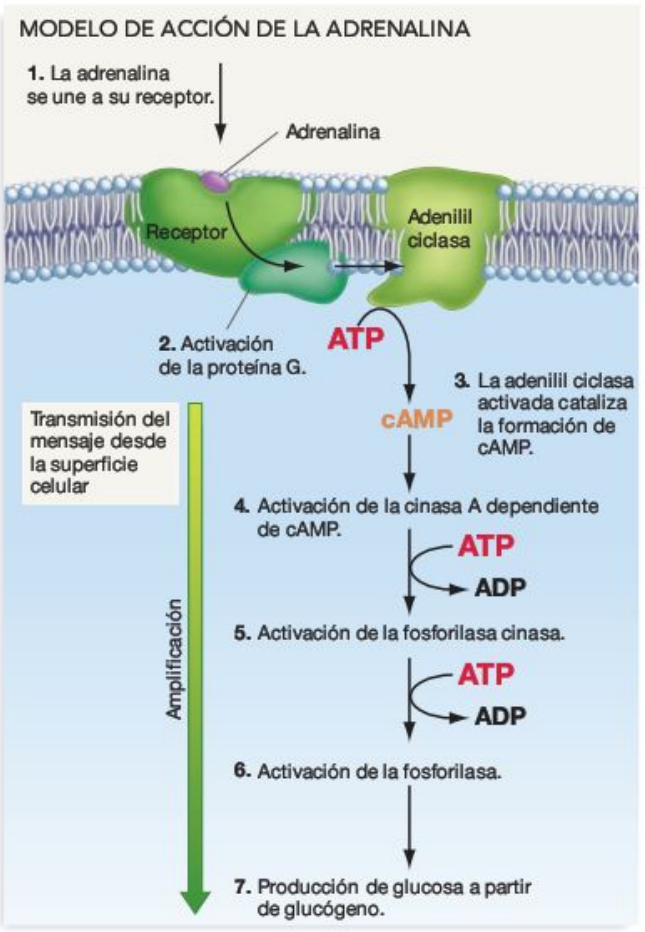


FIGURA 47.21 La adrenalina desencadena una cascada de transducción de señal.

EJERCICIO Utilizando la información contenida en el texto, escribe la amplificación aproximada que se produce desde el paso 3 hasta el 7.

100 moléculas de cAMP en respuesta al estímulo producido por el complejo hormona-receptor. A su vez, cada una de estas moléculas de cAMP activa muchas moléculas de proteína cinasa A dependiente de cAMP. Consiguientemente, cada molécula de proteína cinasa activa muchas moléculas de fosforilasa cinasa, y así sucesivamente. De esta forma, la unión de solo una molécula de adrenalina puede desencadenar la liberación de millones o incluso miles de millones de moléculas de glucosa. La amplificación a través de una cascada de transducción de señal explica por qué pequeñas cantidades de hormonas pueden tener efectos tan grandes en un individuo.

El modelo de la Figura 47.21 se inspiró en experimentos con el receptor de la adrenalina llamado receptor beta-1. Pero otros grupos demostraron que cuando la adrenalina se une a un receptor alfa-1, se produce una cascada de transducción de señal completamente diferente. Tanto en este como en otros muchos sistemas de receptores, los iones calcio (Ca^{2+}) actúan como segundo mensajero en conjunción con una molécula llamada IP_3. El diacilglicerol (DAG) y el 3', 5' GMP cíclico (cGMP) son también segundos mensajeros habituales en los sistemas de respuesta hormonal.

Los investigadores están cada vez más impresionados con la diversidad y complejidad de las cascadas de transducción de señal. Por ejemplo, las células diana que tienen la misma proteína receptora pueden tener diferentes segundos mensajeros o sistemas enzimáticos. Como resultado, el mismo par hormona-receptor puede dar lugar a diferentes respuestas en diferentes células diana. Este matiz ayuda a explicar una de las observaciones más fundamentales que se han hecho sobre las hormonas: que el mismo mensajero químico puede desencadenar diferentes respuestas en células de diferentes órganos o en células en diferentes estadios de desarrollo. La razón es que las células contienen diferentes receptores, segundos mensajeros, proteínas cinasas y pasos de amplificación.

A pesar de su gran diversidad, los receptores y las cascadas de transducción de señal sobre los que actúan las hormonas polipeptídicas y derivadas de aminoácidos conducen a una respuesta común: la activación de una proteína o un conjunto de proteínas específicas, normalmente mediante fosforilación. En contraste, las hormonas esteroides suelen ejercer su efecto mediante cambios en la expresión génica. Las hormonas esteroides activan factores de transcripción que conducen a la producción de nuevas proteínas; las hormonas no esteroides desencadenan cascadas de transducción de señal que activan proteínas ya existentes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las hormonas actúan sobre las células diana uniéndose a receptores.
- La respuesta a una hormona es específica de tejido porque solo ciertas células contienen los receptores de determinadas hormonas.
- Tras su formación, los complejos hormona-receptor pueden unirse al DNA para inducir cambios en la expresión génica o bien activar la producción de segundos mensajeros y cascadas de transducción de señal que dan lugar a la fosforilación de proteínas ya existentes.

Deberías ser capaz de...

1) Dibujar esquemas que resuman ambas secuencias de acontecimientos.
2) Predecir cómo responderán esos sistemas a un cambio en la secuencia de DNA del elemento de respuesta a hormonas o en la enzima responsable de la producción del segundo mensajero.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Hormone Actions on Target Cells

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los animales utilizan al menos seis tipos principales de señales químicas. Las hormonas son señales químicas que están presentes en pequeñas concentraciones y viajan por todo el organismo para afectar a las células diana.

Las hormonas son mensajeros químicos que se liberan por las neuronas o las células del sistema endocrino, circulan por la sangre u otros fluidos corporales y desencadenan una respuesta en células diana distantes que contienen un receptor apropiado. Las hormonas tienen diversas estructuras químicas. La mayoría de las hormonas animales son polipéptidos, derivados de aminoácidos o esteroides. Aunque se producen en pequeñas concentraciones, las hormonas ejercen grandes efectos porque activan la expresión génica o porque su mensaje se amplifica a través de una cascada de transducción de señal.

Deberías ser capaz de explicar la relación entre las señales eléctricas del sistema nervioso y las señales químicas de los sistemas nervioso y endocrino cuando se combinan para coordinar la respuesta del organismo a los cambios ambientales.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Endocrine System Anatomy

La información de las señales hormonales ayuda a los animales a responder a los cambios ambientales, a desarrollarse durante la etapa embrionaria, a completar la maduración sexual y a mantener la homeostasis.

Junto con el sistema nervioso, las hormonas coordinan las actividades de diversas células y tejidos. Una sola hormona puede afectar a una amplia serie de células y tejidos e inducir una variedad de respuestas.

La adrenalina y el cortisol son ejemplos de hormonas que ayudan a los individuos a hacer frente a los cambios ambientales.

Estas hormonas activan las respuestas a corto y largo plazo al estrés, desencadenan la respuesta de lucha o huida o inducen cambios que conservan la glucosa para que sea utilizada por el cerebro.

El estradiol es un ejemplo de hormona que regula el desarrollo y la maduración sexual. El estradiol estimula la formación de los caracteres sexuales femeninos en el embrión humano y la maduración de estos tejidos en la adolescencia.

Las hormonas participan en una amplia variedad de interacciones homeostáticas. Por ejemplo, las hormonas están implicadas en dirigir las células que modifican las concentraciones de glucosa, Na^+, Ca^{2+}, O_2, agua y otras moléculas en la sangre y el líquido intersticial. La homeostasis de los depósitos de triglicéridos está también sujeta al control endocrino.

Deberías ser capaz de explicar por qué las señales eléctricas del sistema nervioso no son las responsables principales de la regulación de la respuesta a los cambios ambientales, el desarrollo embrionario y sexual y la homeostasis.

La producción de una hormona está estrechamente regulada por el sistema nervioso y por otras hormonas.

En muchos casos, los mensajeros químicos de la hipófisis anterior regulan la liberación de las hormonas. La hipófisis está localizada cerca de la base del encéfalo en los seres humanos y otros mamíferos. Las hormonas liberadas en la región hipotalámica del encéfalo regulan las células secretoras de hormonas de la hipófisis anterior. Por ejemplo, el cerebro responde al estrés mantenido liberando la hormona hipotalámica CRH. La CRH activa la liberación de ACTH por la hipófisis, la cual estimula la producción de cortisol por las células de la corteza suprarrenal. Debido a que el cortisol inhibe la producción de ACTH y CRH, esta cadena de acontecimientos se regula por retroinhibición.

Deberías ser capaz de predecir las consecuencias de un fallo en la retroalimentación negativa producido después de la liberación de CRH.

Algunas hormonas se unen a los receptores dentro de las células diana y cambian la expresión génica. Otras hormonas se unen a los receptores en la superficie celular y producen cambios en la activación de proteínas.

Las hormonas animales tienen dos modos básicos de acción. Las hormonas esteroides son liposolubles, atraviesan fácilmente la membrana plasmática y con frecuencia se unen a receptores dentro de la célula. La mayoría de las hormonas polipeptídicas y derivadas de aminoácidos no son liposolubles y se unen a receptores localizados en las membranas de las células diana. En ambos casos, la respuesta a una hormona es específica de tejido porque solo determinadas células expresan determinados receptores.

La mayoría de las hormonas esteroides actúan induciendo un cambio en la expresión génica. Los receptores de las hormonas esteroides están estrechamente relacionados estructuralmente y tienen un dominio característico de unión al DNA. El complejo hormona-receptor se une a los elementos de respuesta a hormonas próximas al punto de inicio de uno o más genes. En respuesta a ello, se activa o reprime la transcripción de genes específicos.

Las hormonas polipeptídicas y derivadas de aminoácidos desencadenan una compleja secuencia de acontecimientos cuando se unen a un receptor en la membrana plasmática. Estas cascadas de transducción de señal inducen un cambio en la concentración de un segundo mensajero, como el cAMP, dentro de la célula diana. En muchos casos, el punto final del proceso es la activación de una proteína diana mediante fosforilación y un cambio radical en la actividad de la célula.

Deberías ser capaz de explicar si una célula puede o no puede responder a más de una hormona a la vez.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Hormone Actions on Target Cells

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. Tanto la adrenalina como el cortisol están implicados en la respuesta del organismo al estrés. ¿En qué se diferencian las dos moléculas?
   a. El cortisol es un derivado de aminoácidos; la adrenalina es un esteroide.
   b. El cortisol se une a receptores en la membrana plasmática de la célula diana; la adrenalina se une a receptores en el interior de la célula diana.
   c. La adrenalina media la respuesta a corto plazo; el cortisol media las respuestas a corto y largo plazo.
   d. El cortisol controla la liberación de adrenalina por las glándulas suprarrenales.
2. ¿En qué se diferencian las hormonas esteroides de las hormonas polipeptídicas y de la mayoría de las hormonas derivadas de aminoácidos?
   a. Los esteroides son liposolubles y atraviesan con facilidad la membrana plasmática.
   b. Las hormonas polipeptídicas y las derivadas de aminoácidos persisten más en la circulación y por tanto amplifican más las señales.
   c. Las hormonas polipeptídicas son las más complejas estructuralmente e inducen cambios permanentes en las células diana.
   d. Solo las hormonas polipeptídicas y las esteroides se unen a receptores en la membrana plasmática.
3. ¿Qué es la transducción de señal?
   a. La unión del complejo hormona esteroide-receptor al DNA.
   b. La liberación de una hormona por la hipófisis anterior en respuesta a una hormona hipotalámica.
   c. La liberación de una hormona por la hipófisis posterior en respuesta a potenciales de acción del hipotálamo.
   d. La producción de un segundo mensajero químico dentro de una célula en respuesta a la unión de una hormona en la superficie celular.
4. ¿Cuál de los siguientes procesos del desarrollo no está controlado por hormonas?
   a. El desarrollo inicial de gónadas masculinas y femeninas, poco después de la fecundación.
   b. El crecimiento general.
   c. Los ciclos de muda de insectos y otros animales invertebrados.
   d. La metamorfosis de los insectos y otros animales invertebrados.
5. ¿Qué es un elemento de respuesta a hormonas?
   a. Un receptor de una hormona esteroide.
   b. Un receptor de una hormona polipeptídica.
   c. Un segmento de DNA al que se une un complejo hormona-receptor.
   d. Una enzima que se activa en respuesta a la unión de una hormona y produce un segundo mensajero.

6. ¿Cuándo se produce retroinhibición en los sistemas hormonales?
   a. Cuando la presencia de una hormona inhibe su liberación.
   b. Cuando la presencia de una hormona estimula su liberación.
   c. Cuando un segundo mensajero desencadena la fosforilación de una proteína inhibidora.
   d. Cuando una hormona del hipotálamo inhibe la liberación de una hormona de la hipófisis anterior.

Respuestas: 1. c 2. a 3. d 4. a 5. c 6. a

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Compara y contrasta las funciones de las señales eléctricas y las señales químicas en los animales. ¿Cómo interaccionan el sistema nervioso y el sistema endocrino durante la respuesta de lucha o huida? ¿Qué papel desempeña el sistema nervioso durante el control hormonal de la homeostasis?
2. Compara y contrasta los modos de acción de las hormonas esteroides y no esteroides.
3. Con frecuencia, la hipófisis se designa como «glándula maestra». ¿Por qué?
4. ¿Por qué es importante la observación de que una hormona puede unirse a más de un tipo de receptor?
5. Las hormonas están presentes en pequeñas concentraciones, pero tienen grandes efectos sobre las células diana y sobre el individuo en general. ¿Cómo es esto posible?
6. Compara y contrasta las respuestas a corto y largo plazo al estrés en seres humanos. ¿Qué hormonas están implicadas? ¿Por qué resultan sus efectos lógicos en términos de maximizar la capacidad del individuo para sobrevivir a una situación potencialmente letal?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Supón que durante un estudio anatómico detallado de un invertebrado marino has encontrado una estructura pequeña previamente no descrita. ¿Cómo confirmarías la hipótesis de que la estructura es una glándula que libera una o más hormonas?
2. La cortisona es un glucocorticoide que inhibe la inflamación y otros aspectos de la curación de las heridas. La cortisona se ha utilizado para tratar a deportistas con lesiones articulares y personas con artritis. A corto plazo, la cortisona es extremadamente eficaz en la reducción de la hinchazón y el dolor. A más largo plazo, sin embargo, los médicos observaron que la administración repetida de grandes dosis tenía efectos secundarios perjudiciales. ¿Cuáles crees que son estos efectos? Explica tu razonamiento.
3. Eres un médico que supervisa la recuperación de un paciente tras la extirpación quirúrgica de la hipófisis posterior. Nombra una hormona que tendrás que administrar a este paciente artificialmente. ¿Qué síntoma(s) monitorizarás para valorar si la dosificación y distribución en el tiempo de tus inyecciones tienen el efecto deseado?
4. Supón que un investigador anuncia el descubrimiento de una hormona que afecta al metabolismo de las grasas en las ratas de laboratorio. Los datos preliminares indican que la hormona es un polipéptido de alrededor de 50 aminoácidos de longitud. ¿Cómo aislarías el receptor de esta hormona? Utilizando un cultivo *in vitro* de adipocitos, ¿cómo confirmarías la hipótesis de que la unión de la hormona causa un cambio en un segundo mensajero?

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Reproducción animal

48

El trasero rojo e hinchado de esta *Hamadryas baboon* hembra indica que está a punto de producir un óvulo y aceptará el cortejo y posible copulación con machos. Ella probablemente se aparee con varios machos antes de que el óvulo se fecunde. Este capítulo abordará un conjunto de cuestiones sobre la reproducción femenina, incluyendo cómo las hormonas controlan el ciclo reproductor femenino y las consecuencias del apareamiento múltiple.

CONCEPTOS CLAVE

- Los aparatos reproductores de los animales son muy diversos. Muchos animales pueden cambiar de reproducción asexual a sexual. Cuando se realiza la reproducción sexual, la fecundación puede ser interna o externa, y el desarrollo embrionario puede llevarse a cabo dentro o fuera del cuerpo de la madre, dependiendo de la especie.
- En los seres humanos, el aparato reproductor masculino está formado por estructuras para la producción y almacenamiento del esperma, la síntesis de moléculas importantes encontradas en el semen, o el transporte y transmisión del mismo. El aparato reproductor femenino está formado por estructuras para producir los óvulos, recibir el esperma y alimentar al embrión durante el desarrollo primario.
- En seres humanos, el ciclo menstrual está regulado por las hormonas de la glándula pituitaria y los órganos reproductores femeninos. Estas hormonas pueden interaccionar a través de una retroalimentación positiva o negativa. El embarazo está regulado por señales hormonales del embrión y los órganos reproductores maternos.

Todas las células, tejidos, órganos y sistemas introducidos en la Unidad 8 existen por una razón: permiten que los animales sobrevivan el tiempo suficiente y reúnan los recursos necesarios para reproducirse. La glándula rectal de los tiburones, las branquias de los peces, el axón gigante de los calamares, los sensores infrarrojos de la serpiente cascabel y las glándulas adrenales de los seres humanos son adaptaciones que ayudan a estos individuos a sobrevivir en entornos particulares, obtener energía y producir crías. Explicado de otra manera, la descendencia es la razón por la que se producen todas las adaptaciones. La reproducción es el objetivo inconsciente de todo lo que un animal hace.

La evolución por selección natural explica por qué los animales se reproducen: el objetivo de este capítulo es explorar *cómo* se realiza la reproducción. La Sección 48.1 comienza con la introducción sobre los ciclos de modo de reproducción sexual y asexual de los animales y explica cómo ambos modos se realizan a nivel celular. La Sección 48.2 estudia la diversidad de formas en las que los animales completan la fecundación una vez que los gametos se han formado. Las tres secciones finales se centran en la reproducción de los mamíferos, utilizando a los seres humanos como organismo modelo. Se analizarán los órganos reproductores masculinos y femeninos, explorando cómo las hormonas controlan los cambios en esos órganos, y por último se describirá el embarazo y el nacimiento humanos.

En el transcurso de las investigaciones sobre los mecanismos de reproducción celular y molecular, también tendremos en cuenta temas de interés práctico de última hora. Entre estos temas, se tratarán los peligros de las hormonas esteroides usadas por los atletas y culturistas, y el reciente descenso espectacular del índice de mortalidad materna al dar a luz. La comprensión y el control de los aparatos reproductores animales constituyen un asunto importante en la vida laboral de los médicos, veterinarios, granjeros, trabajadores del zoo y muchas otras profesiones relacionadas con la Biología.

48.1 Reproducción asexual y sexual

Varios capítulos anteriores han explicado la diferencia entre la reproducción sexual y la asexual. La **reproducción asexual** se realiza sin la fusión de gametos. Normalmente se basa en la mitosis, y el resultado es una descendencia idéntica genéticamente a su progenitor. La **reproducción sexual,** por el contrario, se basa en la meiosis y la fusión de gametos. Debido a la recombinación genética durante la meiosis y la fusión de los gametos haploides (normalmente de progenitores diferentes) durante la fecundación, la reproducción sexual tiene como resultado descendencia que difiere genéticamente de ambos progenitores. Primero, consideremos cómo los animales fabrican copias idénticas de sí mismos, y luego repasemos los mecanismos responsables de la reproducción sexual.

¿Cómo se realiza la reproducción asexual?

En miles de especies animales, los individuos pueden **clonarse** a sí mismos, es decir, producir grandes cantidades de copias idénticas de sí mismos de forma asexual. ¿Qué animales producen descendencia de forma asexual, y cómo se lleva a cabo la reproducción asexual? La **Figura 48.1** explica ambas cuestiones. La hidra de la Figura 48.1a se está reproduciendo por gemación. Cuando se lleva a cabo la **gemación,** una cría empieza a formarse dentro del progenitor. La gemación se completa cuando la cría, una versión en miniatura del progenitor, es liberada y empieza a crecer por su cuenta. La Figura 48.1b ilustra un platelminto realizando el proceso de **fisión,** en el que un individuo simplemente se divide en dos o más descendientes. En algunas poblaciones de la lagartija cola de látigo del oeste (Figura 48.1c), la reproducción se lleva a cabo únicamente por **partenogénesis** (literalmente «origen-virgen»), en la que los descendientes de la hembra se desarrollan sin haber sido fecundados. En la mayoría de los casos, los óvulos partenogenéticos se producen por mitosis o por meiosis que se realiza sin intercambio o recombinación, después de que el número de cromosomas se haya duplicado. En ambos casos, los descendientes son genéticamente idénticos a la madre. Si una especie se reproduce exclusivamente por partenogénesis, no existen individuos machos. La partenogénesis se produce en gran número de especies, como los peces guppy, crustáceos y rotíferos, así como en las lagartijas.

Además, muchas especies animales a menudo cambian entre reproducción sexual y asexual. ¿Por qué?

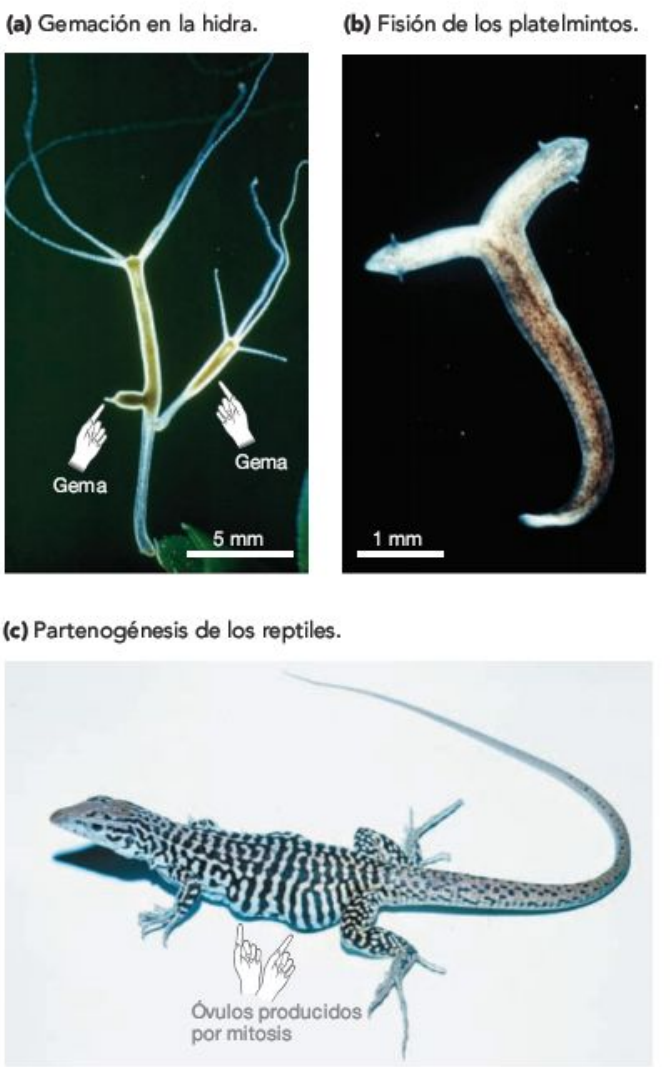


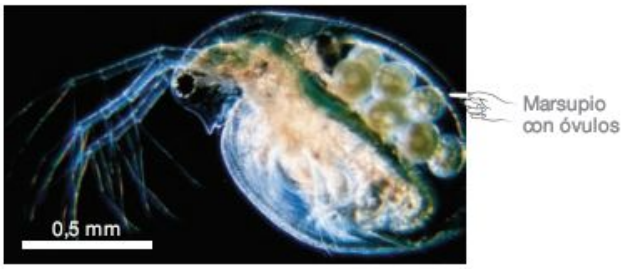
FIGURA 48.1 Los mecanismos de reproducción asexual en animales son diversos.

Cambio de modo reproductivo: un caso concreto

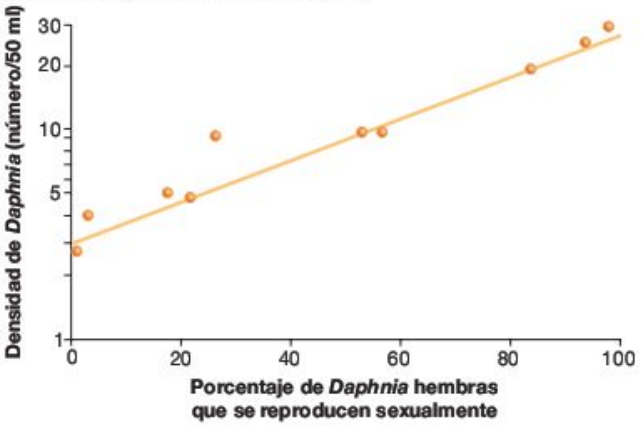
Daphnia es un crustáceo que vive en hábitats de agua dulce de todo el mundo. En un año normal, *Daphnia* produce solo descendientes hembras diploides durante la primavera y el verano, por partenogénesis. Tal y como indica la **Figura 48.2a,** los óvulos producidos por partenogénesis se desarrollan en una estructura llamada marsupio. Estos se liberan cuando la hembra muda su exoesqueleto.

A final de verano o principio de otoño, sin embargo, muchas *Daphnia* hembras empiezan a producir asexualmente óvulos no fecundados que forman tanto hembras como machos. Una vez que los machos maduran, se lleva a cabo la reproducción sexual: el **esperma** haploide (gametos masculinos) producido por meiosis en los machos fecunda los **óvulos** haploides (gametos femeninos) que las hembras producen por meiosis. La **fecundación** es la fusión del esperma y el óvulo. Los óvulos fecundados se liberan en una cubierta duradera que cae al fondo del estanque o lago durante el invierno. En

(a) La *Daphnia* produce óvulos diploides asexualmente.



(b) La reproducción asexual es más común en poblaciones densas que en poblaciones pequeñas.



(c) ¿Qué indicador medioambiental desencadena el cambio a reproducción sexual?

Calidad del agua	Concentración de alimentos	Duración del día	% crías
Limpia	Baja	Corta	0
Densa	Baja	Corta	44
Limpia	Baja	Larga	0
Densa	Baja	Larga	0
Limpia	Alta	Corta	0
Densa	Alta	Corta	0
Limpia	Alta	Larga	0
Densa	Alta	Larga	0

FIGURA 48.2 En *Daphnia*, los indicadores medioambientales que provocan el cambio de reproducción sexual a asexual. **(a)** Los óvulos diploides mostrados aquí tendrán como resultado descendencia idéntica genéticamente a la madre. **(b)** Gráfico explicativo de los porcentajes de *Daphnia* hembras que reproducen sexualmente y la densidad de *Daphnia* (a gran escala). **(c)** Se ha experimentado con varias condiciones medioambientales. El agua densa se tomó de los depósitos que contienen poblaciones densas.

PREGUNTA ¿Cómo determinarías cuál es la molécula o moléculas que sirven para desencadenar la reproducción sexual?

la primavera, la descendencia producida sexualmente incuba y empiezan a reproducirse asexualmente.

Los biólogos intentan explicar observaciones como esta a dos niveles (véanse Capítulos 12 y 51). A un nivel más importante, la cuestión es cómo el comportamiento afecta al bienestar. Los investigadores suponen que la descendencia de *Daphnia* estará en mejores condiciones al año siguiente, ya que las circunstancias son propensas a ser diferentes, si son genéticamente distintos a sus padres. Pero a un nivel más próximo, la cuestión es explicar cuál es el mecanismo responsable de la observación. Por ejemplo, ¿qué indicación desencadena el cambio en los modos de reproducción de *Daphnia*?

Durante décadas, la mayoría de los investigadores asumían que la duración del día desencadenaba el cambio de sexual a asexual. La idea consistía en que la disminución de la duración de los días a finales de verano u otoño provocaba la producción de machos y óvulos diploides. Entonces, en 1965 un grupo de biólogos mostraron que la alta densidad de poblaciones también es un factor para provocar el cambio. Los investigadores que llevaron *Daphnia* a los laboratorios y mantuvieron la duración del día constante encontraron una correlación entre la densidad de la población y el porcentaje de hembras que se reproducen sexualmente (**Figura 48.2b**).

En 1992, otro grupo de investigadores extendieron este resultado apuntando los aspectos específicos de la densidad del agua que afectan a los animales. Para llevar a cabo este trabajo, los biólogos llevaron *Daphnia* a los laboratorios y alteraron la duración del día, la cantidad de alimentos disponible para los individuos, y la calidad del agua en cuestión. (Para variar la calidad del agua, los investigadores usaron agua limpia o agua tomada de depósitos donde había gran cantidad de *Daphnias*.) Tal y como muestra la **Figura 48.2c,** los individuos en la población estudiada cambiaron a la reproducción sexual solo cuando estaban expuestos al agua de las poblaciones densas, existía baja disponibilidad de alimentos y estaban expuestos a días cortos. En resumen, *Daphnia* necesita tres indicadores diferentes del entorno para cambiar a la reproducción sexual.

Sin embargo, estos experimentos no tratan la cuestión de por qué *Daphnia* cambia de modo de reproducción. ¿Por qué la reproducción sexual se adapta a las condiciones adversas dictadas por densidad de población, falta de alimentos y falta de luz en días cortos? La hipótesis más plausible explica que, como consecuencia de la descendencia genéticamente diversa de la reproducción sexual, al menos algunos serán más capaces de sobrevivir cuando se produzca la incubación de la siguiente primavera, que los que son genéticamente iguales por ser idénticos los unos a los otros y a sus padres. Esta hipótesis es coherente con la investigación explicada en el Capítulo 12. Quizá recuerdes que la reproducción sexual en una especie de caracol se asocia con altos niveles de infección parasitaria. La idea general es que la descendencia genéticamente variable se adapta mejor a entornos con parásitos, enfermedades físicas degenerativas u otros tipos de cambios medioambientales. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de predecir las condiciones en las que la reproducción asexual constituye el único método para tener descendencia. También deberías ser capaz de hablar sobre los costes y beneficios de propagar cultivos de plantas como bananeras únicamente a través de reproducción asexual.

Sin embargo hasta el momento, la hipótesis basada en la variabilidad del entorno para la evolución de reproducción sexual no se ha probado rigurosamente en *Daphnias*. La investigación sobre la importancia adaptativa del sexo de las especies y otros organismos continúa.

Mecanismos de reproducción sexual: gametogénesis

Las divisiones celulares mitóticas, meióticas y los procesos de desarrollo que tienen como resultado la producción de gametos masculinos o femeninos, o espermatozoides y óvulos, se llaman colectivamente **gametogénesis** (véase Capítulo 22). La **espermatogénesis** es la formación de espermatozoides, y la **ovogénesis** es la formación de óvulos. En una gran mayoría de animales, la gametogénesis se produce en un órgano sexual o **gónada.** Las gónadas masculinas se llaman **testículos;** las gónadas femeninas se llaman **ovarios.** Al principio del desarrollo, las células reproductoras llamadas *células germinales* penetran los testículos y ovarios, y forman parte de las células diploides que realizarán la gametogénesis.

La **Figura 48.3** resume el proceso que se lleva a cabo durante la gametogénesis de los seres humanos. Es importante advertir que en las gónadas masculinas y femeninas, las células diploides llamadas **espermatogonias** y **ovogametos,** respectivamente, se dividen por mitosis. Algunas de estas células hijas continúan funcionando como espermatogonias u ovogonias; otras cambian para formar células especializadas destinadas a la producción de gametos. En los machos, estas células especializadas se llaman **espermatocitos primarios.** Estos realizan la meiosis I y producen dos **espermatocitos secundarios,** que realizan la meiosis II. El resultado es cuatro células haploides llamadas **espermatidas.** Cada espermatida haploide madura y se convierte en espermatozoide. La producción de espermatogonias y espermatocitos primarios se produce continuamente durante la vida adulta.

La gametogénesis en mujeres es completamente diferente. Las células especializadas producidas por las ovogonias se llaman **ovocitos primarios.** Cuando estas células realizan la meiosis, solo uno de los cuatro productos haploides madura y se convierte en un **óvulo.** Las otras células producidas por meiosis en mujeres tienen una cantidad ínfima de citoplasma y no maduran para convertirse en óvulos. La distribución del citoplasma es muy desigual en la división meiótica en las mujeres, por lo que las células más pequeñas se llaman **corpúsculos polares.** (Recuerda que *polar* significa desigual o contrario). Además, la producción de ovocitos primarios cesa temprano en el desarrollo de muchas especies; en los seres humanos,

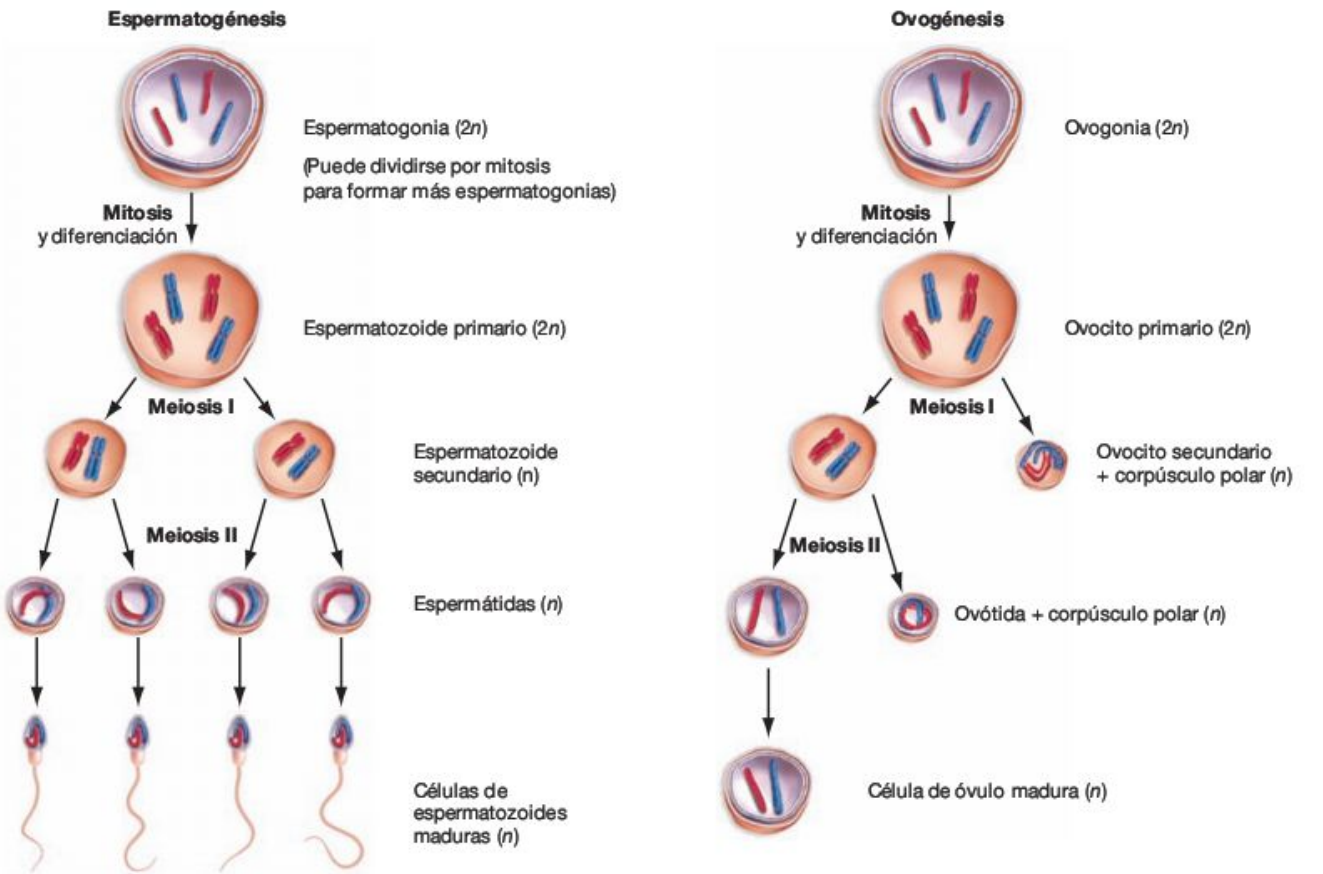


FIGURA 48.3 Gametogénesis de los seres humanos. Durante la gametogénesis, las espermatogonias producen esperma y las ovogonias producen óvulos.

EJERCICIO En cada diagrama, etiqueta las células haploides y diploides.

cesa antes del nacimiento. Y en los seres humanos y muchos otros mamíferos, los ovocitos primarios entran en la profase de la meiosis I durante la embriogénesis, pero entonces paran el desarrollo durante un periodo de meses o años.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Human Gametogenesis

48.2 Fecundación y desarrollo ovular

La fecundación es la unión de un espermatozoide con un óvulo para formar un **cigoto.** El Capítulo 22 explicaba este proceso al describir cómo un espermatozoide contacta con un óvulo y atraviesa la membrana de este. En este tema se centraba la atención en los mecanismos moleculares de la fecundación, utilizando el erizo de mar como ejemplo. El objetivo de esta sección es explicar la variedad de los mecanismos de fecundación observados en los animales y explicar qué pasa en los óvulos fecundados. ¿Por qué los óvulos se liberan al entorno pero en otras especies se guardan en el interior del cuerpo de la madre? Un contraste igual de asombroso se produce en los modos de fecundación. En muchas especies, los individuos liberan sus gametos al entorno para que se produzca una fecundación externa. En otros animales, los machos depositan esperma en los aparatos reproductores de las hembras y se produce la fecundación interna.

Fecundación externa

La mayoría de los animales que dependen de la fecundación externa viven en entornos acuáticos. La correlación entre la fecundación y los entornos acuáticos es lógica, ya que los gametos y embriones deben protegerse de secarse. Si la fecundación externa se produjese en entornos terrestres, los gametos o los cigotos resultantes podrían morir de disecación.

Otra observación general es que las especies con fecundación externa tienden a producir un número excepcional de gametos. Por ejemplo, una estrella de mar *Asterias amurensis* libera normalmente 100.000.000 óvulos al agua colindante durante la ovación. Los machos liberan muchas veces el mismo número de espermatozoides. La hipótesis más plausible para explicar este patrón de conducta es la probabilidad de un espermatozoide y un óvulo de encontrarse en un océano o lago es extremamente pequeña a menos que haya un número extremamente grande de gametos.

Si el esperma y los óvulos de diferentes individuos se deben liberar al entorno simultáneamente para que la fecundación externa funcione, ¿cómo se coordina la liberación de los gametos? La respuesta tiene dos partes. La mayor parte de las investigaciones hasta la fecha indican que la gametogénesis se produce como respuesta a indicadores medioambientales como la duración de los días y temperaturas altas del agua. Estos resultados son lógicos, ya que los indicadores señalan el momento favorable para la procreación. Pero, ¿qué desencadena la liberación en sí de los gametos? En los peces y otros animales acuáticos con ojos bien desarrollados y fecundación externa, la ovación es a menudo la culminación de un elaborado ritual de cortejo entre el macho y la hembra. Por el contrario, el comportamiento de cortejo parece mucho menos importante, o incluso ausente, en algunas especies como las almejas, los erizos de mar y los pepinos de mar. ¿Cómo saben cuándo liberar sus gametos los animales que no pueden ver a sus semejantes?

Los investigadores han supuesto durante mucho tiempo que los mensajeros químicos llamados **feromonas** pueden estar implicados en la sincronización de la liberación de los gametos. La idea es que cuando está preparada para aparearse, una estrella de mar liberará feromonas, que entonces desencadenará la liberación de gametos de otro individuo. Sin embargo, recientemente han surgido datos que no respaldan esta teoría. Por ejemplo, en una prueba reciente sobre la hipótesis de la feromona para la sincronización de la ovación, los biólogos mantienen dos grupos de pepinos de mar bajo condiciones normales de luz y temperatura durante 15 meses. En un tratamiento, los individuos se mantienen en tanques aislados; y en el otro, se mantienen con otros pepinos de mar. Los investigadores liberan gametos durante el periodo normal de ovación. Por el contrario, solo el 10 por ciento de los individuos aislados liberan los gametos.

Aunque estos datos sugieren que las feromonas pueden no estar implicadas en la coordinación de la fecundación externa en las estrellas de mar, no son definitivos. La mayoría de los biólogos no se convencerán de que la hipótesis de la feromona es válida hasta que un mensajero químico se purifique y pueda demostrarse que induce a la ovación en individuos aislados.

Fecundación interna y competición de espermatozoides

La fecundación interna se produce en la gran mayoría de animales terrestres, así como en un número importante de animales acuáticos. La fecundación interna se produce tras la copulación, en la cual los machos depositan el esperma directamente en el aparato reproductor femenino con la ayuda de un órgano copulativo, normalmente llamado **pene.** De forma alternativa, los machos pueden almacenar su esperma en una estructura llamada **espermatófora,** y que entonces se traspasa al aparato reproductor femenino por el macho o la hembra. En algunas especies de salamandras, por ejemplo, el macho sitúa la espermatófora en el suelo dentro de su territorio. Entonces la hembra la recoge con su **cloaca,** una cámara utilizada por los aparatos reproductor y excretor con una abertura. En este caso, el resultado es la fecundación interna sin ningún tipo de contacto físico entre ambos sexos.

A pesar de que la fecundación interna parece estar muy clara, algunas investigaciones sobre este tema han producido resultados inesperados. En cuanto a la comprensión del comportamiento animal, quizá la visión más importante sobre la fecundación interna se originó en la década de 1970 con Geoff Parker. Parker entendió que en muchas especies animales, la hembra se aparea con más de un macho antes de que se realice la fecundación. Como resultado, el esperma de diferentes machos compiten para fertilizar a los óvulos.

En 1970, Parker publicó el resultado de los experimentos en moscas del estiércol que confirmaron la existencia de la competencia del esperma, competencia entre esperma de diferentes machos para fertilizar los óvulos de la misma hembra. Los ex-

perimentos de Parker consistían en una serie de apareamientos controlados cuidadosamente entre una hembra y dos machos. En cada experimento, los dos machos se seleccionaron de tal forma que se pudiera diferenciar su descendencia. Como predijo con su hipótesis de la competencia de esperma, la proporción de la descendencia de cada padre no era de 50:50. El último individuo que había copulado en último lugar tenía una media de 85 por ciento de la descendencia producida.

Investigaciones de seguimiento han confirmado que esta **ventaja del segundo macho** se da también, aunque no es universal, en otros insectos y otros grupos pequeños de animales. ¿Cómo se produce? Para responder a esta pregunta, los biólogos escogieron a la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. Un grupo de investigación fue capaz de introducir un gen en moscas macho que tuvo como resultado la producción de esperma con rastro verde (**Figura 48.4**). Cuando el apareamiento con un macho de esperma verde se sucedía por el apareamiento con un macho de esperma normal, la mayoría del esperma verde desaparecía del área de almacenamiento de esperma de la hembra. Para interpretar este hallazgo, los biólogos sugieren que el esperma del segundo macho desplazaba físicamente los gametos del primer macho e insertaba los suyos en su lugar. Los investigadores también han demostrado que el fluido que acompaña el esperma durante la fecundación es capaz de desplazar el esperma almacenado de los otros machos. Estos dos mecanismos favorecieron la fecundación de la mayoría de los óvulos por el esperma del segundo macho.

Junto con la documentación de los mecanismos responsables de la ventaja del segundo macho, las investigaciones sobre la competencia del esperma han contribuido recientemente a otro resultado importante. En especies en las que el apareamiento múltiple es común, los machos tienen unos testículos extraordinariamente grandes para su tamaño y producen una cantidad desproporcionada de espermatozoides. Aunque esta pauta fue demostrada inicialmente en primates, ahora también se ha observado en una gran cantidad de grupos de animales. Por ejemplo, los machos de especies de murciélagos que viven en grandes grupos sociales producen más esperma que los que viven en pequeños grupos. La hipótesis más plausible que explica esta observación es que la fecundación es similar a la lotería, en la que cada esperma representa un cupón. De acuerdo con esta hipótesis de la lotería, cuantos más «cupones» ponga en juego el macho, más probabilidades tiene de «ganar» la fecundación y traspasar sus alelos a la próxima generación. Como resultado, es lógico observar testículos excepcionalmente grandes en las especies en las que se da la competencia de esperma.

Sin embargo, este modelo de lotería ha sido retado últimamente por pruebas que demuestran que en algunas especies, si no en todas, las hembras almacenan el esperma y tienen el control de decidir qué esperma tendrá éxito en la fecundación. En otras palabras, las hembras no siempre aceptan los resultados de la competición de esperma pasivamente. Las hembras de algunas especies eligen activamente con qué macho realizarán la última cópula antes de que tenga lugar la fertilización. En otras especies, las hembras físicamente expulsan el esperma de los machos indeseables. Este fenómeno ha sido llamado *elección críptica de la hembra*. El nombre es apropiado porque la selección del esperma por las hembras no se expone a los machos.

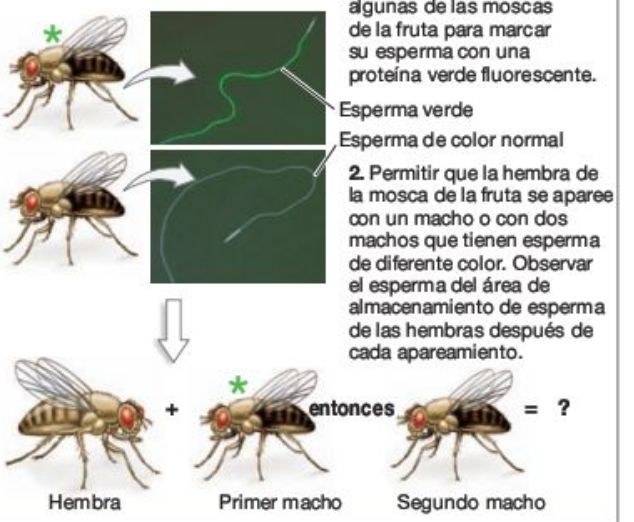
EXPERIMENTO

Pregunta: ¿Cómo se produce la «ventaja del segundo macho» en la competición de esperma?

Hipótesis: El esperma del segundo macho desplaza el esperma del primer macho.

Hipótesis nula: El mecanismo no implica el desplazamiento del esperma.

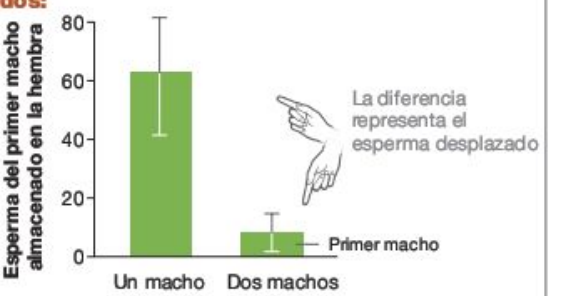
Diseño del experimento:



Predicción: Cuando la hembra se aparea dos veces, poco esperma del primer macho permanece en el almacenamiento.

Predicción de la hipótesis nula: Cuando la hembra se aparea dos veces, aún está el esperma depositado por el primer macho.

Resultados:



Conclusión: El esperma del segundo macho desplaza el esperma del primero.

FIGURA 48.4 Pruebas experimentales de la ventaja del segundo macho durante la competición de esperma en la mosca *Drosophila*. Los investigadores crearon un macho de mosca de la fruta con esperma verde para explorar la razón por la cual el segundo macho que se aparea tiende a fecundar un mayor número de óvulos en comparación con el primer macho en muchas especies. El gráfico muestra los resultados de los machos con esperma verde cuando solo se aparea con un macho o cuando era el primero de dos machos. Cuando la competición de esperma se produce, el primer macho fecunda un porcentaje pequeño de óvulos, probablemente porque la mayoría de esperma desaparece del órgano de almacenamiento de esperma en las hembras.

¿Por qué algunas hembras ponen huevos mientras que otras dan a luz?

Una vez que la fecundación se completa, el embrión se pone en forma de huevo fuera del cuerpo de la madre, o se retiene para que se desarrolle en el interior. En los animales **ovíparos** (que ponen huevos), el embrión se desarrolla en el exterior. En algunas especies ovíparas como las estrellas de mar, los erizos de mar y la mayoría de los insectos, ni la hembra ni el macho proporcionan ningún cuidado; los huevos y los embriones se abandonan para que se valgan por sí mismos. Pero un número importante de especies ovíparas continúan cuidando a sus crías después de que el huevo ha salido del cuerpo de la madre. Por ejemplo, los pájaros incuban sus huevos y alimentan a sus crías después de ponerlos; los peces pueden guardar sus huevos de los predadores y ventilar la nidada para oxigenarlos.

En las especies **vivíparas** (que llevan vida), el desarrollo embrionario tiene lugar dentro del cuerpo de la madre. Más específicamente, el embrión se adhiere al aparato reproductivo de la madre y recibe directamente la nutrición a través de esta, mediante la difusión de su aparato circulatorio. Cuando se produce la **ovoviviparidad,** la descendencia se desarrolla dentro del cuerpo de la madre pero se alimenta mediante una yema rica en nutrientes almacenados en el huevo.

¿Por qué la oviparidad existe en algunos grupos y la viviparidad u ovoviviparidad en otros? Los biólogos abordan este tema estudiando al reptil del género *Sceloporus* (**Figura 48.5a**). Algunas de las poblaciones bajo estudio son ovíparas y otras son ovovivíparas; todos viven en la sierra de sureste de EE.UU. y México, donde las temperaturas son frescas. Para comprender cómo la oviparidad y la ovoviviparidad se desarrollan, los biólogos analizaron el árbol filogenético, basado en información molecular y morfológica, de muchas especies de *Sceloporus* (**Figura 48.5b;** consulta **BioHabilidades 2** para la interpretación de los árboles filogenéticos). Una de las primeras conclusiones de los investigadores fue que como consecuencia de que la mayoría de las poblaciones *Sceloporus* son ovíparas, la condición de poner los huevos debe provenir de los orígenes ancestrales. Sin embargo, como muestran las ramas rojas del árbol, la ovoviviparidad evolucionó de forma independiente en dos grupos. Utilizando una estrategia de investigación similar, los biólogos hallaron que las poblaciones ovovivíparas de estrellas de mar evolucionaron a partir de poblaciones ovíparas en varias ocasiones.

¿Por qué la selección natural favorece estos cambios entre poner huevos y dar a luz? La ovoviviparidad o viviparidad debería evolucionar cuando esto conlleve la supervivencia de un mayor número de crías. Los investigadores han supuesto durante mucho tiempo que la selección natural que favorece el nacimiento por parto debería intensificarse en hábitats fríos. Las bajas temperaturas ralentizan el desarrollo de los embriones, por lo que en los hábitats fríos debe ser ventajoso para las hembras el retener los huevos en el interior del cuerpo para que la descendencia pueda desarrollarse a una temperatura más favorable. Para respaldar esta hipótesis, un investigador ha demostrado que las bajas temperaturas de los nidos conlleva un mayor porcentaje de malformaciones en la descendencia. Además, la descendencia que se desarrolla en nidos más fríos corre más lentamente que los individuos de la misma edad que se desarrollan a temperaturas más altas. Las investigaciones sobre la ovoviviparidad y la viviparidad en ciertas poblaciones se continúan desarrollando.

(a) Algunos reptiles *Sceloporus* ponen huevos; otros miembros de la misma especie tienen a sus crías.

(b) Filogenes del *Sceloporus* de México central.

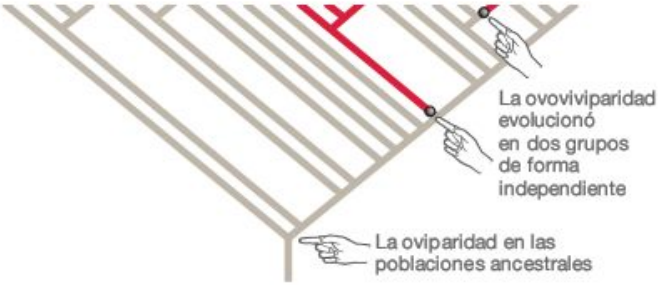


FIGURA 48.5 La oviparidad ha evolucionado numerosas veces en las lagartijas *Sceloporus*. (a) Los *Sceloporus* son un tipo de reptil de las zonas desérticas de Norteamérica. **(b)** Cada trazo de este árbol filogenético representa una especie de *Sceloporus* de Norteamérica. De acuerdo con esta información, la oviparidad evolucionó dos veces a medida que la especie de diversificaba.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

Algunos de los aspectos más básicos de la reproducción son variables en algunas poblaciones de animales o especies: si la reproducción es asexual o sexual, si la fecundación es interna o externa y si los óvulos fecundados se han desarrollado en el entorno o en el interior de la madre.

Deberías ser capaz de...

1) Describir las ventajas e inconvenientes de cada uno de estos tipos de reproducción.
2) Diseñar experimentos para comprobar las siguientes hipótesis:
   - Una molécula particular es una feromona liberada por los gametos de las estrella de mar.
   - Una molécula particular es una toxina activa en la competencia del esperma.
   - En las poblaciones ovovivíparas y ovíparas de la misma especie, las poblaciones ovovivíparas tienen un mayor éxito de reproducción en entornos fríos.

48.3 Estructuras reproductivas y sus funciones

Las primeras dos secciones de este capítulo consideraban el amplio contraste entre la reproducción sexual y asexual, y examinaban las pautas generales en la fecundación y cuidado del óvulo. Ahora centrémonos y exploremos la mecánica de la reproducción sexual con más detalle. La primera tarea es comprender la anatomía de los aparatos reproductores masculinos y femeninos.

El aparato reproductor masculino

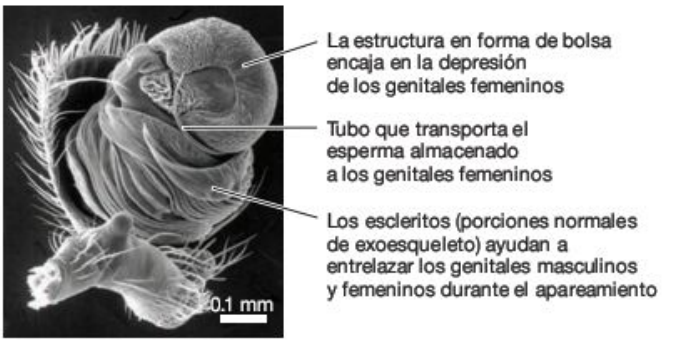
En el hombre, la anatomía externa del aparato reproductor masculino es simple: está formado por un escroto y un pene. El **escroto** en forma de saco sujeta los testículos, el pene tiene la función de órgano copulativo previo a la fecundación interna.

Los biólogos que han comparado estas estructuras entre las especies animales se han sorprendido de la gran variabilidad y complejidad de estas. Por ejemplo, el escroto solo se da en algunas especies de animales mamíferos. Las ballenas, elefantes, erizos, topos y muchas otras familias de mamíferos no cuentan con esta estructura y en su lugar los testículos se encuentran en la cavidad abdominal. Entre las especies que tienen escroto, el tamaño de la estructura y la forma varían. En muchas especies de primates, el escroto tiene un color muy llamativo y parece ser importante en los comportamientos sexuales.

¿Cómo afecta la anatomía externa en la competencia del esperma? La diversidad de la morfología escrotal es mínima en comparación con la variación de la estructura del pene y otros tipos de **genitales.** En muchas familias de insectos y arañas, la única forma que tienen los biólogos de diferenciar las especies es examinando los genitales. La **Figura 48.6a** muestra una elaborada estructura típicamente observada en arañas. Incluso entre las especies más cercanas, el tamaño y la forma de estos órganos tienden a ser notablemente diferentes. ¿Por qué los genitales de los insectos son tan diversos?

Los investigadores han proporcionado recientemente información que puede ayudar a contestar esta pregunta, basada en la hipótesis de que ciertas formas de los genitales son más ventajosas en la competencia de espermas. Para comprobar esta idea, los biólogos han estudiado cuánto varía la ventaja del segundo macho entre machos con diferente forma de los genitales en el apareamiento de una hembra de insecto tejedor con dos machos. Tal y como muestra la **Figura 48.6b,** hay una variación importante en el tamaño y forma de dos partes importantes de los genitales masculinos de esta especie. Cuando la competencia de esperma se llevó a cabo, los investigadores hallaron que los machos con cierto tipo de genitales, aquellos con la forma de los genitales que se explica en la parte inferior izquierda de la Figura 48.6b, dieron lugar a un número mayor de descendientes que los demás. En esta especie, y quizá en muchas otras, la variación del tamaño y la forma de los genitales masculinos tienen un impacto importante en el éxito de reproducción del macho. El mecanismo responsable exacto para esta pauta se desconoce.

(a) Los genitales masculinos de la araña *Zosis geniculatus*.



(b) En una población del insecto tejedor, la forma de los genitales masculinos es altamente variable.

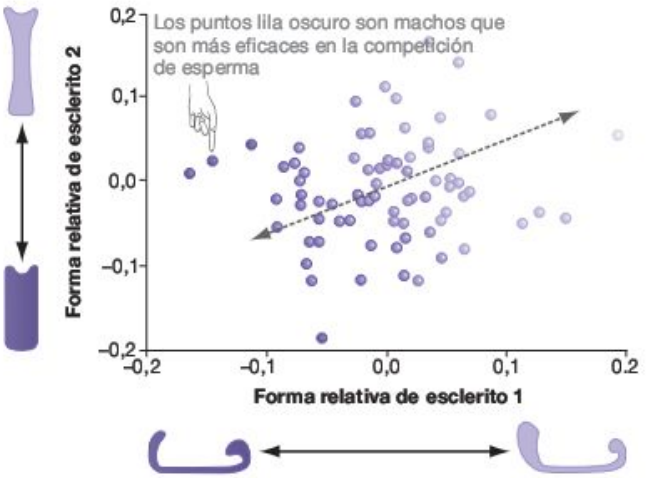


FIGURA 48.6 En insectos, los genitales masculinos pueden variar entre especies e individuos y pueden intervenir en el éxito de la reproducción. (a) Una estructura reproductora masculina elaborada, utilizada para traspasar el esperma a la hembra en una especie de araña. En los insectos y arañas, las especies que parecen idénticas a menudo se diferencian en los genitales. **(b)** Explicación de la relación entre el tamaño y la forma de las dos partes de los genitales masculinos en el insecto tejedor.

Anatomía interna y externa de los hombres La **Figura 48.7** proporciona una vista frontal y lateral de las estructuras internas del aparato reproductor masculino de los seres humanos. Aunque numerosas estructuras están implicadas, observa que el aparato reproductor de los hombres tiene solo tres componentes básicos:

1. *Espermatogénesis y almacenamiento de esperma* El esperma se produce en los testículos y se almacena en los alrededores del **epidídimo.**
2. *Producción de fluidos adicionales* Las complejas soluciones se forman en las **vesículas seminales,** la **próstata** y la **glándula bulbouretral.** Estas soluciones, llamadas fluidos accesorios, se añaden al esperma antes de la **eyaculación,** o expulsión del cuerpo. La **Tabla 48.1** enumera algunos de los componentes de estos fluidos accesorios. El **semen** es la combinación del esperma y los fluidos accesorios.

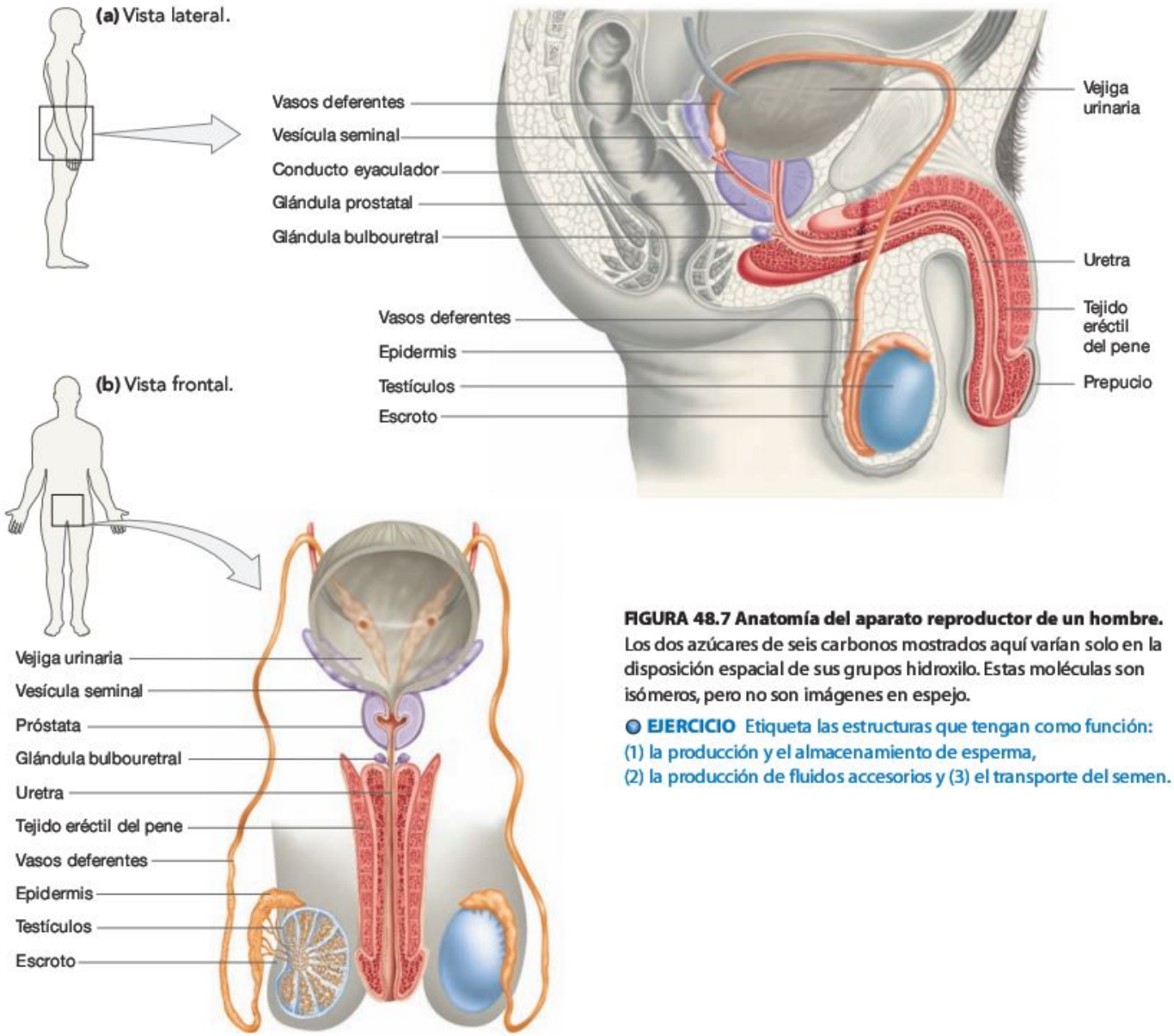


FIGURA 48.7 Anatomía del aparato reproductor de un hombre. Los dos azúcares de seis carbonos mostrados aquí varían solo en la disposición espacial de sus grupos hidroxilo. Estas moléculas son isómeros, pero no son imágenes en espejo.

EJERCICIO Etiqueta las estructuras que tengan como función: (1) la producción y el almacenamiento de esperma, (2) la producción de fluidos accesorios y (3) el transporte del semen.

3. *Transporte del semen* Los **conductos deferentes** son un par de tubos musculares que almacenan el esperma y transportan el semen de la epidermis al **conducto eyaculador.** El semen entonces entra en la **uretra,** un tubo largo que atraviesa el pene y que sirve al aparato urinario y reproductor de los machos. El semen se expulsa durante la eyaculación.

¿Cómo estas estructuras varían entre los animales? La variación del tamaño entre especies de mamíferos ya ha sido examinada. Además, la composición de los fluidos accesorios varía enormemente. En muchos insectos, arañas y vertebrados, las moléculas de los fluidos accesorios se coagulan tras llegar al aparato reproductor femenino y lo taponan. Existen experimentos que han demostrado que estos tapones copulativos pueden servir como un disuasivo eficaz para futuros apareamientos; aunque en algunas especies, las hembras o los segundos machos lo eliminan activamente.

TABLA **48.1** **Fluidos accesorios en el semen humano**

Fuente	Contenido	Función
Vesícula seminal	Fructosa (un azúcar)	Fuente de energía química para el movimiento del esperma
	Prostaglandinas	Estimula las contracciones de los músculos blandos en las contracciones del útero
Próstata	Componente antibiótico	Evita las infecciones urinarias en los hombres
	Ácido cítrico	Nutrientes utilizados por el esperma
Glándula bulbouretral	Mucosa alcalina	Lubrica la punta del pene; neutraliza los ácidos de la uretra

Otro aspecto diverso de la anatomía interna de los machos es un hueso dentro del pene llamado **báculo.** Algunas especies de mamíferos, incluyendo los seres humanos, carecen de este hueso. Pero entre los roedores, la forma del báculo es tan variable que puede usarse como característica de diferenciación de especies. En las focas, el tamaño del báculo parece estar relacionado con el sistema de apareamiento. En especies de focas en las que la hembra se aparea rutinariamente con varios machos antes de quedarse embarazada, los machos no solo tienen grandes testículos para su tamaño, sino que también cuentan con un gran báculo. En todas las especies en las que se da este fenómeno, el báculo ayuda a fortalecer el pene durante la copulación. El **Cuadro 48.1** introduce otros aspectos normales de los órganos reproductores masculinos y la fecundación.

El aparato reproductor femenino

La parte más importante del aparato reproductor femenino es el ovario, el órgano en el que se realiza la meiosis y los óvulos maduros se producen. En la gran mayoría de especies, el óvulo maduro es una estructura recubierta por una membrana que consiste en un núcleo haploide, un componente completo de otros orgánulos y un gran suministro de nutrientes en forma de yema (véase Capítulo 22).

Los capítulos anteriores han analizado las variaciones del tema básico de la composición de un óvulo. El Capítulo 22 explica las complejas membranas exteriores de un erizo de mar, que desempeña un papel clave en la unión de espermatozoides de la misma especie y el inicio de la fecundación. El óvulo amniótico se examinó en el Capítulo 34 como una innovación que permite la reproducción en los tetrápodos en entornos secos. El Capítulo 41 señalaba que la cantidad de yema presente en un huevo estaba altamente relacionada con el tamaño de la descendencia que se incuba. Ese capítulo también aportaba información que indica que las hembras muestran una compensación entre el tamaño de los huevos y el número total de huevos que pueden producir.

Para probar la variación de la estructura del huevo y los aparatos reproductores femeninos, consideremos dos ejemplos altamente especializados: el aparato reproductor de pájaros hembra y el de los seres humanos. Los pájaros son un ejemplo de un vertebrado que pone un huevo amniótico protegido por una envoltura dura; los seres humanos son un ejemplo de vertebrados vivíparos.

El aparato reproductor de los pájaros hembra La **Figura 48.8** expone un diagrama del aparato reproductor de los pájaros. Empezando en el ovario, las etiquetas en el dibujo indican la secuencia de eventos que se lleva a cabo a medida que el huevo se desplaza hacia el aparato reproductor. El resultado es un huevo con una envoltura dura, como los huevos de gallina que compras en la tienda, que pueden expulsarse al entorno e incubarse. Desde el momento en el que el óvulo se libera del ovario hasta que el cigoto experimenta la mitosis y el embrión comienza a desarrollarse, un óvulo de pájaro es una célula única. El óvulo de avestruz, que puede tener más de 15 cm de diámetro, contiene una de las células únicas más grandes

FIGURA 48.8 Anatomía del aparato reproductor de los pájaros hembra.

EJERCICIO Dos ramas del aparato reproductor femenino se vacían en la cloaca, pero solo una es funcional. Haz un círculo sobre la rama vestigial.

que se conoce en los animales. La estructura contiene suficientes nutrientes para permitir el desarrollo hasta la incubación.

Ten en cuenta que a pesar de que los pájaros tienen dos testículos, las hembras tienen solo un ovario. La presencia de un ovario único se considera una adaptación que reduce peso y hace el vuelo más eficaz.

Anatomía interna y externa de las mujeres La **Figura 48.9** muestra una vista frontal y lateral de la anatomía del aparato reproductor de las mujeres. La anatomía externa está formada por los **labios menores** y los **labios mayores,** la abertura de la uretra y la abertura de la vagina. Los labios son recubrimientos de piel que cubren las aberturas de la uretra y la vagina. El **clítoris** es un órgano sensible que se desarrolla del mismo conjunto de células embrionarias que dan lugar al pene en los hombres. De la misma forma se erecta durante la estimulación sexual y se cubre con una funda llamada *prepu-*

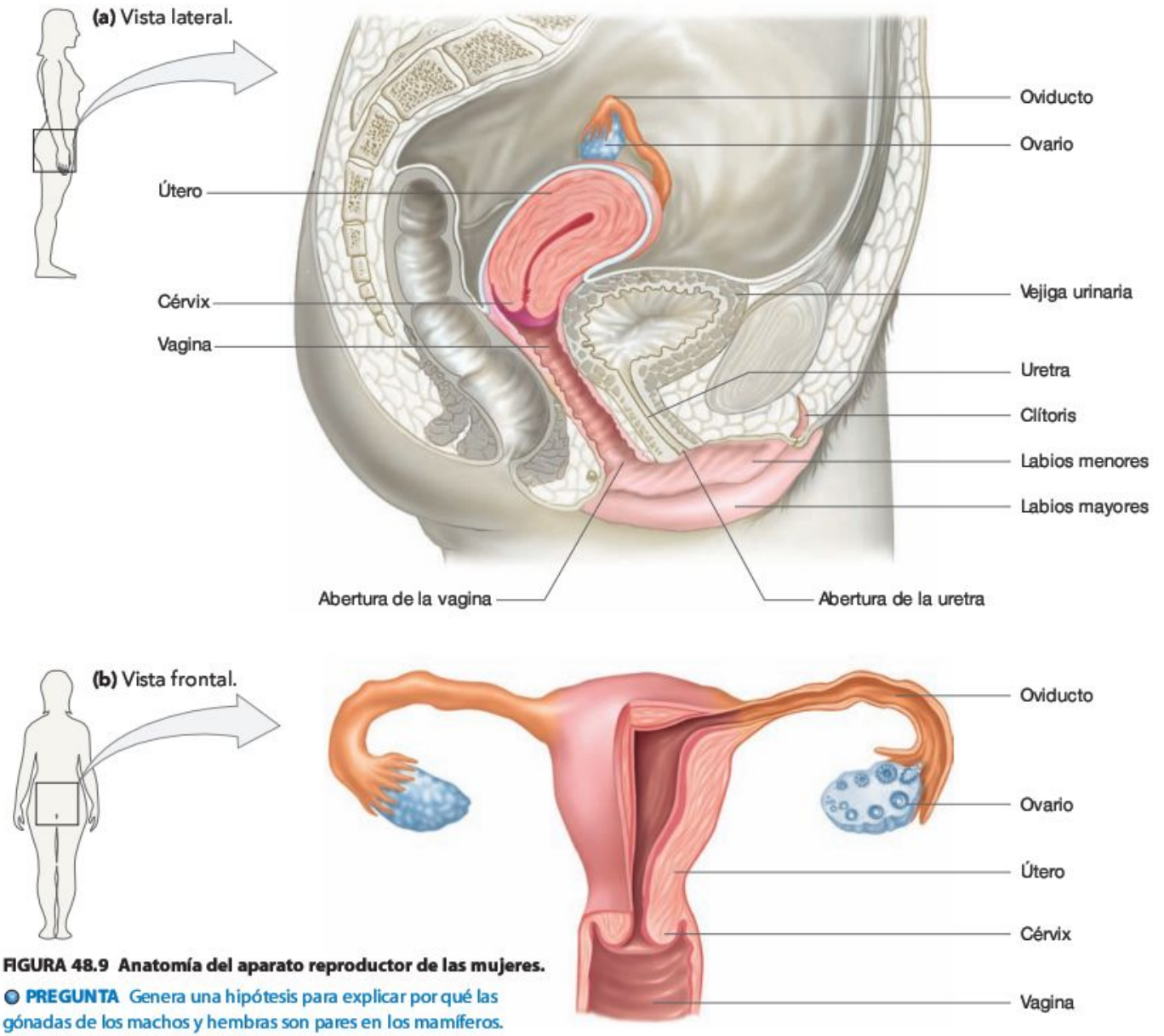


FIGURA 48.9 Anatomía del aparato reproductor de las mujeres.

PREGUNTA Genera una hipótesis para explicar por qué las gónadas de los machos y hembras son pares en los mamíferos. ¿Cómo probarías esta hipótesis?

cio clitoral, que es homólogo al prepucio que cubre la parte final del pene. En las mujeres, sin embargo, la abertura uretral, por donde se expulsa la orina, está separada de las estructuras reproductoras. La **vagina,** o el canal del parto, es la cámara donde el semen se deposita durante la relación sexual y por donde el niño sale durante el parto.

La anatomía interna del aparato reproductor de la mujer y otros mamíferos está formada por estructuras con dos funciones:

1. *Producción y transporte de los óvulos* Los óvulos se producen en los ovarios. Durante la **ovulación,** un ovocito en desarrollo (óvulo) se expulsa del ovario y penetra en el **oviducto,** también conocido como **trompa de Falopio,** donde la fecundación puede tener lugar. Tal y como la Sección 48.5 explicará más adelante, los óvulos fecundados se transportan del oviducto a la bolsa muscular llamada **útero.**
2. *Desarrollo de la descendencia* En el útero se lleva a cabo el desarrollo embrionario. Durante el parto, el embrión desarrollado (ahora llamado feto) pasa a través de la abertura del útero, llamada **cérvix,** a la vagina.

Para apreciar cómo los ovarios y el útero funcionan en los seres humanos, es esencial explorar el ciclo menstrual mensual y el embarazo con mayor detalle. Aun así, no es posible comprender ningún proceso sin investigar las hormonas que los regulan. Pasemos ahora a investigar las hormonas sexuales de los mamíferos.

CUADRO 48.1 Aspectos inusuales de la fecundación

Estudios sobre la reproducción sexual animal han aportado información sobre los comportamientos más remarcables observados en la naturaleza. Esta lista a continuación no es de ninguna forma exhaustiva. Es una muestra, ofrecida simplemente porque la diversidad de tipos de apareamiento en animales es fascinante para los biólogos y otras personas interesadas.

- *Femme fatale* Cuando las arañas rojas australianas se aparean, el macho hace una voltereta después de insertar su órgano homólogo al pene. El salto toma lugar en su superficie dorsal en frente de la boca de la hembra. (Los biólogos se refieren a las hembras que comen a los machos como *femme fatale*, una frase utilizada para describir a mujeres asesinas en las películas). Los experimentos han demostrado que los machos que son devorados copulan durante más tiempo y fecundan más óvulos que los machos que sobreviven a la copulación, probablemente porque el traspaso de esperma continúa después de que la comida termine.
- *Esperma gigante* En la mosca de la fruta *Drosophila bifurca*, la media del tamaño total de los machos es de 1,5 cm, pero su esperma mide 6 cm. Los estudios sugieren que el esperma rellena el área de almacenamiento de la hembra y evita la fecundación por otros machos. El tapón de esperma hace imposible que entre el de otro macho.
- *Pene falso* Aunque muy pocos pájaros tienen pene, los tejedores búfalo de pico rojo tienen un pene falso que se erecta durante la copulación (**Figura 48.10**). Este no tiene la función del traspaso del esperma, pero parece estimular el aparato reproductor femenino y desencadena un estado parecido al orgasmo en los machos. Las hembras tienen un órgano similar cuya función es desconocida.
- *Infidelidad* Los investigadores que usan los marcadores genéticos para examinar la paternidad de los pájaros que parecen ser monógamos hallaron que hasta el 60 por ciento de los nidos contienen al menos una cría de otro macho. En la mayoría de los casos, las hembras solicitan activamente la copulación de los machos que rodean su territorio.
- *Dardos de amor* Muchos caracoles y babosas son **hermafroditas,** es decir, un individuo que tiene gónadas masculinas y femeninas. Durante la copulación, dos individuos simultáneamente reciben y depositan esperma para fertilizar los huevos el uno del otro. En otras especies, el pene se queda bloqueado en el aparato reproductor y es devorado por la pareja.
- *Inseminación hipodérmica* Algunas chinches tienen penes hipodérmicos, es decir, que funcionan como una aguja hipodérmica. Los machos fuerzan el órgano a través de la pared abdominal de la hembra y depositan el esperma directamente en su cavidad corporal.

¿Es el proceso de selección sexual, introducido en el Capítulo 25, el responsable de la evolución de estas estructuras y comportamientos? Si es así, ¿cómo y por qué? En muchos casos, o en la mayoría, las respuestas a estas preguntas son desconocidas.

FIGURA 48.10 Un pene falso en el pájaro tejedor. El órgano mostrado aquí, en estado erecto, se llama falso pene porque no penetra en el aparato reproductor femenino y no traspasa el semen.

48.4 El papel de las hormonas sexuales en la reproducción de los mamíferos

El Capítulo 47 introdujo la hormona sexual masculina llamada **testosterona** y la hormona sexual femenina llamada **estradiol.** Recuerda que tanto la testosterona como el estradiol son **esteroides,** que ambos se unen a receptores del interior del núcleo de la célula en cuestión, y que la hormona-receptor resultante se une al DNA y desencadena cambios en la expresión de genes. Ambos también se consideran hormonas gónadas, ya que se producen en las gónadas. La testosterona se sintetiza en células especializadas en el interior de los ovarios. Más específicamente, las hormonas sexuales femeninas se producen por células que rodean a cada óvulo en desarrollo. Estas células colindantes forman una estructura llamada folículo alrededor del óvulo.

Tal y como explicaba el Capítulo 47, las hormonas sexuales humanas desempeñan un papel clave en tres acontecimientos: (1) el desarrollo del aparato reproductor de los embriones, (2) la maduración del aparato reproductor durante la transición de la infancia a la edad adulta, y (3) la regulación de la espermatogénesis y la ovogénesis en adultos. Para empezar a explorar la acción de las hormonas sexuales en mayor detalle, miremos más de cerca el papel de la transición de adolescentes a adultos.

TABLA **48.2** **Cambios en la pubertad**

Los pediatras usan cinco etapas de la pubertad enumeradas en esta tabla para diagnosticar el estado de desarrollo de sus pacientes.

	Chicos	Chicas
Etapa 1 (Prepubertad)	No hay desarrollo sexual	No hay desarrollo sexual
Etapa 2	Aumento de los testículos	Crecimiento del pecho
	Olor corporal	Primer vello púbico
		Olor corporal
		Aumento de altura
Etapa 3	Aumento del pene	Aumento del pecho
	Primer vello púbico	El vello púbico se oscurece y se riza
	Eyaculación (sueños mojados)	Descarga vaginal
Etapa 4	Crecimiento continuado de testículos y pene	Comienzo de la menstruación
	El pene y el escroto oscurecen su color	El pezón se diferencia de la aureola
	El vello púbico se riza y espesa	La pelvis comienza a ensancharse
	Aumento de altura	
	Desarrollo del pecho (temporal)	
Etapa 5 (Edad adulta)	El vello púbico se extiende a los muslos	El vello púbico se extiende a los muslos
	El aumento de la altura se ralentiza y luego se detiene	El aumento de la altura se ralentiza y luego se para
	Aumento de la masa muscular	Acumulación de grasa en las caderas, glúteos, muslos y pecho

¿Qué hormonas controlan la pubertad en los mamíferos?

La **Tabla 48.2** enumera algunos de los cambios que ocurren en los chicos y las chicas a medida que atraviesan la **pubertad,** el proceso que conlleva la maduración sexual en el ser humano. El Capítulo 47 explicaba que en los anfibios, la transición de joven a adulto está desencadenada por la hormona T_3; en los insectos la transición a adultos se produce como respuesta a la ecdisoma. Pero en los seres humanos, los médicos e investigadores saben desde hace tiempo que la transición se produce como respuesta a altos niveles de hormonas gonadales, testosterona en los chicos y estradiol en las chicas. Un grupo de médicos ha aportado recientemente pruebas evidentes sobre la función de la testosterona. Estas pruebas se han presentado en un niño de dos años que había mostrado signos de entrar en la pubertad. Sus síntomas incluían aumento del tamaño del pene, el desarrollo del vello púbico y acné facial. Tras un examen exhaustivo, los médicos determinaron la causa de su enfermedad. El padre del niño era un culturista que estaba aplicándose crema de testosterona en los hombros y brazos para aumentar su masa muscular. El niño aparentemente estaba absorbiendo testosterona suficiente de la piel de su padre para desencadenar los síntomas de la pubertad. Afortunadamente para el niño de dos años, todos estos síntomas, exceptuando el aumento del pene, remitieron una vez que su padre dejó de utilizar la crema de testosterona. El **Cuadro 48.2** muestra otros efectos secundarios negativos del uso de esteroides por atletas y culturistas.

A pesar de que se tiene mucha información sobre las funciones de la testosterona y el estradiol en la pubertad, se ha comprobado que comprender cómo se inicia el proceso es un problema complicado. Algunos investigadores suponen que las hormonas sexuales están reguladas por el eje hipotalámico-pituitario, introducido en el Capítulo 47. Recuerda que las señales químicas de la región del hipotálamo en el cerebro conllevan la liberación de hormonas reguladoras de la glándula pituitaria, que entonces puede provocar la liberación de hormonas de otras glándulas. ¿Están implicados en la liberación de hormonas el hipotálamo y la pituitaria?

Dos avances han hecho posible responder a esta pregunta afirmativa y definitivamente. En primer lugar, los investigadores aislaron una hormona llamada **hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)** del hipotálamo. En segundo lugar, los investigadores hallaron que los chicos y chicas que están entrando en la pubertad experimentaban pulsos distintos en la concentración de estas hormonas, llamadas **hormona luteinizante (LH)** y **hormona estimuladora de folículo (FSH).** Los investigadores supusieron que los pulsos de LH y FSH se producían en respuesta a la liberación de GnRH y eran responsables del aumento de la testosterona y el estradiol. Para probar la hipótesis del control hipotalámico-pituitario que se explica en la **Figura 48.11,** los investigadores administraron pulsos de GnRH a los chicos y chicas que tenían déficits en su hipotálamo y estaban experimentando retrasos en el final de la pubertad. Como se había predicho, el tratamiento de GnRH inducía aumentos en la LH y la FSH que desencadenaban los procesos de desarrollo enumerados en la Tabla 48.2. Este re-

CUADRO 48.2 Abuso de esteroides sintéticos

Entre los culturistas y atletas, el uso de moléculas de testosterona sintética, comúnmente llamados **andrógenos,** se ha hecho muy popular últimamente. Tanto hombres como mujeres utilizan estos medicamentos para favorecer el desarrollo del aumento de su masa muscular durante el entrenamiento de peso, al igual que la testosterona apoya el aumento de masa muscular durante la pubertad.

Sin embargo, la investigación sobre los culturistas ha confirmado que existe una gran cantidad de efectos secundarios. Las mujeres que usan andrógenos de forma rutinaria experimentan que la voz se agrava y crece el vello facial. Tanto el hombre como la mujer que toman estas sustancias sufren acné, cambios emocionales, retención de líquidos y enfermedades del hígado. Existen pruebas de que los hombres también sufren problemas de fertilidad. La hipótesis más plausible para explicar la infertilidad es que los andrógenos sintéticos imitan la retroalimentación negativa que la testosterona ejerce sobre la producción de la hormona luteinizante (LH). La LH es necesaria para apoyar la espermatogénesis, por lo que las altas dosis de andrógenos pueden reducir la concentración de LH a un nivel que termina la producción de esperma.

Por desgracia, las encuestas de opinión han mostrado que la mayoría de culturistas y atletas están dispuestos a tolerar estos efectos secundarios para poder aumentar su rendimiento en competiciones. En respuesta, algunas agencias reguladoras hacen tests a menudo para detectar los andrógenos sintéticos en la orina de los deportistas y prohibirles participar en las competiciones.

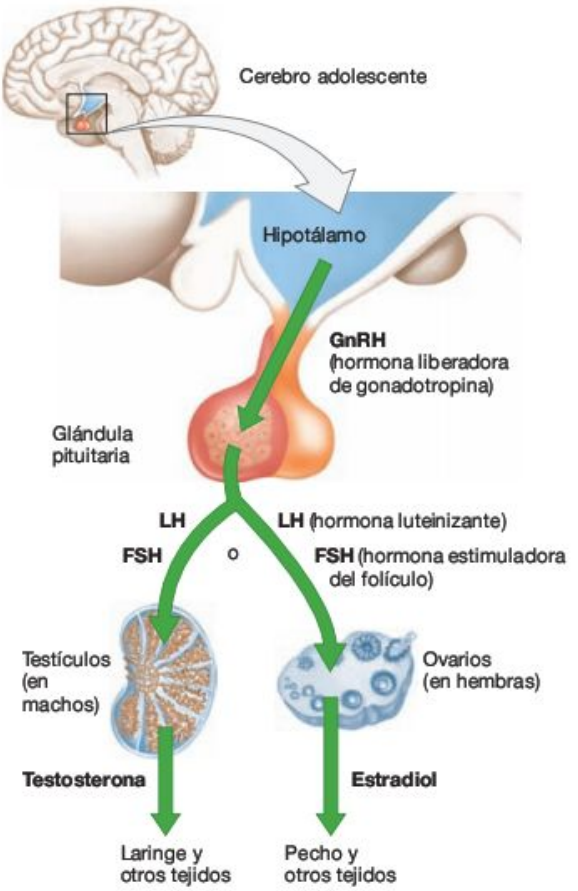


FIGURA 48.11 En los seres humanos, la pubertad se desencadena por las hormonas del hipotálamo y la pituitaria.

PREGUNTA ¿Cómo se compara el control de testosterona y estradiol con el control de la liberación de la cortisona por la glándula adrenal? (Véase Figura 47.14c).

sultado proporciona un fuerte respaldo para la hipótesis de que una hormona del hipotálamo es responsable del inicio de la pubertad.

Entonces, ¿qué desencadena el aumento del GnRH en la edad apropiada? Esta es la cuestión más importante para que los investigadores y médicos interesados en el control hormonal del desarrollo sexual. Aunque la cuestión permanezca sin responder, existen algunos datos sobre la implicación del estado nutricional. Por ejemplo, las chicas con altas reservas de grasa tienden a entrar en la pubertad antes que las chicas que están delgadas. Además, la media actual de edad para el comienzo de la menstruación en las chicas de EE.UU. es sobre los 12 años. Esto es mucho más temprano que la edad media de las mujeres de EE.UU. en los siglos XVIII y XIX, épocas en las que la menstruación empezaba alrededor de los 17 años, cuando el estado nutricional general era más pobre. Continúan las investigaciones sobre la edad, condición nutricional y quizá otros factores que interaccionan para facilitar la liberación de GnRH.

Si recuerdas del Capítulo 47 cómo la hormona adrenal cortisol se controla, sin embargo, puedes sospechar que el modelo de regulación de las hormonas sexuales explicadas en la Figura 48.11 está probablemente simplificado. El Capítulo 47 resalta que muchas hormonas participan en la retroalimentación negativa, también llamada inhibición de retroalimentación, lo que significa que la presencia de una hormona inhibe el factor que desencadena su liberación. ¿Las hormonas sexuales participan en la retroalimentación negativa? La respuesta corta a esta pregunta es sí. Para apreciar los detalles, investiguemos el control hormonal del ciclo menstrual femenino.

¿Qué hormonas controlan el ciclo menstrual de los mamíferos?

La **Figura 48.12** ilustra la secuencia de eventos en el ovario humano durante el **ciclo menstrual,** un ciclo reproductor mensual. Aunque la duración de este ciclo varía entre las mujeres,

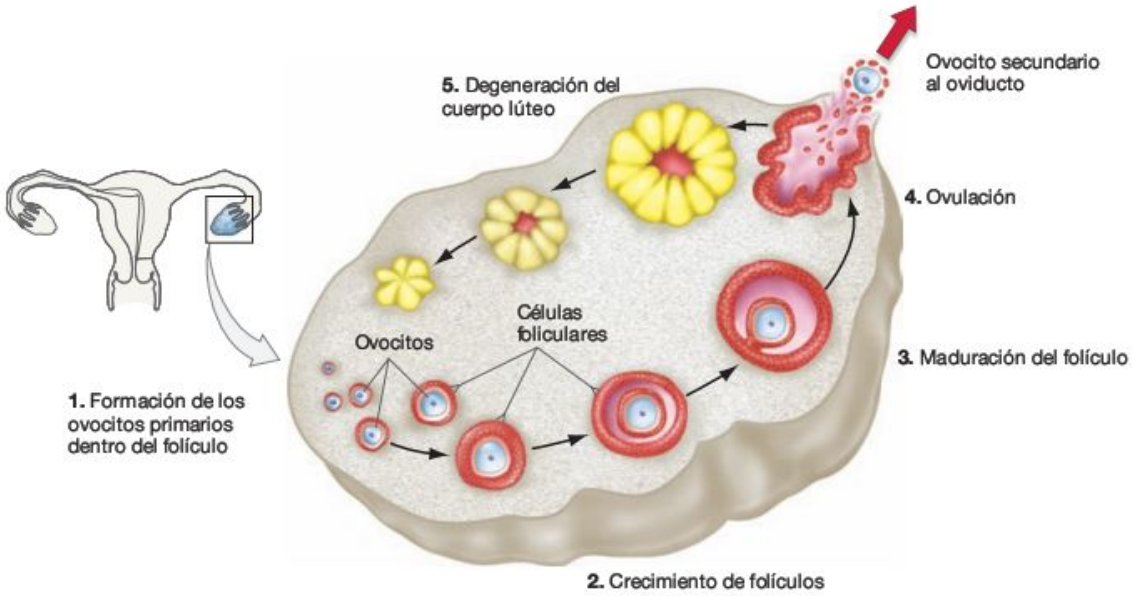


FIGURA 48.12 Los ovarios cambian durante el ciclo menstrual. A medida que el folículo madura, los ovocitos primarios completan la meiosis I. El ovocito secundario que resulta se expulsa del ovario y se desplaza hacia abajo por el oviducto. (Los folículos en realidad no se mueven en un círculo durante el ciclo menstrual; se muestran de esta forma con propósitos ilustrativos únicamente.)

PREGUNTA ¿Qué eventos ilustrados en esta figura se producen durante la fase folicular del ciclo menstrual? ¿Cuáles suceden durante la fase lútea?

la media es de alrededor de 28 días. Junto con los cambios en el ovario ilustrados en esta figura, la pared del útero sufre un notable engrosamiento y recesión; por último, una parte del recubrimiento se desprende y se expulsa a través de la vagina. La combinación de los ciclos del útero y el ovario es el comienzo de la **menstruación,** la expulsión del recubrimiento uterino. Este evento se designa como día 0 del ciclo menstrual.

El ciclo en sí mismo tiene dos fases diferenciadas. Un folículo madura durante la **fase folicular,** que dura una media de 14 días. Los ovocitos primarios completan la meiosis I durante esta fase (ilustrada en la Figura 48.3). La ovulación se produce cuando el folículo madura y libera su ovocito secundario al oviducto. (Los investigadores aún no están seguros de qué ovario, derecho o izquierdo, liberará el óvulo durante la ovulación.) Aunque el tiempo de la ovulación es altamente variable, la siguiente **fase lútea** también dura una media de 14 días. Su nombre se inspira en la formación y subsiguiente degeneración de una estructura llamada **cuerpo lúteo** (sangre amarillenta) del folículo roto. La meiosis II se produce solo si el óvulo está fecundado (véase Sección 48.5).

La frecuencia regular del ciclo menstrual durante años hace que las mujeres sean extremadamente inusuales entre los mamíferos. Aunque algunos mamíferos ovulan múltiples veces durante el año, la mayoría ovula solo durante las temporadas de apareamiento, a menudo como respuesta a indicadores medioambientales; es más frecuente que en respuesta a indicadores de los machos. Además, solo los seres humanos y otros grandes primates menstrúan. En la gran mayoría de mamíferos, el recubrimiento del útero se reabsorbe si el embarazo no llega a producirse. Las hembras que no menstrúan tienen un ciclo estrual y son sexualmente receptivas durante dicho ciclo, también conocido como celo. Pero si un ciclo estrual o un ciclo menstrual se produce, la secuencia básica de eventos, con una fase folicular precedente a la ovulación y la fase lútea posterior a la ovulación, es común entre los mamíferos. Cuando se produce, el control hormonal del ciclo estrual y los ciclos menstruales son también similares.

¿Cómo cambian la pituitaria y las hormonas ovulares en el ciclo menstrual? Las señales de las hormonas son responsables de los cambios que se producen en el útero y los ovarios durante el ciclo menstrual. Para los biólogos que querían probar cómo las hormonas hipotalámicas, pituitarias y ovulares interaccionan para regular el ciclo menstrual, la primera tarea era documentar cómo las hormonas cambiaban con el tiempo. Al controlar la concentración de hormonas en la sangre u orina de un gran número de mujeres, los investigadores fueron capaces de documentar cambios notables en las concentraciones de estradiol y otras hormonas. La LH y la FSH se producen en la glándula pituitaria durante cada ciclo en respuesta a la GnRH; la hormona esteroide **progesterona** se produce junto con los estrógenos, incluyendo el estradiol en los ovarios.

Algunas observaciones se extraen de la información de la **Figura 48.13.** Los niveles de LH son constantes excepto un pico que comienza justo antes de la ovulación, lo que sugiere que la LH puede desencadenar este evento. Las concentraciones de FSH, por el contrario, son relativamente altas durante la fase fo-

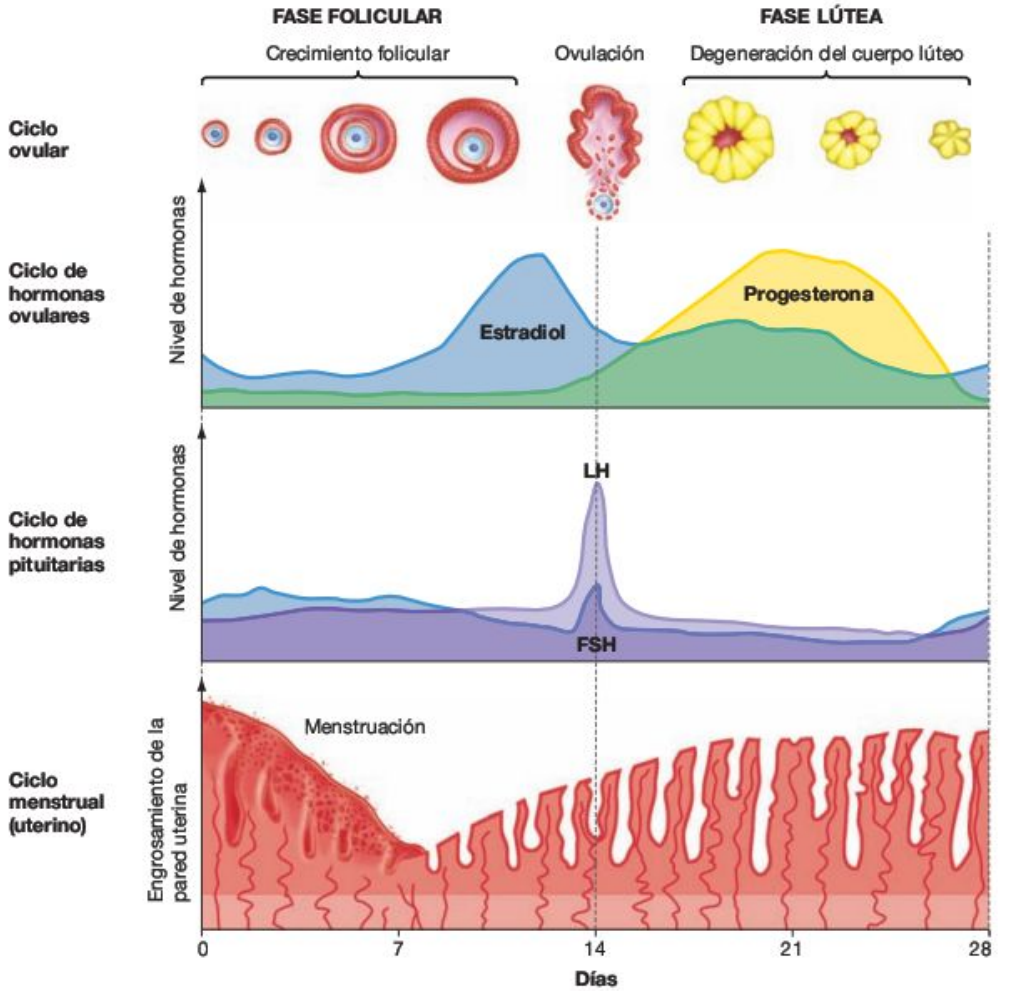


FIGURA 48.13 Cambios que se producen durante el ciclo menstrual de una mujer. Durante el ciclo menstrual, se producen cambios en las concentraciones de las hormonas pituitarias LH y FSH, el ovario, las concentraciones de hormonas ovulares, estradiol y progesterona y la pared del útero. Al principio del ciclo, la pared del útero engrosada se desprende y se expulsa a través de la vagina.

licular y descienden en la fase lútea, aunque también hacen un pequeño pico antes de la ovulación. La progesterona está presente a niveles bajos durante la fase folicular, pero a niveles altos durante la fase lútea. Esta observación sugiere que la progesterona puede apoyar la maduración del engrosamiento de la pared uterina. Las concentraciones de estradiol cambian de una forma mucho más compleja, como se refleja en el pico al final de la fase folicular. En general, el estradiol surge durante la fase folicular, mientras que la progesterona surge durante la fase lútea. Pautas similares se observan en otros mamíferos, desde los marsupiales a los ratones. ¿Cómo se regulan estos cambios?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Human Reproduction

¿Cómo interaccionan las hormonas pituitarias y ovulares? Varios experimentos ayudaron a establecer que los cambios en la concentración del estradiol y la progesterona afectan a la liberación de las hormonas pituitarias LH y FSH. Los investigadores trabajaron con tres voluntarias cuyos ovarios habían sido extraídos a causa de crecimientos cancerosos y otros problemas. Las mujeres recibían bajos niveles constantes de estradiol, que parecía ejercer una retroalimentación negativa en la LH y la FSH. Pero cuando los investigadores inyectaban dosis grandes de estradiol o con progesterona, la situación cambiaba completamente. Por ejemplo, un aumento del estradiol estimulaba el pico notable en los niveles de LH. Esto sugería que la retroalimentación positiva estaba teniendo lugar, es decir, que altos niveles de estradiol aumentaban la liberación de esta hormona reguladora, aunque las bajas dosis de esta la suprimían. Las inyecciones de progesterona, por el contrario, parecían inhibir tanto la LH como la FSH. La progesterona ejerce solo retroalimentación negativa en las hormonas pituitarias.

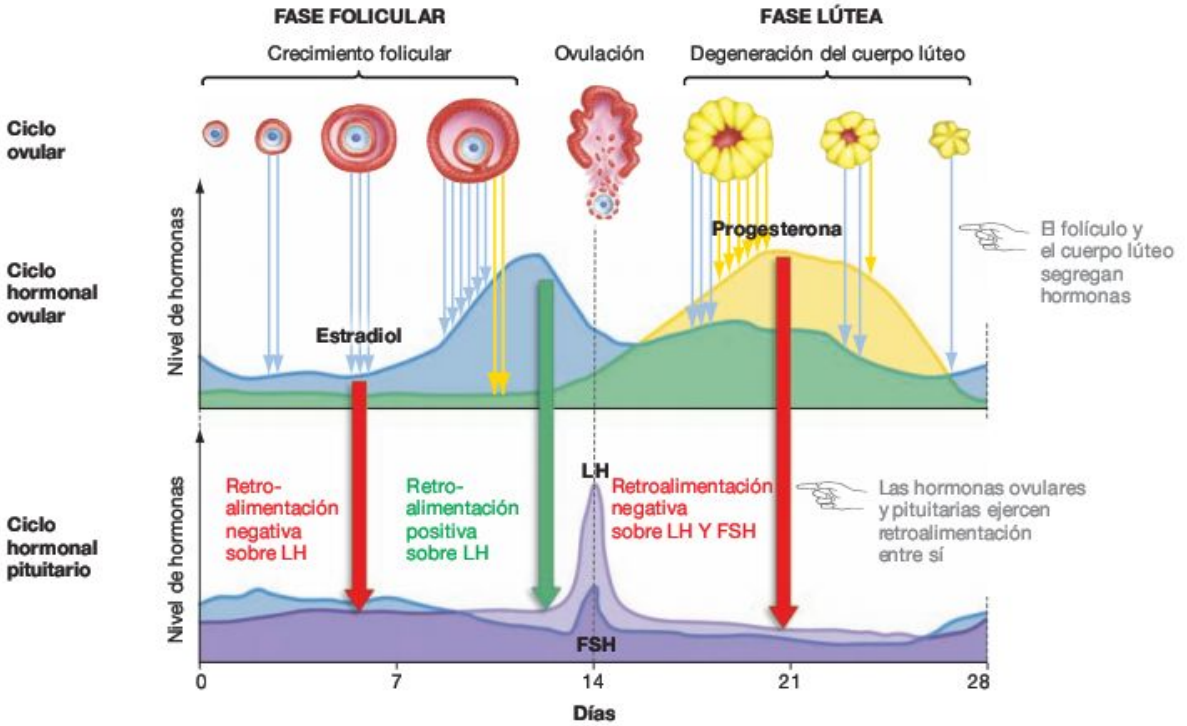


FIGURA 48.14 El ciclo menstrual se regula por la compleja interacción entre hormonas. Las hormonas pituitarias FSH y LH controlan la liberación de estradiol y progesterona de los tejidos reproductores. El estradiol y la progesterona pueden ejercer una retroalimentación negativa, retroalimentación positiva o ambas, dependiendo de la concentración de hormonas pituitarias.

Gracias a docenas de experimentos como este, llevados a cabo por gran variedad de laboratorios durante las últimas décadas, los investigadores tienen ahora una buena idea de cómo interaccionan las hormonas. Para resumir la interacción entre LH, FH, estradiol y progesterona, empecemos en el día 0 y sigamos los eventos del ciclo en progresión.

Cuando el ciclo comienza, el útero está expulsando la gran parte de su recubrimiento durante la menstruación. En el ovario, se estimula un folículo para que se desarrolle bajo la influencia de la FSH. Cuando el folículo crece, su producción de estradiol empieza gradualmente a aumentar. El aumento de estradiol estimula la mitosis y un aumento de las células que recubren el útero. El folículo también produce una pequeña cantidad de progesterona. Mientras que los niveles de estradiol aún están relativamente bajos, esta hormona detiene la secreción de LH a través de retroalimentación negativa. Una vez que el folículo ha crecido lo suficiente como para producir grandes cantidades de estradiol, sin embargo, la hormona comienza a ejercer una retroalimentación positiva en la secreción de LH. Tal y como muestra la Figura 48.13, esta retroalimentación positiva alcanza un pico en el nivel de LH justo después de la concentración pico de estradiol. El aumento de LH desencadena la ovulación y termina la fase folicular. Si entiendes cómo el estradiol afecta a la LH en el cambio de regulación negativa a regulación positiva, deberías ser capaz de predecir el efecto de (1) inyectar a una de las mujeres voluntarias altos niveles de estradiol al comienzo del ciclo, y (2) utilizar un medicamento para mantener la producción de estradiol a niveles bajos durante todo el ciclo.

A medida que el cuerpo lúteo se desarrolla a partir de los restos del folículo roto, segrega grandes cantidades de progesterona y pequeñas cantidades de estradiol en respuesta a la LH. Este aumento de progesterona disminuye la producción de LH y FSH, y activa el recubrimiento del útero, creando un tejido esponjoso con un adcuado suministro de sangre. En este sentido, la progesterona crea un entorno que apoya el desarrollo embrionario en caso de que se produzca la fecundación.

Sin embargo, si la fecundación no se produce, el cuerpo lúteo se degenera aproximadamente 12 días después de la ovulación. Los niveles de progesterona disminuyen como resultado, lo que causa que el recubrimiento del útero se degenere. Una vez que los niveles de progesterona han disminuido, el hipotálamo y la pituitaria se liberan del control inhibidor que la progesterona ejerce. Los niveles de LH y FSH se elevan y un nuevo ciclo comienza. Las interacciones entre FSH, LH, estradiol y progesterona están resumidas en la **Figura 48.14,** y la interacción entre las hormonas pituitarias y ovulares son similares en otras especies de mamíferos que han sido estudiadas hasta el momento.

Manipulación de los niveles hormonales para evitar el embarazo La información del control hormonal del ciclo menstrual abre nuevas posibilidades a la investigación del control de reproducción. Específicamente, los investigadores han encontrado que manipular los niveles de progesterona y estradiol puede evitar la ovulación y servir como un método efectivo y seguro contra los embarazos indeseados.

TABLA 48.3 **Comparación de métodos anticonceptivos**

Ver texto para explicación del «porcentaje de efectividad»

Tipo	Nombre	Modo de acción	Porcentaje de efectividad
Métodos basados en hormonas	Píldora, parche, anillo, inyección, implante	Proporciona una cantidad cíclica continua de progesterona o progesterona más estradiol	92 al 99,9*
Métodos de barrera	Preservativo	Cubre el pene y evita que el esperma entre en la vagina	85
	Preservativo femenino	Cubre los labios, vagina y cérvix y evita que el esperma penetre en el útero	79
	Diafragma	Cubre el cérvix y evita que el esperma penetre en el útero	84
	Esponja	Cubre el cérvix y evita que el esperma entre en el útero; también contiene una molécula que inmoviliza el esperma	84
	Espermicida	Gelatina o crema que cubre el cérvix y evita que el esperma entre en el útero; también contiene una molécula que inmoviliza el esperma	71
Métodos de conducta	Método del ritmo	La pareja evita la relación vaginal durante la etapa de ovulación	80
	Marcha atrás	El hombre retira el pene antes de la eyaculación	73
Evitar la implantación	IUD (dispositivo intrauterino)	Pequeña estructura en forma de T introducida en el útero; modo de acción desconocido	99
	Contracepción de emergencia	Proporciona progesterona o progesterona con estradiol después de una relación vaginal desprotegida	92
	RU-486	Bloquea los receptores de progesterona para que la menstruación se produzca después de la fecundación o la implantación	92

*Depende del sistema utilizado.

Los métodos basados en el control de hormonas contienen versiones sintéticas de progesterona o progesterona con estradiol. Estas hormonas detienen la liberación de GnRH y FSH a través de retroalimentación negativa. El pico de LH no se produce, por lo que durante la fase folicular del ciclo el folículo no madura y la ovulación no se produce.

Si una mujer usa hormonas en forma de píldora, estas se toman de manera cíclica. Las píldoras que contienen hormonas se toman durante tres semanas y se para durante una semana para permitir la menstruación. Un método más reciente de inhibir la ovulación implica el implante de una hormona sintética bajo la piel; estos implantes son extremadamente eficaces y duran hasta cinco años. En EE.UU., las píldoras de control de embarazo son el método anticonceptivo más usado.

Sin embargo, como indica la **Tabla 48.3,** los métodos basados en hormonas son solo uno de los diferentes enfoques para evitar el embarazo. Otros tipos de métodos trabajan para impedir que el esperma alcance el ovocito, o interferir en la implantación del embrión.

La columna «Porcentaje de efectividad», a la derecha de la tabla, indica el porcentaje medio de mujeres que no se quedan embarazas durante un año normal de utilización del método. En muchos casos, el porcentaje de efectividad aumenta notablemente si las parejas usan el método «perfectamente», es decir, tal y como se recomienda para la efectividad óptima, durante todos los episodios de la relación sexual.

Cuando el espermatozoide y el óvulo se unen, el ciclo menstrual se detiene. El cuerpo lúteo no se degenera, y la progesterona y el estradiol permanecen a niveles altos. La menstruación no tiene lugar. En su lugar, la madre está embarazada.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

Un conjunto de hormonas interaccionan de forma compleja para regular el ciclo menstrual humano.

Deberías ser capaz de...

1) Describir la función de la FSH, LH, estradiol y progesterona a lo largo de un ciclo.
2) Explicar las consecuencias de la retroalimentación positiva entre el estradiol y la LH negativa entre la progesterona y la LH y FSH.
3) Predecir las consecuencias de un medicamento que impida la liberación de una de estas cuatro hormonas durante un ciclo.

48.5 Embarazo y nacimiento en mamíferos

Recuerda que en la Sección 48.2 se explicaba cómo la viviparidad permitía que la madre proporcionara un entorno cálido y protegido para su descendencia en el desarrollo temprano.

Las especies ovíparas que guardan o incuban sus huevos también proporcionan un entorno seguro y cálido para sus crías. Sin embargo, la inversión de tiempo que los padres dedican a cada cría tiene un coste: cuanto más tiempo dedique una madre a una cría, el número de crías que pueda producir será menor. Este dilema entre calidad y cantidad de la descendencia se exploraba con más detalle en el Capítulo 41.

El embarazo y la **lactancia** (proporcionar leche para alimentar a las crías tras el parto) representan algunas de las formas más extremas de cuidado parental entre animales. Y en algunos mamíferos, el cuidado parental continúa mucho después de que la lactancia termine. Los seres humanos, por ejemplo, son altamente o completamente dependientes de sus padres en lo que se refiere a protección y alimentación hasta la pubertad o la edad adulta temprana.

Examinemos cómo las madres uterinas hacen esta inversión, empezando desde la fecundación y terminando con el parto, de nuevo utilizando a los seres humanos como ejemplo.

Eventos más importantes durante el embarazo

Una vez que se libera del ovario humano, un ovocito secundario es viable en menos de 24 horas. El esperma humano, por el contrario, es capaz de fecundar un óvulo durante hasta cinco días. Por tanto, la relación sexual en los seres humanos tiene que realizarse menos de cinco días antes de la ovulación, o justo después de la ovulación para que el embarazo se produzca.

Aunque una eyaculación puede contener cientos de millones de espermatozoides, la mayoría mueren en el trayecto al útero. Solo de 100 a 300 consiguen llegar realmente al oviducto, donde la fecundación tiene lugar.

El Capítulo 22 explica en detalle cómo el espermatozoide y el ovocito (óvulo) interaccionan cuando se unen. Recuerda que el contacto entre el espermatozoide y el ovocito desencadena la **reacción acrosomal,** en la que las enzimas liberadas de la cabeza del espermatozoide se abren camino a través de la membrana del ovocito. Una vez que las membranas del ovocito y el espermatozoide se han unido, el núcleo del ovocito completa la meiosis II. Los dos núcleos entonces se unen y forman un cigoto diploide.

Las contracciones del músculo liso en el oviducto mueven gradualmente al cigoto a través del útero. A medida que viaja, la célula comienza a dividirse por mitosis. Al mismo tiempo alcanza el recubrimiento del útero, el embrión está formado por una bola de células. Entonces se lleva a cabo la **implantación,** momento en el que queda adherido a la pared vascularizada del útero. El embrión se quedará en el útero durante todo el periodo de desarrollo, o **gestación,** de aproximadamente 270 días (9 meses) en los seres humanos. El **Cuadro 48.3** contrasta los periodos de gestación observados en los

CUADRO 48.3 ¿Cómo se produce la gestación y el desarrollo en los marsupiales?

Puede que recuerdes del Capítulo 34 que los mamíferos están compuestos por tres grupos monofiléticos: los monotremos, los uterinos y los marsupiales. Aunque todos los mamíferos son endotérmicos, tienen piel y lactan, estas tres familias se distinguen por su modo de reproducción. Los **monotremos** ponen huevos y los incuban hasta la eclosión. En los **uterinos,** las madres llevan las crías durante relativamente largos periodos de desarrollo durante la gestación y los alimentan a través de la placenta. Pero en los **marsupiales,** el cuerpo lúteo no se mantiene como en los uterinos, y no se forma una placenta. En su lugar, las crías se expulsan del cuerpo de la madre al final del ciclo estrual, cuando están mucho menos desarrollados que las crías de los mamíferos uterinos cuando completan la gestación.

La **Figura 48.15a** muestra un canguro recién nacido. La mandíbula, intestinos, pulmones y patas delanteras están relativamente bien desarrollados en el nacimiento. Como resultado, la cría es capaz de escalar por la vagina de la madre hasta un pezón, que normalmente encierra en una bolsa creada por un pliegue de piel. Las crías se mantienen en este lugar y continúan su desarrollo, alimentadas por la leche materna (**Figura 48.15b**). Incluso después de crecer lo suficiente para dejar la bolsa y empezar a moverse y alimentarse por sí mismas, las crías regresan a la bolsa en busca de protección (**Figura 48.15c**).

(a) Canguro rojo en el nacimiento.

(b) Cuatro semanas después del nacimiento.

(c) Cuatro meses después del nacimiento.

FIGURA 48.15 Los marsupiales cambian un largo periodo de gestación por un largo periodo de lactancia. Las crías uterinas pasan largo tiempo dentro de la madre siendo alimentados y protegidos, y un tiempo relativamente corto alimentados con leche después del nacimiento. Las crías de los marsupiales pasan muy poco tiempo en el interior de la madre y un tiempo relativamente corto siendo alimentados por la leche y protegidos en la bolsa después del nacimiento.

seres humanos y en otros mamíferos uterinos con las pautas observadas en los marsupiales.

Una vez que el embrión se implanta en la pared del útero, sus células empiezan a sintetizarse y segregar una hormona llamada **gonadotropina coriónica humana (hCG).** La hormona hCG es un mensajero químico que impide que el cuerpo lúteo degenere. Cuando la hormona hCG está presente, los ovarios continúan segregando progesterona y el ciclo menstrual se detiene. El embrión produce hCG suficiente, que se expulsa en la orina de la madre para usarse como un indicador de las pruebas de embarazo.

Primer trimestre En los seres humanos, la gestación está dividida en etapas de tres meses llamadas trimestres. No mucho después de que la implantación suceda, se llevan a cabo movimientos masivos de células que tienen como resultado la formación de tres tejidos embrionarios llamados ectodermo, endodermo y mesodermo (véase Capítulo 22). A las ocho semanas de vida, estos tejidos se han diferenciado en varios órganos y aparatos del cuerpo. También en este momento, el corazón ha comenzado a impulsar la sangre a través del aparato circulatorio. El embrión en esta etapa se llama **feto** (**Figura 48.16a**).

También en este primer trimestre, el ectodermo embrionario aporta varias membranas importantes. Una de estas membranas, llamada **amnios,** rodea completamente el embrión. El amnios en algún momento se llena con fluido amniótico, que proporciona al embrión una capa protectora.

El otro evento importante de este primer trimestre es la formación de la **placenta.** Este órgano empieza a formarse en la pared uterina unas semanas después de la implantación. La placenta está compuesta por tejidos de la madre y el embrión. Esta contiene un suministro denso de vasos sanguíneos de la madre, por lo que es la fuente primaria de nutrición del feto en desarrollo. Las arterias transportan la sangre del sistema circulatorio del feto, a través del **cordón umbilical,** para formar un extensivo lecho capilar en la placenta. En este sentido, la placenta proporciona una gran superficie de área para el intercambio de gases, nutrientes y desechos entre la sangre materna y fetal, incluso aunque la sangre materna y fetal no se mezclen. La placenta también segrega diversas hormonas. Por ejemplo, al terminar el primer trimestre, las células de la placenta sintetizan y segregan grandes cantidades de progesterona y estradiol, más de lo normal al reemplazar las hormonas producidas por el cuerpo lúteo, que se ha degenerado en este momento. Estas hormonas impiden la liberación de GnRH, LH y FSH a través de retroalimentación negativa, y evitan la maduración y ovulación de folículos adicionales.

Si entiendes cómo las hormonas influyen en el embarazo, deberías ser capaz de explicar (1) por qué las mujeres que producen bajos niveles de progesterona del cuerpo lúteo son más propensas al aborto espontáneo, y (2) por qué la terapia de progesterona para ayudar a estas mujeres puede interrumpirse de forma segura después del primer trimestre.

Segundo y tercer trimestres Después de que los órganos fetales y la placenta se formen durante el primer trimestre, el resto del desarrollo se centra en el crecimiento (**Figuras 48.16b** y **48.16c**). Durante las últimas semanas del embarazo, el cerebro y los pulmones experimentan un crecimiento y desarrollo notables. Si un bebé nace prematuramente, el reto primario de los cuidadores es mantener el suministro de oxígeno. En muchos casos, se requiere una intervención radical para mantener al bebé con vida hasta que los pulmones puedan completar su desarrollo (véase Cuadro 44.1).

Las instalaciones y el nivel de cuidado hospitalario que necesitan los bebés prematuros hacen que destaque cómo las madres están adaptadas increíblemente para alimentar al feto en el útero. Miremos más de cerca este aspecto tan importante del embarazo.

FIGURA 48.16 Desarrollo del feto humano.

EJERCICIO En cada fotografía, etiqueta las manos, ojos y cordón umbilical. Estima la proporción del tamaño de la cabeza con respecto al del cuerpo en cada fotografía.

¿Cómo alimenta la madre al feto?

En las especies ovíparas, la madre proporciona a los huevos todos los nutrientes y fluidos necesarios hasta la incubación. Pero en algunas especies vivíparas, los huevos son relativamente pequeños y contienen un limitado suministro de nutrientes. En estas especies, el desarrollo del embrión depende del cuerpo de la madre para el oxígeno, la energía química en forma de azúcares, aminoácidos y otras materias primas para el crecimiento y expulsión de desechos. ¿Qué cambios fisiológicos se producen en las madres humanas para satisfacer esta demanda?

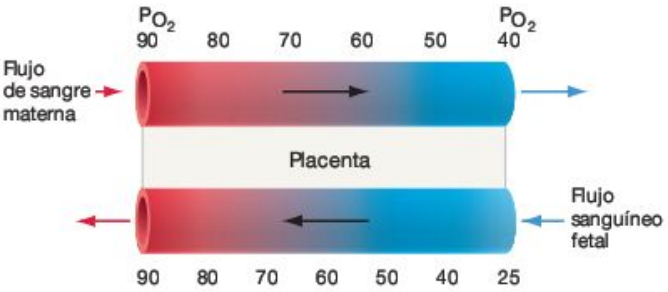
Para responder esta cuestión, los investigadores se han centrado en los sistemas básicos de transporte del cuerpo: el corazón, los pulmones y los vasos sanguíneos. Durante el embarazo, los aparatos circulatorio y respiratorio cambian para aumentar la eficiencia del transporte de nutrientes y el intercambio de gases con el feto. Por ejemplo, el volumen total de sangre de una mujer se aumenta hasta al 50 por ciento durante el embarazo. Para satisfacer esta demanda, los vasos sanguíneos maternos se dilatan y la presión sanguínea disminuye. El corazón de la madre se agranda y empieza a latir más rápidamente. El resultado es que el nivel cardiaco total de la madre aumenta hasta en un 50 por ciento en el transcurso del embarazo.

La respiración de la madre y el volumen también aumentan para satisfacer la necesidad de oxígeno del feto y su producción de dióxido de carbono. Se llevan a cabo además importantes adaptaciones para aumentar la eficiencia del intercambio de gases entre la madre y el embrión. Tal y como muestra la **Figura 48.17,** los flujos de la sangre materna y fetal en la placenta se producen por un mecanismo de contracorriente en muchas especies. Tal y como explicaba el Capítulo 41, los flujos contracorriente mantienen el gradiente de concentración que aumenta la eficiencia de la difusión u otros tipos de intercambio. La información de las presiones parciales de oxígeno mostradas en la Figura 48.17a son de experimentos con ovejas.

El flujo contracorriente no se produce en la placenta humana, por lo que la sangre fetal no es tan oxigenada como la sangre de la oveja. Aun así, algunos mecanismos permiten el intercambio de oxígeno entre la madre y el feto. Por ejemplo, las arterias maternas de los seres humanos se vacían en un espacio de conjunción entre la madre y porciones fetales de la placenta. Este espacio está lleno con unas proyecciones pequeñas llamadas villi, que contienen vasos sanguíneos fetales. Por tanto, una gran superficie del feto se sumerge con la sangre altamente oxigenada de la madre. Los villi fetales son análogos a los alveolos de los pulmones (véase Capítulo 44), que proporcionan una gran superficie de intercambio de gases.

La **Figura 48.17b** ilustra otra adaptación que aumenta el nivel de oxígeno transportado al feto. Observa que los ejes de este gráfico dan una presión parcial de oxígeno en la sangre o en los tejidos en contra del porcentaje de hemoglobina que mantiene el oxígeno a esa presión. (Recuerda que el Capítulo 44 explicaba que este tipo de gráfico se llama **curva de equilibrio de oxígeno-hemoglobina).** El punto clave es que la información de la hemoglobina fetal se cambia a la izquierda

(a) Flujo sanguíneo contracorriente en el placenta.



(b) La curva de saturación de oxígeno-hemoglobina en el feto y la madre.

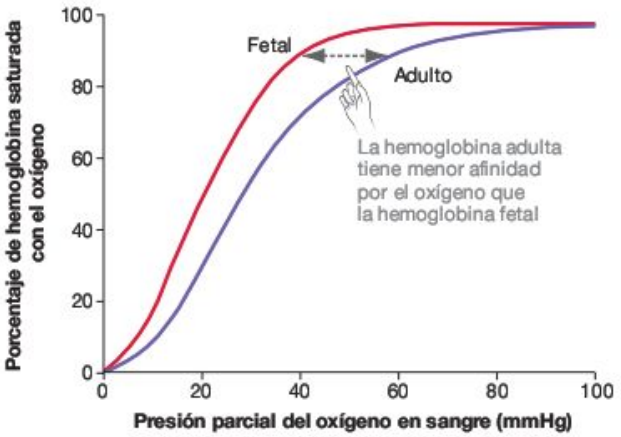


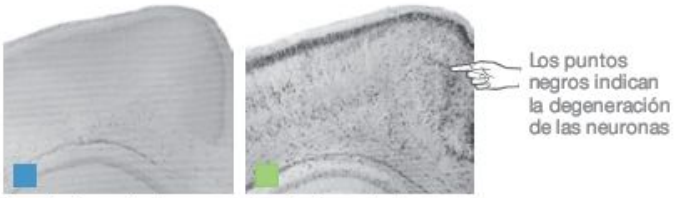
FIGURA 48.17 Las adaptaciones que aumentan el suministro de oxígeno al feto.

EJERCICIO En el apartado (a), dibuja las flechas de oxígeno que pasa de la sangre materna a la sangre fetal.

de la información para la hemoglobina adulta. Como resultado, la sangre del feto siempre tiene más afinidad con el oxígeno que la sangre de la madre. Los biólogos interpretan esta pauta como una adaptación. La alta afinidad de oxígeno de la hemoglobina fetal garantiza que el feto siempre sea capaz de adquirir oxígeno de la madre.

Antes de dejar este tema del embarazo, es importante saber que las madres y los embriones intercambian más que nutrientes y desechos. Por ejemplo, considera la tragedia de la talidomida. Durante la década de 1950, cientos de niños quedaron afectados por el consumo por parte de sus madres del tranquilizante talidomida, que se traspasaba al torrente sanguíneo fetal y causaba defectos de nacimiento, casi siempre un acortamiento de los brazos. Aunque la talidomina ahora está prohibida a las embarazadas, el alcohol representa un problema similar. Los niños de madres que beben alcohol tienen gran riesgo de experimentar hiperactividad, discapacidades de aprendizaje graves y depresión. De forma colectiva, estos síntomas se llaman **síndrome alcohólico fetal (FAS).**

(a) Las secciones de cerebro de ratas recién nacidas a las que se les ha inyectado solución salina o solución salina con etanol.



(b) Peso del tejido cerebral de ratas recién nacidas a las que se les ha inyectado solución salina o solución salina con etanol.

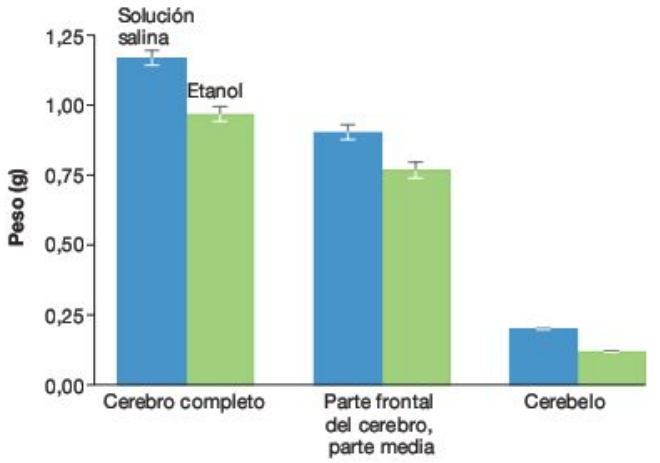


FIGURA 48.18 El etanol mata las células cerebrales en las ratas recién nacidas.

PREGUNTA Este estudio fue diseñado para probar los efectos de una única dosis de alcohol. ¿Cómo modificarías el estudio para probar los efectos de la exposición a largo plazo al alcohol durante el embarazo?

Para comprender por qué el FAS existe, recuerda que el cerebro experimenta un crecimiento especialmente rápido en el tercer trimestre del desarrollo, y entonces considera la información mostrada en la **Figura 48.18.** La Figura 48.18 muestra dos vistas del cerebro de ratas recién nacidas. Un día antes de tomar estas fotografías, se inyectó una solución salina no dañina a un grupo de ratas embarazadas, en una dosis de 2,5 g por kg de peso corporal; al otro grupo se le inyectó la misma solución, excepto que en este caso contenía un 20 por ciento de etanol. Para una mujer de peso medio, esto sería el equivalente de 2,5 latas de cerveza o copas de vino. Las motas negras en el cerebro de las ratas tratadas con etanol indican la degeneración de las neuronas. El histograma de la Figura 48.18b ilustra una consecuencia: las ratas tratadas con etanol tienen el cerebro más pequeño que las ratas tratadas con la solución salina. El mensaje que se extrae de esta información es que el etanol destruye las neuronas en desarrollo y que incluso una dosis «moderada» de alcohol puede tener un efecto devastador. Basándonos en estos resultados, los médicos recomiendan que las mujeres embarazadas *no* beban nada de alcohol.

Nacimiento

Aunque los mecanismos responsables del desencadenamiento del parto no se comprenden por completo, la hormona **oxitocina** es claramente esencial en la estimulación de las células de los músculos de la pared uterina para que empiecen las contracciones. Las contracciones que expulsan al feto del útero fuera del cuerpo de la madre constituyen el **parto.**

Durante la primera etapa del nacimiento, el útero se contrae a una frecuencia relativamente baja. A medida que el parto progresa, el cérvix de la base del útero empieza a abrirse, o dilatarse (**Figura 48.19**). Una vez que el cérvix se dilata por completo, las contracciones uterinas empiezan a ser

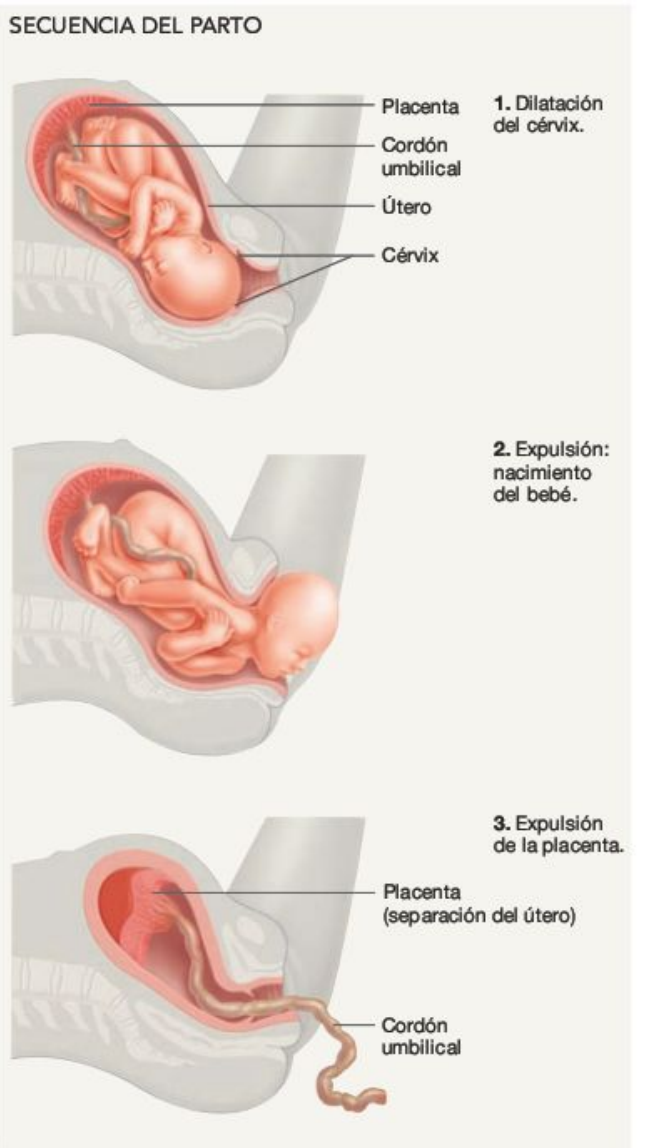


FIGURA 48.19 La secuencia del parto en seres humanos.

PREGUNTA Los bebés humanos normalmente nacen boca abajo, como se muestra en la imagen. Tienes que predecir las consecuencias de un bebé en posición boca arriba, o con los pies por delante en el canal del parto.

más forzadas, largas y frecuentes. En algún momento, el feto se expulsa a través del cérvix a la vagina.

Después del parto, la placenta sigue adherida a la pared uterina. Entonces los auxiliares pinzan y cortan el cordón umbilical que conecta el niño con la placenta. Cuando la madre expulsa la placenta y las membranas, el nacimiento ha concluido.

Aunque esta descripción suena simple, en realidad puede tener lugar un gran número de complicaciones. Considera la información de la **Figura 48.20.** El gráfico muestra el número de madres suecas que murieron, por cada 100.000 partos, en intervalos de cinco años entre 1760 y 1980. En 1970, aproximadamente 1,4 madres murieron por cada 100.000 partos en los que los niños nacían. En la mayoría de los casos, la causa de la muerte es la pérdida de sangre o la infección después del parto. Observa el eje vertical logarítmico, y que el índice más bajo de mortalidad se produjo como resultado del lavado de manos a finales de 1870. Como resultado de las técnicas estériles, antibióticos y la tecnología de transfusiones de sangre, el índice de mortalidad sueco ha disminuido hasta menos del 0,007 por ciento. El avance de la cesárea, un mejor cuidado de los bebés y la mejora en los tratamientos de las enfermedades de Rh también han conseguido que la mortalidad infantil disminuya en muchos países. Aunque por lo general no se tiene en cuenta, esta inmensa reducción del índice de mortalidad en el parto se considera uno de los grandes triunfos de la medicina moderna. Por desgracia, muchos países carecen de instalaciones estériles y antibióticos adecuados, por lo que la mortalidad de madres e hijos sigue siendo bastante elevada en esos países.

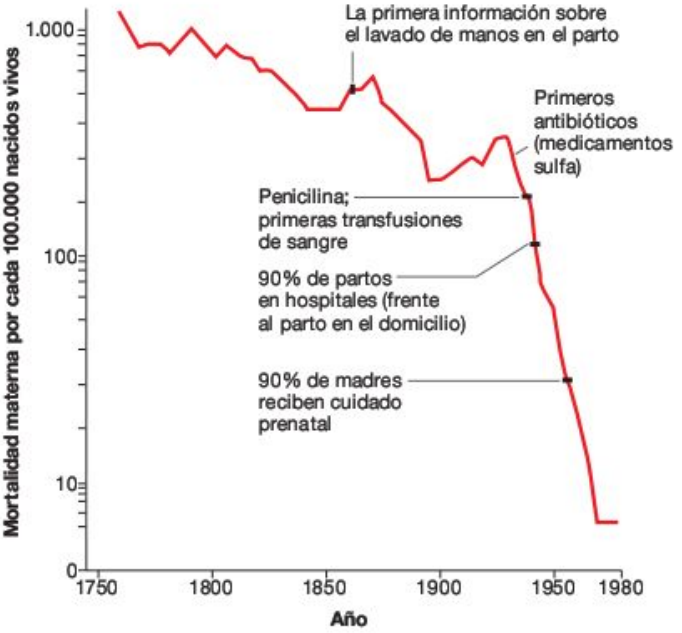


FIGURA 48.20 La mortalidad materna durante el parto ha disminuido considerablemente. Estos datos son de Suecia; la escala del eje vertical es logarítmica. Nota: en 1861 un investigador publicó información convincente de que el lavado de manos reducía notablemente la mortalidad materna durante el parto, pero los doctores se resistían a la idea hasta que Pasteur publicó su teoría de la enfermedad por gérmenes en 1878.

PREGUNTA Si una mujer de Suecia en 1760 tenía 10 niños en toda su vida, ¿cuál era la posibilidad de que muriera en uno de los partos?

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

El aparato reproductor de los animales es altamente variable. Muchos animales pueden cambiar de reproducción asexual a sexual. Cuando la reproducción sexual se produce, la fecundación puede ser externa o interna y el desarrollo del embrión puede tener lugar en el interior o en el exterior del cuerpo de la madre, dependiendo de la especie.

Solo unas cuantas especies animales se reproducen exclusivamente por medios asexuales, pero muchas alternan entre reproducción asexual y sexual. La reproducción asexual tiene como resultado descendientes que son genéticamente idénticos al progenitor. Por el contrario, cada descendiente producido sexualmente es genéticamente único, debido a la recombinación de genes durante la meiosis y la fusión de los gametos haploides de dos padres diferentes durante la fecundación.

En seres humanos, la producción de espermatozoides y óvulos se diferencia en varios aspectos. La espermatogénesis es continua a través de la vida adulta de los machos, pero en las mujeres todas las células que se dividen mitóticamente para empezar la ovogénesis se han formado al principio del desarrollo. La meiosis en las mujeres también se detiene durante largos periodos de tiempo. Finalmente, la división celular durante la meiosis es tan desigual que se produce solo un óvulo (en vez de cuatro) por cada ovocito primario.

La fecundación es externa en muchos animales acuáticos, pero es interna en la mayoría de las especies terrestres. La liberación de los gametos durante la fecundación externa puede sincronizarse por el cortejo o posiblemente por las feromonas. La investigación sobre la fecundación interna ha aportado información sobre el apareamiento múltiple y la competición de esperma. De estos estudios, han surgido dos grandes generalizaciones de la competición de esperma. En primer lugar, el último macho en el apareamiento normalmente es el padre de un número desproporcionadamente grande de descendientes. En segundo lugar, los machos de especies que toman parte en la competición de esperma tienen testículos relativamente grandes para su tamaño total.

Una vez que el óvulo está fecundado, las hembras pueden poner los huevos o retenerlos en el interior para dar a luz a sus crías. Al estimar las relaciones evolutivas entre las especies relacionadas con la viviparidad y la oviparidad, los investigadores han determinado que la viviparidad se ha desarrollado muchas veces de forma independiente. En algunos grupos al menos, la viviparidad ha podido ser una adaptación que aumente la supervivencia de las crías en hábitats fríos.

Deberías ser capaz de explicar por qué se espera que los peces que cuidan de sus crías produzcan menos huevos al año que los

peces que no cuidan de sus crías, si se produce competición de esperma en los peces y cuándo se espera que la fecundación interna tenga lugar en los peces.

Web Animation en www.masteringbio.com

Human Gametogenesis

En los seres humanos, el aparato reproductor masculino está formado por estructuras especializadas para la producción y el almacenamiento de esperma, la síntesis de moléculas importantes encontradas en el semen, o el transporte del semen. El aparato reproductor femenino está compuesto de estructuras especializadas que producen óvulos, reciben el esperma y alimentan la descendencia durante el desarrollo temprano.

En seres humanos, la anatomía externa del aparato reproductor masculino está formada por el pene y el escroto. Los biólogos no están seguros de por qué el escroto se desarrolló en los mamíferos, pero han aportado datos que indican que la selección sexual ha producido variaciones notables en la morfología genital de los insectos y arañas macho. La anatomía interna del aparato reproductor masculino incluye estructuras dedicadas a la producción y almacenamiento de esperma, síntesis de los fluidos accesorios y transporte del semen. La anatomía externa del aparato reproductor femenino humano está formada por la abertura vaginal y el clítoris. La anatomía interna del aparato reproductor femenino se dedica a la formación de óvulos y el transporte o desarrollo de descendientes.

Deberías ser capaz de predecir cómo los médicos alteran los aparatos reproductores femenino y masculino de voluntarios humanos para esterilizarles.

En los seres humanos, el ciclo menstrual está regulado por hormonas de la glándula pituitaria y los órganos de reproducción femeninos. Estas hormonas pueden interaccionar entre sí a través de retroalimentación positiva o negativa. El embarazo se mantiene por señales hormonales entre el embrión y los órganos reproductores de la madre.

El desarrollo y la actividad de las estructuras reproductoras femeninas y masculinas están bajo control hormonal. En los mamíferos, los experimentos han confirmado que la GnRH del hipotálamo libera FSH y LH de la glándula pituitaria. Las hormonas pituitarias, en cambio, regulan la producción de las hormonas gonadales, la testosterona y el estradiol, en los testículos y los ovarios, respectivamente. Las investigaciones sobre el ciclo menstrual de las mujeres han confirmado que el estradiol y la progesterona ejercen una retroalimentación negativa y positiva en la producción de FSH y LH. Las interacciones entre las hormonas pituitarias y ovulares son responsables de regular los cambios cíclicos en los ovarios y el útero.

Cuando se produce la fecundación, el embrión en desarrollo segrega la hormona hCG, que detiene el ciclo menstrual y permite que el embarazo continúe. Durante el primer trimestre, el embrión se implanta en la pared uterina engrosada, los órganos se desarrollan y el órgano nutritivo llamado placenta se forma. Para hacer posible un crecimiento rápido durante el segundo y tercer trimestres, el corazón de la madre late más deprisa y el volumen de bombeado aumenta. Los nutrientes y gases se intercambian eficazmente en la placenta.

Deberías ser capaz de explicar por qué la administración de progesterona es un método efectivo de control de embarazo en los seres humanos.

Web Animation en www.masteringbio.com

Human Reproduction

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué término describe el modo de reproducción asexual en el que la descendencia se desarrolla de huevos no fecundados?
   a. Partenogénesis.
   b. Gemación.
   c. Regeneración.
   d. Fisión.
2. En la competición de esperma, ¿qué es la ventaja del segundo macho?
   a. Cuando las hembras se aparean con dos machos, cada macho fecunda el mismo número de óvulos.
   b. Cuando la hembra se aparea con dos machos, el segundo macho fecunda la mayoría de los óvulos.
   c. Las hembras se aparean normalmente con al menos dos machos antes de poner huevos o quedarse embarazadas.
   d. Los fluidos accesorios evitan el apareamiento con otros machos, por ejemplo formando tapones copulativos.
3. ¿En qué se parecen el pene y el clítoris?
   a. Se desarrollan del mismo conjunto de células embriónicas.
   b. Ambos se desarrollan durante las primeras etapas de la pubertad.
   c. Ambos contienen la uretra.
   d. Ambos producen fluidos accesorios requeridos durante la relación sexual.
4. En la producción de hormonas, ¿cómo se comparan el folículo y el cuerpo lúteo?
   a. Ambos producen principalmente estradiol.
   b. Ambos producen principalmente progesterona.
   c. El folículo produce más estradiol que progesterona; el cuerpo lúteo produce más progesterona que estradiol.
   d. El folículo produce principalmente progesterona; el cuerpo lúteo produce estradiol y progesterona.
5. ¿Qué hormonas pituitarias están implicadas en la regulación del ciclo menstrual?
   a. GnRH y LH.
   b. Estradiol y progesterona.
   c. Oxitocina y LH.
   d. FSH y LH.
6. ¿El cuerpo lúteo se detiene con la fecundación debido a la presencia de qué hormona?
   a. LH.
   b. Estradiol.
   c. Progesterona.
   d. Gonadotropina coriónica humana (hCG).

Respuestas: 1. a; 2. b; 3. a; 4. c; 5. d; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Resume las pruebas experimentales de que *Daphnia* requiere tres indicadores para desencadenar la reproducción sexual. Explica qué indican sobre el entorno estos tres indicadores. Genera una hipótesis sobre por qué la reproducción es adaptativa en estos animales.
2. Compara y contrasta la espermatogénesis con la ovogénesis. ¿Cómo estos dos procesos difieren en el número de células hijas producidas, tamaño del gameto y tiempo de la segunda división meiótica?
3. El medicamento RU-486 bloquea los receptores de progesterona en el útero. ¿Por qué este medicamento acaba con el embarazo en los seres humanos, incluso si la implementación se ha producido?
4. Explica la diferencia entre la retroalimentación negativa y positiva en el control hormonal del ciclo menstrual femenino. ¿Cómo es posible que el estradiol inhiba la liberación de LH en un momento del ciclo reproductivo pero la estimule en otro momento?
5. ¿Por qué se aconseja a las madres embarazadas que no fumen, beban alcohol o bebidas con cafeína?
6. Supongamos que las hembras de algunas especies de insectos se aparean normalmente con dos machos y eligen sus parejas basándose en el cortejo y otras características. Tienes que predecir si las hembras deberían ser más exigentes con el primer macho, el segundo macho o con ambos por igual. Explica la lógica de esta predicción.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

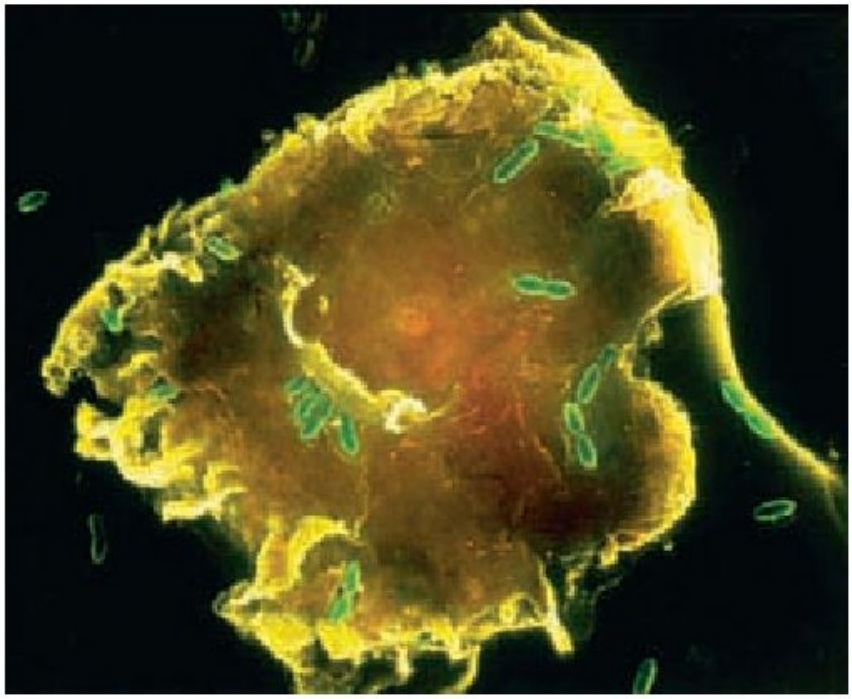
1. Los investigadores han desarrollado recientemente métodos para la clonación de mamíferos. De hecho, los biólogos pueden inducir ahora la reproducción asexual en especies que normalmente no se reproducen asexualmente. Supón que esta práctica se generaliza y en el futuro la mayoría de las ovejas del mundo son genéticamente idénticas. Explica algunas consecuencias posibles de este desarrollo.
2. El texto afirma que especies con fecundación externa producen un número extraordinariamente grande de gametos. ¿Cómo probarías esta hipótesis rigurosamente? En la respuesta, ten en cuenta que tienes información sobre el número medio de gametos producidos por diferentes especies, junto con información del tamaño medio de su cuerpo.
3. Supón que tienes la oportunidad de estudiar poblaciones de la lagartija *Sceloporus*, que algunos son vivíparos y otros son ovíparos. ¿Qué poblaciones esperarías que produjeran huevos especialmente grandes en relación con el tamaño total de su cuerpo? ¿Cómo comprobarías esta predicción?
4. Cuando se están desarrollando los huevos marsupiales, aparece una membrana durante un corto periodo de tiempo y después se desintegra. Establece una hipótesis para explicar esta observación.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

49 El sistema inmunitario de los animales

CONCEPTOS CLAVE

- Los leucocitos organizan la respuesta inmune innata generada ante una infección respondiendo de forma inespecífica contra los patógenos. Los linfocitos organizan la respuesta inmune adquirida. Cada linfocito responde contra un patógeno específico.
- La respuesta inmune adquirida comienza cuando las proteínas de la superficie celular de los linfocitos se unen a un antígeno, normalmente una proteína derivada de un agente causante de enfermedad.
- La respuesta humoral marca los patógenos con anticuerpos, producidos por los linfocitos llamados células B, para destruir dichos patógenos.
- La respuesta celular destruye las células infectadas por medio de linfocitos llamados células T citotóxicas.



Microfotografía electrónica de barrido de una célula del sistema inmunitario que está fagocitando y destruyendo bacterias (pequeñas células en verde). Este capítulo explora cómo las células del sistema inmunitario son capaces de reconocer bacterias y virus como extraños y eliminarlos.

Las enfermedades afectan a todos los animales. Solo el hombre es víctima de cientos de enfermedades causadas por virus y bacterias, y una gran variedad de hongos y gusanos parasitarios. Dada la capacidad de esos patógenos para provocar enfermedad y muerte, es impresionante que muchos animales estén sanos la mayor parte de sus vidas.

Para entender cómo el hombre y otros animales se protegen contra las enfermedades, los biólogos se han centrado en la investigación de tres observaciones. Primero, las heridas suelen cicatrizar, aunque se infecten. Segundo, la mayoría de las personas que contraen una enfermedad viral o bacteriana se recupera, incluso sin ayuda de medicación. Tercero, las personas que han sufrido una infección viral o bacteriana y se recuperan suelen ser inmunes a esa enfermedad, lo que significa que no la contraerán en el futuro. La **inmunidad** es la resistencia o protección frente a los patógenos que causan las enfermedades.

Esta última observación es especialmente intrigante. ¿Por qué las personas que sufren sarampión o varicela no vuelven a enfermar, después de una segunda exposición al mismo patógeno causante de la enfermedad? En el año 430 a.C. Tucídides ya hizo alusión a este aspecto. Escribió que, cuando las plagas asolaban Atenas, solo las personas que se habían recuperado de la enfermedad podían cuidar a los enfermos, porque no volverían a contraerla una segunda vez. En la Edad Media, los médicos chinos y turcos protegían a las personas de la viruela exponiéndolas a fragmentos de pústulas secas de otras personas infectadas. Estos son ejemplos de **inmunización,** es decir, conferir inmunidad frente a una enfermedad determinada.

Al final del siglo XVIII Edward Jenner encontró la clave para perfeccionar la técnica de inmunización. En la época de Jenner, se consideraba que las lecheras eran guapas porque sus caras no estaban marcadas con las pústulas de la viruela. Jenner sabía que las vacas sufrían una enfermedad similar a la viruela y pensó que las lecheras eran inmunes a la viruela porque estaban expuestas al virus mientras ordeñaban las vacas. Para confirmar esta hipótesis, inyectó el fluido de una pústula de viruela de vaca a un niño y más tarde le inyectó fluidos de pústulas de viruela humana. Es decir, inoculó al niño patógenos de viruela vacuna y humana. Como predijo, el niño no contrajo la viruela humana. La técnica de Jenner se adoptó rápidamente en toda Europa, y más tarde recibió el nombre de **vacunación** (el término latino *vacca* significa «vaca»).

¿Por qué funcionó la técnica de Jenner? Más concretamente, ¿cuál es la base molecular de la capacidad de una persona para acabar con una infección vírica o bacteriana y adquirir la inmunidad? Para responder esta pregunta, necesitamos explorar cómo el sistema inmunitario reconoce y elimina patógenos. Consideremos la respuesta de nuestro organismo ante dos eventos: una infección bacteriana y un ataque viral. Ambas infecciones pueden afectar a cualquiera en todo momento. Por ejemplo, supongamos que has estado hace varios días en un autobús, abarrotado de gente, cerca de alguien con una tos persistente, y 30 minutos después tropezaste mientras corrías por el campus y te heriste el codo. Comprobaste que la herida del codo dolorido estaba enrojecida. Peor aún, apareció dolor en la garganta, mucosidad en la nariz y fiebre. El codo tiene una infección bacteriana, y el tracto respiratorio superior está desarrollando una gripe. Vamos a empezar por analizar lo que sucede en la herida del codo.

49.1 Inmunidad innata

Cuando los biólogos empezaron a analizar el sistema inmunitario comprobaron que ciertas células estaban preparadas para responder a invasores extraños en cualquier momento, mientras que otros componentes debían activarse previamente. Las células que siempre están preparadas confieren **inmunidad innata;** las células que se activan selectivamente para eliminar patógenos específicos confieren **inmunidad adquirida.** La clave para entender los dos tipos de inmunidad es reconocer que ambos tipos de células proporcionan diferentes respuestas a los antígenos. Un **antígeno** es cualquier molécula extraña que puede iniciar una respuesta del sistema inmunitario. La mayoría de los antígenos son proteínas o glicoproteínas de bacterias, virus u otros invasores, aunque hidratos de carbono y lípidos extraños también pueden funcionar como antígenos.

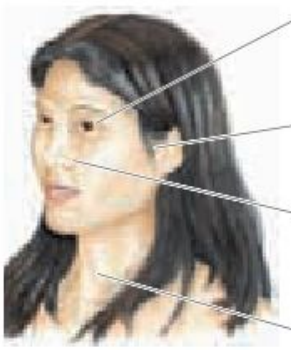
Las células implicadas en la inmunidad innata no son específicas en su respuesta al antígeno. Dicho de otro modo, el sistema inmunitario innato responde de la misma forma a todos los antígenos. La respuesta inmune innata a la herida de tu codo, por ejemplo, es la misma independientemente de la especie de bacteria, virus u hongo que entre en el tejido. Por el contrario, las células implicadas en la inmunidad adquirida responden de una manera muy específica a cada especie de bacteria, virus u hongo que entra en el organismo. Combinadas, ambas respuestas forman un sistema extremadamente poderoso para proteger al individuo frente a un formidable y siempre cambiante conjunto de bacterias, hongos y eucariotas.

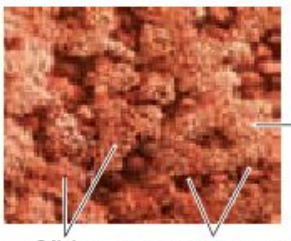
Para iniciar la investigación sobre el funcionamiento del sistema inmunitario, debemos centrarnos en cómo el organismo previene la entrada de invasores extraños. Después estudiaremos qué ocurre cuando algunos consiguen entrar.

Barreras de entrada

La forma más efectiva de no contraer una enfermedad es evitar el contacto con patógenos. En seres humanos y otros animales, la barrera más importante ante la entrada de patógenos es la piel. Además de proporcionar una barrera física es gruesa y resistente, la piel humana ofrece resistencia química. Las células de la piel están cubiertas por ácidos grasos, que disminuyen el pH de la superficie entre 3 y 5. El ambiente seco y ácido previene el crecimiento de la mayoría de especies bacterianas que pueden amenazar al organismo. Muchas bacterias viven en la piel, pero la mayoría se adapta a las condiciones ácidas y son **comensales,** es decir, que no dañan al organismo huésped. Para los patógenos resulta difícil atravesar el organismo de los insectos y otros animales con exoesqueleto, porque está cubierto por una capa dura denominada cutícula, presentada en el Capítulo 42.

El organismo de los animales tiene huecos en esas barreras, donde el tracto digestivo, el reproductor, la zona de intercambio de gases y los órganos sensoriales entran en contacto con el medio. Como muestra la **Figura 49.1,** esos huecos tienen una barrera física protectora en forma de moco u otras características que disuaden la entrada del patógeno. La **mucosidad**





Ojos
El pestañeo y las lágrimas limpian el ojo. Las lágrimas contienen una enzima antibacteriana conocida como lisozima.

Oído
Los pelos y el cerumen atrapan a los patógenos en su paso por el oído externo.

Nariz
Los orificios nasales están cubiertos de secreciones mucosas y pelos que atrapan a los patógenos.

Tracto digestivo
Las mucosidades y la saliva atrapan a los patógenos que se tragan y mueren en el estómago, dado su bajo PH.

Vías aéreas (revestimiento de la tráquea)
En lugar de llegar a los pulmones, la mayoría de los patógenos quedan atrapados en las mucosidades y los cilios se sacuden para barrerlos fuera de las vías aéreas.

Células ciliadas

Células secretoras de mucus

FIGURA 49.1 ¿Cómo mantiene el organismo fuera a los patógenos?

PREGUNTA ¿Por qué una combinación de pelos y secreciones pegajosas es efectiva para atrapar a los patógenos?

es una secreción de las células dentro del epitelio, rica en proteoglicanos, grandes polisacáridos unidos a proteínas. Las babosas, lombrices y otros animales de cuerpo blando están cubiertos de una capa de mucosidad que protege sus epitelios de los patógenos ambientales. La mucosidad es igualmente importante en vertebrados. Por ejemplo, muchos de los patógenos que se respiran o ingieren mientras se come o bebe se pegan al moco que recubre el tracto respiratorio y gastrointestinal. Los patógenos que se pegan a la mucosidad no pueden entrar en contacto con la membrana plasmática del epitelio. En mamíferos, esos patógenos se expulsan con la tos o se destruyen en el ambiente ácido del estómago. Los huecos en el organismo no recubiertos por capas de mucosidad, como los ojos, suelen estar protegidos por otros tipos de secreciones: las orejas por secreciones serosas y los ojos por lágrimas que contienen la enzima **lisozima,** que actúa como un antibiótico digiriendo las paredes celulares bacterianas.

Sin embargo, habitualmente las medidas preventivas fallan y algunos patógenos entran en los tejidos subcutáneos. El virus de la gripe, por ejemplo, tiene una enzima en su superficie que rompe la barrera de moco del tracto respiratorio. Cuando la superficie externa del virus entra en contacto con las células del huésped debajo de la capa de mucosidad, el virus es capaz de entrar en la célula y comienza una infección. Cuando por una caída u otro traumatismo se hiere la piel, las bacterias y otros patógenos acceden directamente a los tejidos del interior. Para los virus, bacterias y hongos, el organismo es un paraíso tropical, rebosante de recursos. En minutos, comienzan a crecer. ¿Qué ocurre entonces?

La respuesta inmune innata

Cuando una bacteria entra en el cuerpo a través de una herida, las células dibujadas en la **Figura 49.2** desarrollan la **respuesta inmune innata,** la respuesta no específica del cuerpo a los patógenos. En conjunto estas células se denominan **leucocitos;** todas residen en la sangre. Los leucocitos se llaman también glóbulos blancos. Incluyen macrófagos, neutrófilos y otras células implicadas en la respuesta innata, así como los linfocitos responsables de la inmunidad adquirida. Al igual que los glóbulos rojos de la sangre que transportan oxígeno en el torrente sanguíneo, los leucocitos se producen en la médula ósea.

Los leucocitos implicados en la respuesta innata son alertados de la presencia de invasores extraños por moléculas específicas que se hallan en la superficie de bacterias y otros tipos de células invasoras. Algunas de las células del sistema innato tienen proteínas en su membrana plasmática que se unen a esos componentes específicos de las bacterias, llamadas **receptores de reconocimiento de patrón.** Cuando se activan por un antígeno, las células responden.

La **Figura 49.3** resume los principales pasos de la **respuesta inflamatoria,** un tipo de respuesta inmune innata de los mamíferos. En primer lugar, una rotura en la piel permite a la bacteria entrar en el cuerpo. Si los capilares y otros pequeños vasos sanguíneos se rompen, la sangre sale. Casi inmediatamente (paso 2) las **plaquetas** liberan proteínas que forman un tapón que disminuye la pérdida de sangre. Otras proteínas coagulantes de la sangre forman estructuras entrelazadas que ayudan a cerrar la herida y reducir la pérdida de sangre.

En el paso 3, los leucocitos denominados **macrófagos** llegan al lugar de la herida, en un proceso en el que se secretan moléculas señalizadoras denominadas **quimiocinas,** también secretadas por el tejido inflamado, que forman un gradiente que marca el camino hacia el lugar de la inflamación.

Poco después de que los macrófagos inicien su respuesta, los leucocitos denominados **mastocitos** liberan mensajeros químicos que provocan la constricción de los capilares sanguíneos cerca del lugar de la lesión. Como resultado, el flujo sanguíneo y la pérdida de sangre se reducen en la herida. En el paso 4 los mastocitos liberan también **histaminas** y otras moléculas señal que inducen a los vasos sanguíneos alejados de la herida a dilatarse y hacerse más permeables. A medida que los vasos se agrandan e impermeabilizan, aumenta la llegada de leucocitos y otros componentes sanguíneos. Así las señales de los mastocitos paran la pérdida de sangre en la herida pero incrementan el flujo sanguíneo en los tejidos de alrededor.

FIGURA 49.2 La respuesta inmune innata implica a varias células. Micrografías de microscopía electrónica de transmisión ilustrando algunos de los leucocitos responsables de la inmunidad innata.

PREGUNTA ¿Cómo se correlaciona la estructura de esas células con su función?

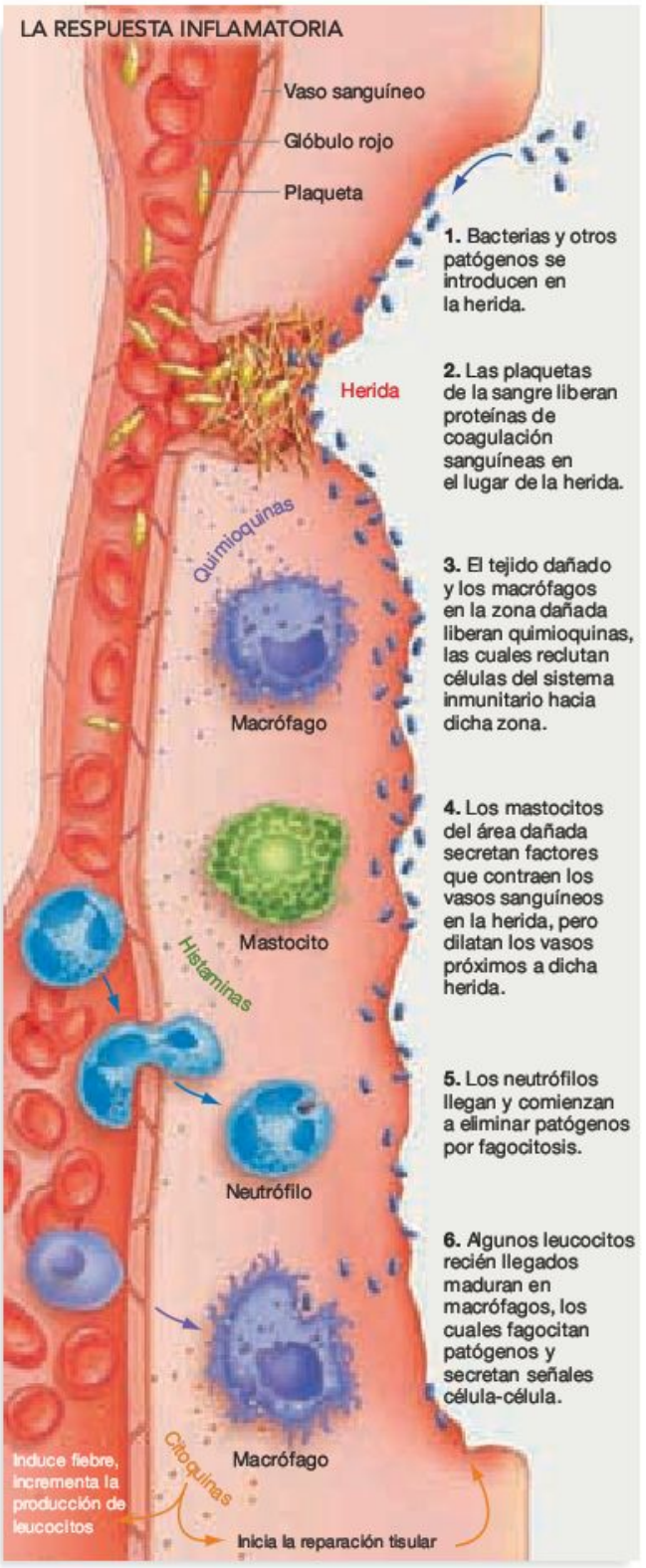


FIGURA 49.3 La respuesta inflamatoria de la inmunidad innata tiene muchos elementos.

PREGUNTA Se muestra un único vaso sanguíneo, para simplificar. Si tuvieses espacio para dibujar otros vasos sanguíneos en el área dañada, ¿dónde estarían contraídos y dónde dilatados?

La combinación de vasos sanguíneos dilatados y gradiente de quimiocinas es como una llamada al 112 que proporciona la dirección exacta del lugar del incendio. El paso 5 es la parte clave de la respuesta: los leucocitos denominados **neutrófilos** migran fuera de los capilares sanguíneos dilatados hacia el lugar de la infección. Los neutrófilos son los principales jugadores de la respuesta innata. Destruyen las células invasoras por **fagocitosis,** es decir, las engloban. Cuando las células invasoras están dentro de los neutrófilos, son eliminadas a través de un complejo sistema de componentes tóxicos. Esas moléculas incluyen lisozima, que degrada las paredes bacterianas, radicales libres, óxido nítrico (NO), y moléculas denominadas **intermediarios de oxígeno reactivos (ROI),** que incluyen el peróxido de hidrógeno (H_2O_2).

Tras la llegada de un gran número de neutrófilos, aparecen células que se convertirán en macrófagos. Además de fagocitar bacterias en la herida, esa población creciente de macrófagos secreta mensajeros químicos denominados **citoquinas,** que provocan varios efectos (paso 6). Las citoquinas de los macrófagos atraen a otras células del sistema inmunitario, estimulan la médula ósea para la producción y liberación de neutrófilos y macrófagos adicionales, inducen fiebre, una elevación de la temperatura que ayuda a la recuperación, y activan células implicadas en la reparación del tejido y la recuperación de la herida.

El lugar de la inflamación con frecuencia se hincha por el incremento del número de células y fluidos en el área, roja y caliente debido al aumento del flujo sanguíneo, y dolorida debido a las señales de los receptores del dolor. La respuesta inflamatoria continúa hasta que todo el material extraño se elimina y la herida se repara. La **Tabla Resumen 49.1a** indica algunas de las células clave de la respuesta, mientras que la **Tabla Resumen 49.1b** muestra algunas moléculas clave implicadas.

Los seres humanos y otros vertebrados no son los únicos animales que tienen respuestas inmunes innatas sofisticadas. Las respuestas inmunes innatas las componen los sistemas inmunes completos de millones de especies de invertebrados. La abundancia y diversidad espectacular de animales invertebrados apoya la hipótesis de que sus sistemas inmunes innatos proporcionan una protección eficiente contra bacterias invasoras, virus y hongos. Por ejemplo, si un patógeno logra entrar en una cavidad principal de un insecto a través de una herida u otra rotura en la barrera de entrada, las células responden sintetizando y secretando péptidos con potentes propiedades antibacterianas o antifúngicas. Las estrellas de mar tienen células especializadas que tienen funciones similares a los neutrófilos y los macrófagos: secretan citoquinas o engloban y destruyen patógenos por fagocitosis. Pero los biólogos todavía tienen una gran oportunidad para aprender más acerca de los sistemas de defensa de los invertebrados.

¿Qué ocurre cuando el sistema inmunitario innato de los vertebrados falla a la hora de contener y eliminar una infección que comienza en una herida? Y, ¿qué les ocurre a los virus que atacan las mucosas del tracto respiratorio y entran en las células que hay debajo?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Inflamatory Response

TABLA RESUMEN **49.1** **El sistema inmunitario innato**

(a) Células clave

Nombre	Función primaria
Mastocitos	Liberan señales que incrementan el flujo sanguíneo hacia la zona de la herida
Neutrófilos	Eliminan células invasoras a través de la fagocitosis
Macrófagos	Liberan citoquinas que reclutan otras células hacia la zona de la herida; eliminan células invasoras por fagocitosis

(b) Moléculas de señalización clave

Nombre	Producido por	Recibido por	Mensaje/función
Histamina	Mastocitos	Vasos sanguíneos	Causa la contracción de vasos sanguíneos próximos a la zona de la herida, y dilata en zonas cercanas
Quimioquinas*	Tejidos heridos y macrófagos en los tejidos	Neutrófilos y macrófagos	Marca la ruta hacia la herida, promueve la dilatación e incrementa la permeabilidad de los vasos sanguíneos
Citoquinas diferentes a las quimioquinas	Macrófagos	Leucocitos	Marca la ruta hacia la herida
		Médula ósea	Incrementa la producción de macrófagos y neutrófilos
		CNS	Induce la fiebre incrementando la temperatura corporal
		Tejidos locales	Estimula células implicadas en la reparación de la herida

* Las quimioquinas son un subconjunto de citoquinas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La respuesta inmune innata ocurre cuando los macrófagos y los mastocitos que residen en los tejidos y los neutrófilos que circulan en la sangre reaccionan de forma no específica a señales de patógenos invasores.

Deberías ser capaz de...

Describir cómo se relacionan los procesos de la respuesta innata con los siguientes pasos, que el personal de primeros auxilios pone en práctica al tratar una herida:

1) Aplicar presión directa para cerrar los vasos sanguíneos.
2) Aplicar vendajes que contienen los compuestos que reclutan las plaquetas para que lleguen la zona de la herida.
3) Limpiar la herida una vez que haya parado de sangrar.
4) Tratarla con antibióticos.

49.2 La respuesta inmune adquirida: reconocimiento

Recuerda del Capítulo 35 que los virus entran en las células para infectarlas. Cuando el virus consigue entrar en la célula se oculta de la respuesta inmune innata del huésped. En los vertebrados, el sistema inmunitario adquirido impide la dispersión de las infecciones de las heridas y responde a los virus y otros patógenos invasores. La **respuesta inmune adquirida** se basa en las interacciones entre el sistema inmunitario específico y el antígeno específico. Esta observación da lugar a una importante pregunta: dada la diversidad de patógenos que existe, un animal está expuesto a una enorme variedad de antígenos a lo largo de su vida. ¿A cuántos antígenos diferentes puede responder su sistema inmunitario adquirido?

Las investigaciones condujeron a la respuesta a principios de la década de 1920. Los científicos sintetizaron compuestos orgánicos que no existen en la naturaleza, inyectaron estas nuevas moléculas en conejos y observaron si el sistema inmunitario adquirido de esos animales se activaba durante la respuesta. Para sorpresa de los científicos, los conejos desarrollaron una respuesta inmune frente a antígenos que no existían en la naturaleza. Más concretamente, los animales produjeron un anticuerpo distinto frente a cada antígeno. Los **anticuerpos** son proteínas que producen y secretan ciertos linfocitos y que se unen a partes específicas de un determinado antígeno. La conclusión de estos experimentos fue que el sistema inmunitario puede producir un rango de anticuerpos casi ilimitado.

Junto con los hallazgos del trabajo de Jenner sobre las vacunas (revisado en la sección anterior), los primeros estudios sobre anticuerpos ayudaron a centrar la atención en cuatro características clave de la respuesta inmune adquirida:

- *Especificidad* Los anticuerpos y otros componentes del sistema inmunitario adquirido se unen solo a sitios específicos de antígenos específicos.
- *Diversidad* La respuesta inmune adquirida reconoce una cantidad casi ilimitada de antígenos.
- *Memoria* La respuesta adquirida se puede reactivar rápidamente si reconoce antígenos de una infección previa.

- *Reconocimiento propio-no propio* Las moléculas producidas por un individuo no actúan como antígenos, lo que significa que el sistema inmunitario adquirido puede distinguir entre lo propio y lo no propio. Las moléculas no propias son antígenos, las propias no.

Para analizar estas características en detalle, empezaremos revisando las células y los órganos responsables de la respuesta inmune adquirida.

Una introducción a los linfocitos y el sistema inmunitario

Las células del sistema inmunitario que llevan a cabo las principales acciones de la respuesta inmune adquirida se denominan **linfocitos.** Los linfocitos se originan en el sistema inmunitario y son después activados y transportados a lo largo de este (**Figura 49.4**):

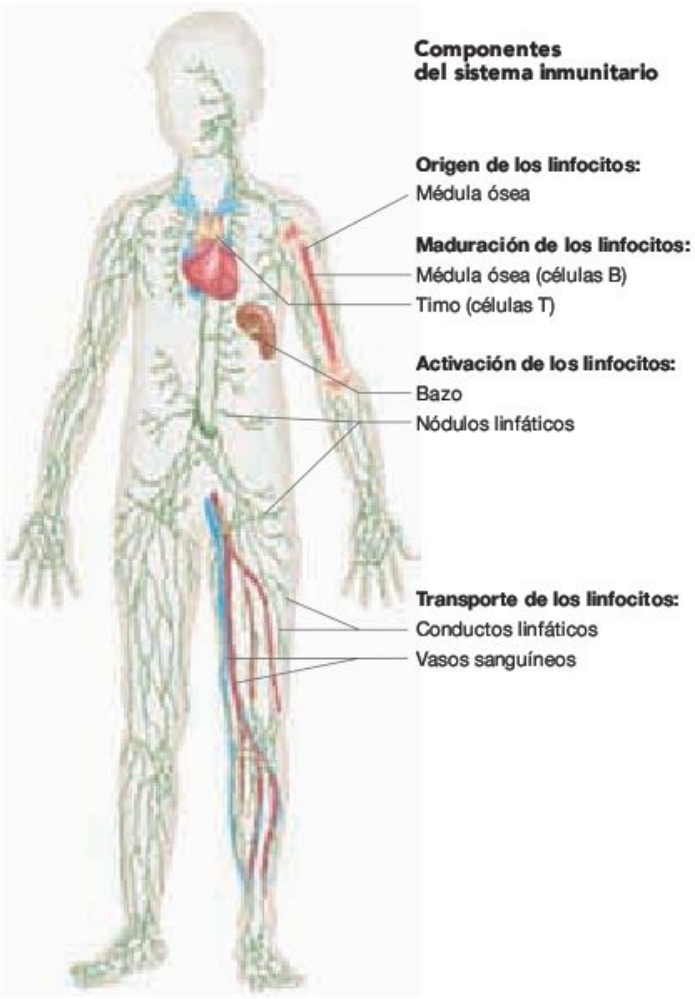


FIGURA 49.4 Los linfocitos son creados, activados y transportados en el sistema inmunitario.

1. *Origen de los linfocitos* Todos los linfocitos y células sanguíneas se producen en la **médula ósea,** el tejido que rellena las cavidades internas de los huesos.

2. *Maduración de los linfocitos* Ciertos linfocitos (denominados células B) maduran en la médula ósea donde se originan. Otros linfocitos (denominados células T) maduran en el **timo,** un órgano localizado en la parte superior del pecho de los vertebrados (detrás del esternón en los seres humanos).

3. *Activación de los linfocitos* Los linfocitos reconocen antígenos y se activan en el bazo y en los ganglios linfáticos. El **bazo** es un órgano linfático localizado en la cavidad abdominal. Además de su función en la respuesta inmune, el bazo destruye eritrocitos envejecidos y almacena el hierro de estos glóbulos rojos. Los **ganglios linfáticos** son órganos pequeños y ovales localizados por todo el organismo. Los ganglios linfáticos filtran la linfa que pasa a través de ellos. Recuerda del Capítulo 44 que la **linfa** es una mezcla de fluidos y linfocitos. La parte líquida de la linfa se origina a partir de los fluidos que salen fuera de los capilares a causa de la presión sanguínea.

4. *Transporte de linfocitos* Los linfocitos circulan a través de la sangre y órganos secundarios del sistema inmunitario: ganglios linfáticos, bazo y conductos linfáticos. Estos tienen paredes gruesas y tubos ramificados que transportan la linfa a través del cuerpo en el **sistema linfático.**

Además de encontrarse dentro de las estructuras mostradas en la Figura 49.4, un gran número de leucocitos y linfocitos están asociados a las células de la piel y los tejidos epiteliales secretores de mucosidad, principalmente en el tracto digestivo y el respiratorio. En conjunto, las células del sistema inmunitario que se hallan en los órganos del tubo digestivo y respiratorio se denominan **tejido linfoide asociado a mucosas (MALT).** Los leucocitos de la piel y el MALT son importantes porque protegen puntos de entrada de patógenos.

Los linfocitos están normalmente en un estado inactivado mientras circulan a través de la sangre y el sistema linfático, o se hallan en la piel y el MALT. Como muestra la **Figura 49.5a** los linfocitos inactivos tienen un núcleo grande, poco citoplasma, pocas mitocondrias y una membrana redonda. En el transcurso de un día un linfocito inactivo puede emigrar hacia el bazo, entrar en la sangre, cruzar los vasos linfáticos, migrar a un ganglio linfático y volver a la sangre.

Si un linfocito inactivo no encuentra el antígeno frente al que está programado para responder, muere. Pero un linfocito que encuentra el antígeno apropiado se activa. La **Figura 49.5b** muestra un linfocito activado con una gran cantidad de ER rugoso. También tiene un gran número de mitocondrias. Recuerda del Capítulo 7 que muchas de las proteínas se sintetizan en el ER, se insertan en la membrana plasmática o se secretan de la célula. El incremento del ER rugoso en el linfocito activado indica que está fabricando y posiblemente secretando proteínas.

La activación produce claramente cambios drásticos en el linfocito. Ahora la pregunta es ¿qué *son* esas células? ¿Qué tipo de células ejecutan la respuesta inmune adquirida?

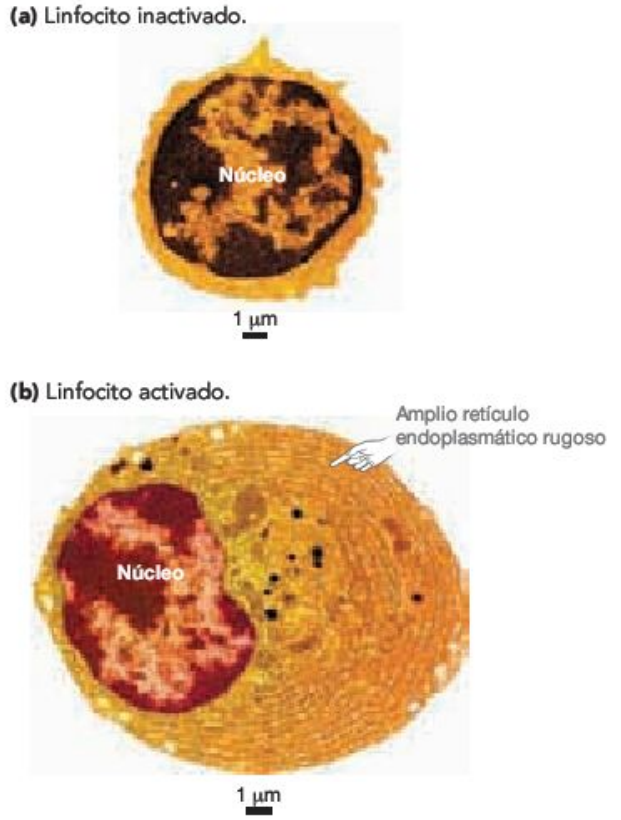


FIGURA 49.5 Los linfocitos existen en dos estados: inactivo y activo. **(a)** Los linfocitos inactivos tienen un citoplasma reducido y pocos orgánulos celulares. **(b)** Los linfocitos activos presentan un extenso y desarrollado retículo endoplasmático rugoso. Esta observación sugiere que se está llevando a cabo una importante producción de proteínas.

El descubrimiento de las células B y las células T

En 1956 un grupo de investigadores proporcionó un importante visión del sistema inmunitario adquirido, en gran medida por accidente. Los biólogos estaban investigando la respuesta del sistema inmunitario frente a la bacteria *Salmonella typhimurium*, causa común de las intoxicaciones alimenticias en seres humanos. Para este trabajo, necesitaban producir y aislar anticuerpos frente a un antígeno concreto de *S. typhimurium*, un antígeno tóxico. Su plan era inyectar el antígeno a un gran número de pollos y recoger los anticuerpos que los animales produjesen en su respuesta.

Además de inyectar a muchos pollos normales, los biólogos se preguntaron qué ocurriría si incluían algunos pollos a los que se les había quitado experimentalmente un órgano llamado bursa (bolsa de Fabricio). Seis de los pollos que habían perdido la bolsa y que fueron inyectados con el antígeno murieron. Los otros tres pollos sin bolsa sobrevivieron pero no produjeron anticuerpos frente al antígeno. Por el contrario, los pollos con la bolsa intacta produjeron grandes cantidades de anticuerpos y sobrevivieron. Al observar esos resultados, los investigadores propusieron que la bolsa es imprescindible para la producción de anticuerpos y que estos son importantes en la neutralización de antígenos.

No mucho después de que se publicase este estudio, tres grupos independientes de científicos hicieron experimentos similares. Para conocer la función del timo en mamíferos, le quitaron este órgano a ratones recién nacidos. Los ratones que habían perdido el timo desarrollaron defectos importantes en su sistema inmunitario. Por ejemplo, cuando se trasplantaron fragmentos de piel de otros ratones a los individuos experimentales, su sistema inmunitario no reconoció el tejido como extraño. Por el contrario, los animales con el timo intacto desarrollaron rápidamente una respuesta frente a las células de la piel extraña y la eliminaron.

Los resultados de esos y posteriores experimentos mostraron que los linfocitos de la bolsa y el timo tienen funciones distintas. Los dos tipos de linfocitos se conocen como bursadependientes, o células B, y timodependientes, o células T, respectivamente. Las **células B** producen anticuerpos (los linfocitos de la Figura 49.5 son células B). Las **células T** están implicadas en una serie de funciones que incluyen el reconocimiento y la destrucción de las células propias infectadas por un virus. Trabajos posteriores mostraron que, en seres humanos y otras especies que pierden la bolsa, las células B maduran en la médula ósea.

Ahora es el turno de plantear una de las cuestiones fundamentales de la inmunología: ¿cómo reconocen las células B y las células T antígenos tan diferentes?

Reconocimiento antigénico y selección clonal

Hacia la década de 1950 los biólogos hicieron una serie de observaciones generales sobre el sistema inmunitario. Estaba claro que los anticuerpos podían producirse frente a un aparentemente limitado número de antígenos y que cada anticuerpo es específico de un antígeno. Al estudiar el tiempo de producción de anticuerpos en conejos y otros animales de experimentación, los científicos establecieron que la respuesta inmune se intensifica con el tiempo después de que la infección haya empezado. Además, la respuesta se «recuerda», lo que significa que los individuos no enferman o se recuperan rápidamente, si se exponen de nuevo al mismo patógeno.

Para explicar esos patrones, los investigadores desarrollaron la **teoría de la selección clonal** de la función del sistema inmunitario. Esta teoría establece tres afirmaciones centrales acerca de cómo funciona el sistema inmunitario adquirido:

1. Cada linfocito formado en la médula ósea o el timo tiene miles de copias de un receptor único en su superficie. El receptor es una proteína de membrana y reconoce un antígeno. Dicho de otro modo, hay una correspondencia uno a uno entre el receptor encontrado en las células B y las células T y el antígeno frente al que responden.

2. Cuando el receptor de un linfocito se une a un antígeno, el linfocito se activa. Un linfocito activado se divide y produce muchas copias de sí mismo. En este sentido, las células específicas se seleccionan y se clonan en respuesta a la infección.

3. Algunos de los descendientes de las células clonadas de linfocitos activados persisten largo tiempo tras la eliminación del patógeno. Como resultado, las células clonadas pueden responder rápida y efectivamente si la infección se repite.

La teoría de la selección clónica proporciona una explicación coherente a la mayoría de los atributos del sistema inmunológico adquirido. Igual de importante es la serie de predicciones que realiza y que se pueden poner a prueba. ¿Qué aspectos de la teoría han sido aceptados y cuáles han sido rechazados?

El descubrimiento de los receptores de las células B y las células T Para comprobar la predicción de que los linfocitos tienen receptores únicos en su superficie, los investigadores inyectaron antígenos marcados radiactivamente a animales experimentales. La presencia de esos antígenos marcados permitió a los científicos aislar y purificar una proteína en la superficie de las células B que se unía a los antígenos. El análisis químico de este **receptor de las células B (BCR)** mostró que la proteína tenía la misma estructura que los anticuerpos de la sangre que producen las células B. Este resultado fue crucial y permitió la demostración de que el BCR y los anticuerpos producidos por las células B pertenecen a una familia de proteínas denominadas gammaglobulinas, también llamadas **inmunoglobulinas (Ig).** Esas proteínas son la clave de la respuesta inmune adquirida.

Como muestra la **Figura 49.6a,** el BCR tiene tres componentes distintos. El primero es una proteína denominada **cadena ligera.** El segundo componente tiene aproximadamente dos veces el tamaño de la cadena ligera y se denomina **cadena pesada.** Cada BCR posee dos copias de la cadena ligera y dos copias de la cadena pesada. Dentro de la cadena pesada, los dominios transmembrana anclan la proteína a la membrana plasmática de la célula B. Los anticuerpos de la célula B son idénticos en estructura al BCR, excepto en que aquellos pierden los dominios transmembrana. En vez de estar insertados en la membrana plasmática, los anticuerpos son secretados por la célula.

La **Tabla 49.2** muestra las cinco clases de proteínas inmunoglobulinas que actúan como receptores de la célula B o como anticuerpos. Los cinco tipos se simbolizan como IgG, IgD, IgE e IgM. Cada clase se distingue por secuencias de aminoácidos únicas en la cadena pesada, y cada una tiene una función distinta en la respuesta inmune.

Llevó mucho tiempo a los científicos aislar y caracterizar el **receptor de las células T (TCR).** El TCR solo se une a los antíge-

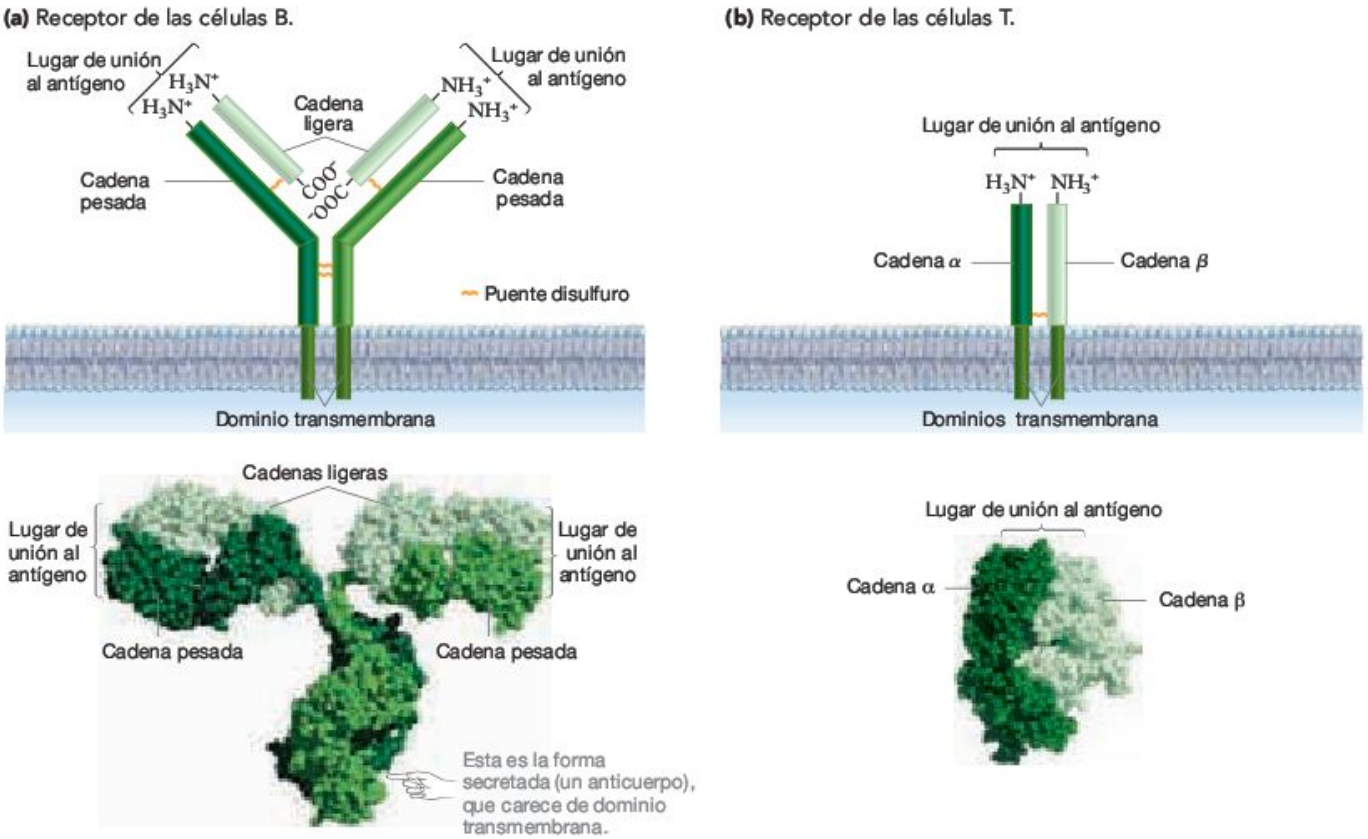


FIGURA 49.6 Los receptores de las células B y de las células T poseen dominios transmembrana y lugares de unión a antígenos. (a) Modelo esquemático de un receptor de las células B, en forma de Y. Los anticuerpos y receptores producidos por cada célula B son idénticos, excepto los anticuerpos, mostrados arriba en el modelo espacial, que carecen de dominio transmembrana y son secretados. **(b)** La forma de los receptores de las células T se parece a uno de los «brazos» de la Y que forman los receptores de las células B.

TABLA **49.2 Cinco clases de inmunoglobulinas**

Nombre	Estructura (forma secretada)	Función
IgG	Monómero	El tipo más abundante de anticuerpos. Circulan en la sangre y los fluidos intersticiales. Protege de las bacterias, de los virus y las toxinas.
IgD	Monómero	Presentes en membranas de células B inmaduras; raramente secretadas. Su función es desconocida.
IgE	Monómero	Secretados en pequeñas cantidades. Implicados en reacciones de hipersensibilidad que producen alergia.
IgA	Dímero	Anticuerpos más comunes de la leche materna, las lágrimas, la saliva y las mucosidades del revestimiento de los tractos respiratorio y digestivo. Impide que las bacterias y los virus se adhieran a las membranas y mucosas; ayudan a inkunizar a los recién nacidos.
IgM	Pentámero	Primer tipo de anticuerpos secretados que aparecen en una infección. Unen muchos antígenos; efectivos en agregar virus y bacterias para que puedan ser destruidos.

nos modificados por otras células y luego se muestran en la membrana plasmática de esas células, un proceso complejo denominado **presentación antigénica.** Esta distinción es fundamental: las células B pueden unirse a los antígenos directamente; las células T se unen solo a los antígenos presentados por otras células. Otros datos muestran que el TCR está compuesto de dos cadenas proteínicas: una cadena alfa (α) y una cadena beta (β). La forma general del TCR es muy parecida al «brazo» de la molécula del anticuerpo o del BCR (**Figura 49.6b**).

Los anticuerpos, el BCR y el TCR no se unen al antígeno completo sino a una región seleccionada denominada **epítopo.** Para entender la relación entre un antígeno y un epítopo considera que cada bacteria, virus, hongo y protista está formado por un gran número de moléculas diferentes. Cada una de esas moléculas es un antígeno, porque todas son extrañas a sus células. Y cada antígeno puede tener diferentes epítopos, a los cuales se unen los anticuerpos y los receptores de los linfocitos. La **Figura 49.7** ilustra una proteína denominada hemaglutinina, que se encuentra en la superficie del virus de la gripe. El antígeno tiene seis epítopos, identificados por las líneas azules y rojas en la figura. Cada uno de esos epítopos es reconocido por un anticuerpo, BCR o TCR concreto. No es infrecuente que un antígeno tenga entre 10 y 100 epítopos diferentes.

¿Cómo pueden las inmunoglobulinas de reconocer epítopos específicos? La respuesta a esta pregunta se obtuvo gracias a los estudios detallados de las cadenas pesadas y ligeras del BCR.

¿Cuál es la base molecular de la especificidad y diversidad de los anticuerpos? En la década de 1950 los biólogos desarrollaron un modelo importante para el estudio del BCR y la producción de anticuerpos. Las células implicadas fueron tumores de células B, o mielomas, que podían desarrollarse en cultivos de laboratorio. Como otros cánceres, los mielomas crecen de forma incontrolada. Además, cada tipo de mieloma produce un único tipo de anticuerpo. Aislando y comparando las cadenas ligeras producidas por los diferentes mielomas, los investigadores pudieron (1) documentar que cada cadena ligera es diferente, y (2) determinar por qué anticuerpos diferentes se unen a distintos epítopos en los antígenos.

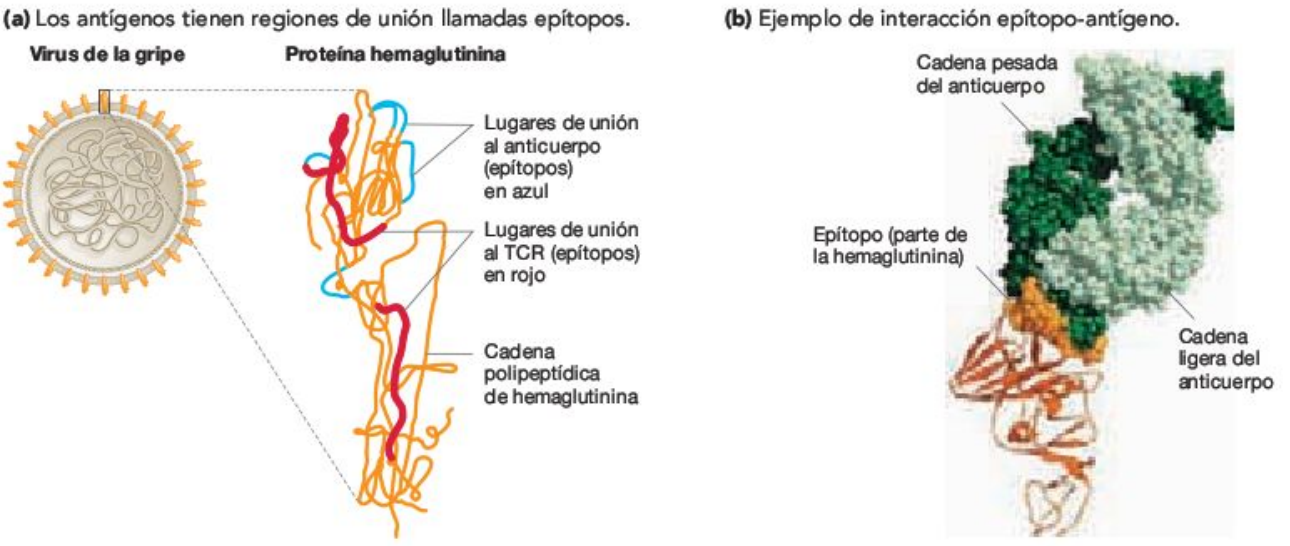
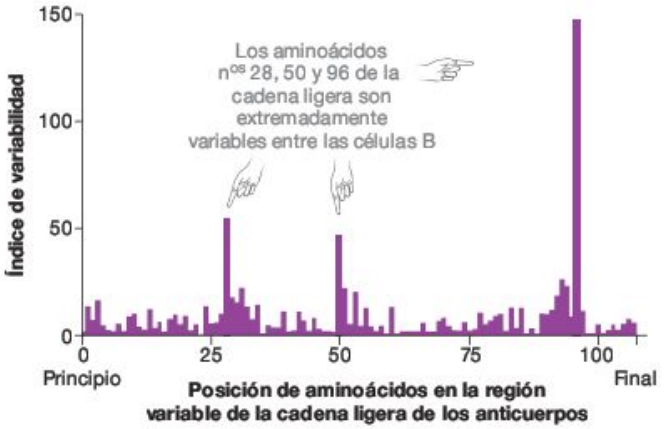


FIGURA 49.7 La mayoría de los antígenos presentan múltiples sitios de unión a receptores de células B, anticuerpos y receptores de células T. (a) La envoltura del virus de la gripe contiene la proteína hemaglutinina. Este tipo de hemaglutinina posee cuatro sitios diferentes de unión a anticuerpos, y dos zonas distintas de unión a receptores de células T. **(b)** El modelo espacial muestra cómo encaja uno de los epítopos de hemaglutinina en un anticuerpo.

(a) La secuencia de aminoácidos de un anticuerpo varía.



(b) Los receptores de las células B y las células T presentan regiones variables y regiones constantes.

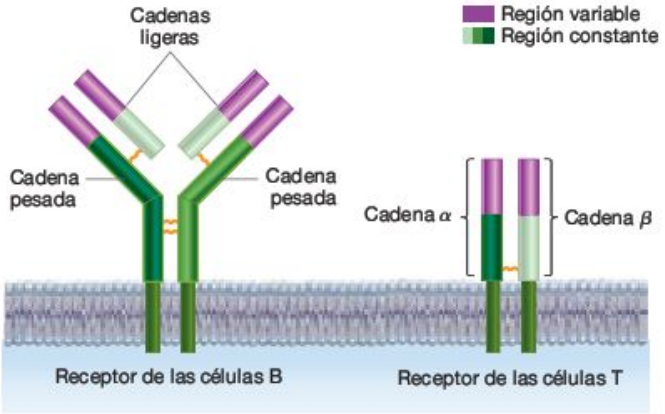


FIGURA 49.8 En los receptores de las célula B y las células T, la secuencia de aminoácidos de la cadena ligera es altamente variable. (a) Indica qué aminoácidos de la cadena ligera de la inmunoglobulina son variables cuando se comparan 77 moléculas de anticuerpos. El «índice de variabilidad» es el número de anticuerpos que tienen un aminoácido diferente en una posición de la cadena ligera, dividido por la frecuencia del aminoácido más común en dicha posición. Se muestran los datos para los 110 aminoácidos de la cadena ligera. La gráfica equivalente para la cadena conservada muestra apenas variación. **(b)** Las regiones variables de un receptor de las células B y de un receptor de las células T se ocultan dentro de la membrana plasmática.

EJERCICIO Indica los dominios transmembrana de los receptores mostrados en el apartado (b). Indica los sitios de unión a antígenos en ambas moléculas. Indica las terminaciones amino y carboxilo de cada polipéptido.

Los estudios iniciales que exploraron la composición de los BCR y los anticuerpos usaron enzimas que rompían las cadenas ligeras de diferentes células B en fragmentos. Los científicos usaron una técnica denominada electroforesis para separar las piezas y comprobar que las cadenas ligeras de diferentes células B tenían un segmento en común. Además, aparecían regiones de la cadena ligera únicas de cada célula B. Esos segmentos de la cadena ligera se conocen como **regiones constantes (C)** y **regiones variables (V)**, respectivamente.

Cuando las técnicas para determinar la secuencia de aminoácidos de las proteínas estuvieron disponibles, los datos confirmaron que tanto la cadena ligera como la pesada consistían en una región variable (V) en el amino terminal y una región constante (C) en el carboxilo terminal. Por ejemplo, cuando los biólogos compararon las secuencias de aminoácidos de las cadenas ligeras de 77 anticuerpos distintos, encontraron que ciertos aminoácidos eran muy variables entre las células B (**Figura 49.8a**). Esas partes de la cadena ligera están dentro de la región V. Por el contrario, la secuencia de aminoácidos de las regiones C eran casi idénticas. Se hallaron patrones parecidos en las regiones V y C de las cadenas pesadas.

¿Por qué esto es importante? Primero, la presencia de aminoácidos únicos en ciertas posiciones de las cadenas ligera y pesada explican por qué el BCR y los anticuerpos se unen a epítopos únicos: receptores con secuencias de aminoácidos diferentes se unen a epítopos distintos. Segundo, la unión a los epítopos ocurre en las regiones variables al final (amino terminal) de los brazos de la molécula de BCR y los anticuerpos (**Figura 49.8b**). Estudios análogos mostraron que el TCR también tiene una región variable cerca de su amino terminal en ambas cadenas α y β.

Estas observaciones resuelven una de las cuestiones fundamentales sobre la inmunidad adquirida: el organismo puede responder a casi un número ilimitado de antígenos porque hay casi un número virtualmente ilimitado de BCR, anticuerpos y TCR diferentes. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar por qué la variación en la composición de la región variable es responsable de la capacidad de la inmunidad adquirida de reconocer tantos antígenos diferentes. Deberías también ser capaz de explicar las bases moleculares de la especificidad en el sistema inmunitario adquirido, es decir, por qué cada BCR, anticuerpo y TCR se une a un solo epítopo.

El análisis de la región variable aporta, sin embargo, una paradoja. El sistema inmunitario adquirido puede producir un número de anticuerpos y receptores casi ilimitado, pero el genoma de los animales no es ilimitado. ¿Cómo codifica el genoma para tantas proteínas diferentes del sistema inmunitario?

El descubrimiento de la recombinación genética

En 1965 W. J. Dryer y J. Claude Bennett propusieron una explicación controvertida sobre cómo los genes de las inmunoglobulinas codifican para tantas regiones variables diferentes y tantas proteínas distintas. Dryer y Bennett sugirieron que un solo gen codifica para la región C de la cadena ligera y otro gen distinto lo hace para la región V. Además, supusieron que en la vida del linfocito un segmento del gen *V* se combina pronto con un segmento del gen *C* para formar un «nuevo gen *V*+*C*» para la proteína de la cadena ligera. En efecto, Dryer y Bennett pensaron que al estar madura la célula B, los genes que codifican para el BCR se combinan de forma que se produce una secuencia única para una célula concreta. El tipo de

corte en el DNA que propusieron, sin embargo, nunca ha sido observado. (Los intrones y el *splicing* alternativo introducido en el Capítulo 16 no había sido descubierto todavía). Por esta razón, la mayoría de los investigadores consideraron la hipótesis muy improbable.

En 1976, sin embargo, Nobumichi Hozumi y Susumo Tonegawa publicaron datos que apoyaban la hipótesis de la recombinación. Hozumi y Tonewaga razonaron que, si la diversidad de la cadena ligera se producía por recombinación del DNA, entonces las regiones variables y constantes de las células B inmaduras, que no producen anticuerpos, deberían ser más largas que las mismas regiones de las células B maduras y activadas, que producen BCR y anticuerpos. La cantidad de DNA en las regiones *V*+*C* debería ser más corta en las células maduras que en las embrionarias, porque en aquellas contiene solo una parte de las regiones *V* y *C* completas (**Figura 49.9**). Cuando examinaron las regiones *V*+*C* de las células B inmaduras respecto a las células B maduras, eso fue exactamente lo que encontraron.

Los resultados de Hozumi y Tonegawa inspiraron una gran cantidad de estudios sobre los mecanismos de recombinación del DNA. Uno de los hallazgos fundamentales es que los mamíferos tienen un gen que codifica para la cadena pesada y otro para la cadena ligera. Sin embargo, cada uno de esos genes contiene segmentos diferentes. Por ejemplo, uno de los genes de las cadenas ligeras de los seres humanos incluye 40 segmentos variables *(V)*, 5 segmentos de unión *(J)* y un solo segmento constante *(C)*. El locus de la cadena pesada incluye cerca de 51 segmentos *V*, 27 segmentos de diversidad *(D)*, y 6 segmentos *J* junto con el segmento constante *(C)*. Una proteína de la cadena ligera está formada de porciones codificadas por segmentos *V*, *J* y *C*. La cadena pesada está formada por segmentos codificados por *V*, *D*, *J* y *C*. Los genes que codifican las cadenas α y β del TCR tienen una organización parecida en diferentes segmentos, cada uno con múltiples versiones.

La **Figura 49.10** resume el modelo actual de procesamiento de esos segmentos génicos como células B maduras. La estructura de las regiones *V*, *J* y *C* del DNA de las cadenas ligeras y pesadas se ilustra en la Figura 49.10a. Así es como los genes aparecen en una célula B inmadura, y en cualquier otra célula no B. La Figura 49.10b muestra los pasos del proceso por el que una célula B madura, utilizando uno de los genes de las cadenas ligeras de las inmunoglobulinas como ejemplo (paso 1). En el desarrollo temprano de los linfocitos los segmentos génicos se someten a recombinación génica (paso 2). Por ejemplo, en las células B cualquiera de los 40 segmentos *V* de las cadenas ligeras puede recombinarse con cualquiera de los 5 segmentos *J*. Así $40 \times 5 = 200$ cadenas ligeras distintas que se pueden producir por recombinación. En la cadena pesada, cualquiera de los 51 segmentos *V*, 27 segmentos *D* y 6 segmentos *J* pueden recombinarse, dando un total de $51 \times 27 \times 6 = 8.262$ posibles cadenas pesadas. Como el reordenamiento de las cadenas ligeras y pesadas ocurre independientemente, la recombinación del DNA puede producir $200 \times 8.262 = 1.652.400 = 1{,}65 \times 10^6$ BCR para antígenos específicos diferentes. Y este número no incluye los BCR que resultan de la combinación en el otro gen de la cadena ligera. El gen funcional se transcribe, y el mRNA resultante se procesa y traduce en la proteína de una cadena ligera (pasos 3 a 5). Si entiendes esos procesos, deberías ser capaz de diseñar un sistema para generar una alta diversidad de números de lotería análoga a la recombinación génica, pero usa solo los dígitos del 0 al 9.

La historia no termina aquí. Los segmentos génicos no siempre se unen precisamente durante la recombinación del DNA. Algunas variaciones ocurren donde se unen los segmentos *V* y *D* y los segmentos *D* y *J*. Esta diversidad de unión resulta en muchas nuevas secuencias adicionales. Así, recombinando segmentos de DNA pequeños en los dos genes de las cadenas ligeras, se pueden crear de 10^{10} a 10^{14} BCR diferentes. Con los TCR resulta un número similar, ya que se forman bajo el mismo proceso de recombinación. Esos resultados revelan por qué cada célula B o célula T en el organismo puede tener un receptor diferente en su superficie. Debido a la recombinación génica, cada receptor tiene una única secuencia aminoácida. Como resultado, este tiene la capacidad de unir un único epítopo a un antígeno. La recombinación génica es el mecanismo molecular responsable en el sistema inmunitario adquirido de la especificidad y la diversidad.

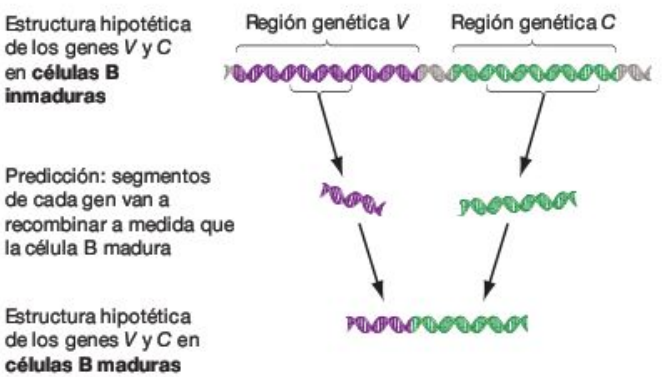


FIGURA 49.9 La hipótesis de recombinación genética para la producción de anticuerpos en células B.

¿Cómo distingue el sistema inmunitario lo propio de lo extraño?

Cuando las células B y las células T maduran y empiezan a producir receptores para antígenos específicos, un importante problema aparece: ¿cómo se asegura el sistema inmunitario que los receptores de esas células no responden a moléculas que son parte de las células normales del huésped? Si un receptor de una célula B o un receptor de una célula T responde a una molécula **propia,** es decir, una molécula que pertenece al huésped, el receptor podría desarrollar una respuesta inmune. La reacción frente a lo propio se conoce como **autoinmunidad** y puede causar que el sistema inmunitario destruya partes del propio organismo del individuo.

Los biólogos pronosticaron que debía de haber algún mecanismo para eliminar las células B y las células T jóvenes que tuvieran de moléculas propias. Esta predicción se confirmó cuando los investigadores inyectaron células B y células T con receptores de moleculas propias en ratones y en-

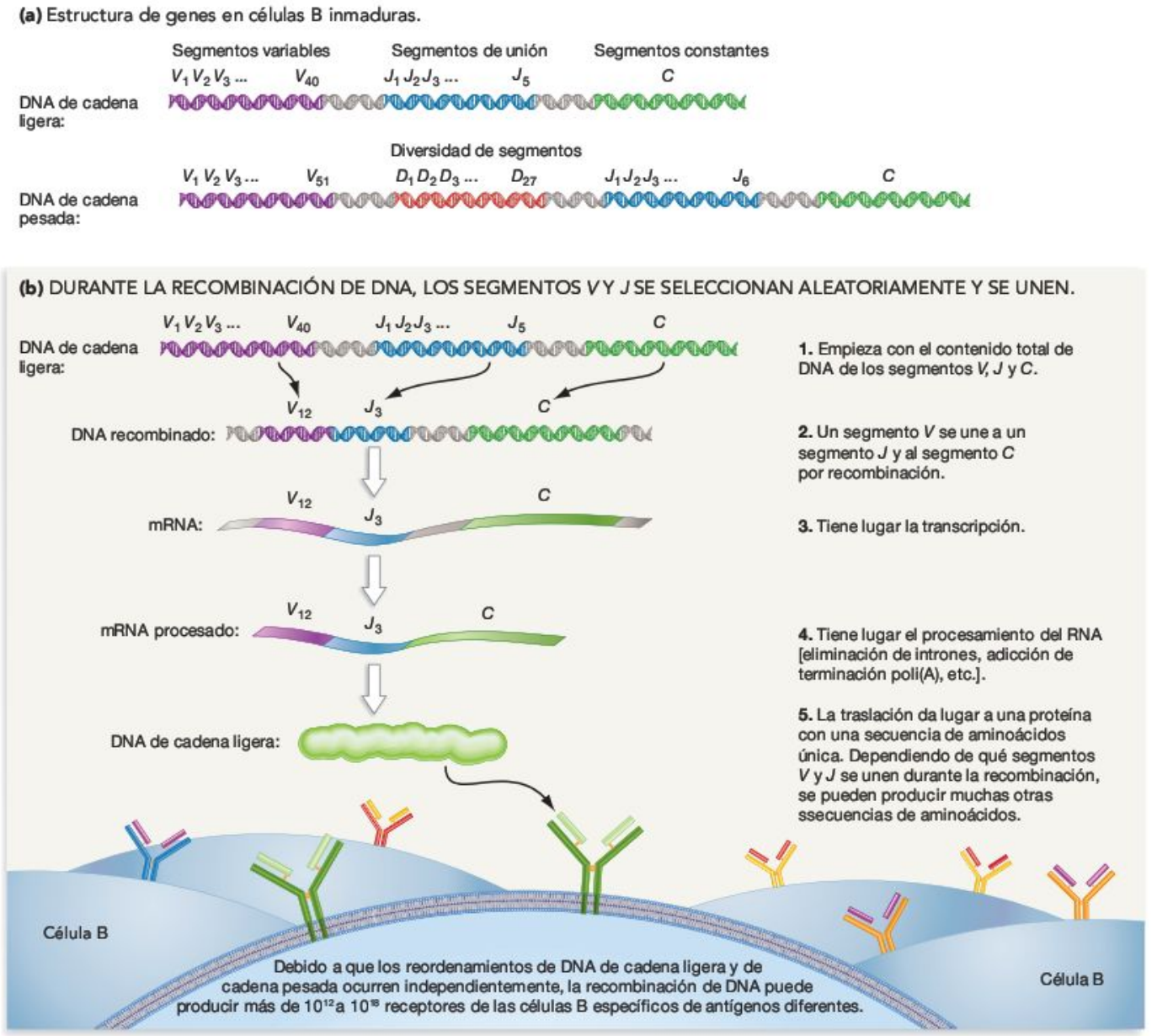


FIGURA 49.10 La recombinación del DNA da lugar a anticuerpos con secuencias de aminoácidos únicas. Diagrama resumido que muestra los datos actuales sobre la producción de proteínas de cadenas ligeras en células B.

contraron que estos linfocitos eran eliminados. Trabajos posteriores demostraron que si las células B y las células T que están madurando en la médula ósea y el timo tienen receptores de lo propio, las células son eliminadas antes de que dejen esos órganos.

Una gran parte de la investigación se centra en entender los mecanismos moleculares responsables de la eliminación de linfocitos con receptores de lo propio. Además del interés intrínseco que ofrece, esta investigación tiene importantes implicaciones en la salud humana. Si el proceso de eliminación se rompe, se producirán linfocitos que reaccionarán frente a las proteínas propias, y se producirá una enfermedad. Por ejemplo, la esclerosis múltiple (MS), presentada en el Capítulo 45, resulta de la producción de células T frente a lo propio. Las células T atacan la vaina de mielina de las fibras nerviosas. Como el daño a la mielina reduce la eficiencia de la señal nerviosa, aparecen problemas musculares y de coordinación. Otras enfermedades autoinmunes son la artritis reumatoide, la diabetes melitus tipo 1, la miastenia gravis y el lupus (lupus eritematoso sistémico). En la gran mayoría de los casos, sin embargo, la médula ósea y el timo eliminan correctamente las células B y T maduras que presentan receptores para proteínas propias.

Para resumir, cada célula B y cada célula T tienen miles de copias de un receptor único. Esos receptores son chequeados para asegurar que no responden a moléculas propias. Ahora la cuestión es ¿cómo interaccionan las células B y las T con los antígenos de bacterias y virus invasores que fluyen en la sangre y la linfa desde el codo infectado o ante un incipiente caso de gripe?

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los linfocitos que circulan en la linfa, la sangre y los órganos del sistema inmunitario llevan a cabo la respuesta inmune adquirida.
- La respuesta adquirida es específica porque es iniciada por receptores de la superficie de linfocitos que unen epítopos únicos a los antígenos.
- Los linfocitos pueden responder a una amplia variedad de antígenos porque los segmentos de genes de las inmunoglobulinas recombinan para producir un receptor único para cada célula.

Deberías ser capaz de...

1) Describir la diferencia entre un epítopo y un antígeno.
2) Dibujar y señalar la estructura de un receptor de las células B y la de un receptor de las células T.
3) Describir las diferencias entre un receptor de las células B y un anticuerpo.
4) Predecir las consecuencias de una mutación que altera la selección frente a células que responden a moléculas propias.

49.3 La respuesta inmune adquirida: activación

El hecho de que el receptor de superficie de las células B o de las células T se una a un antígeno es como pulsar un botón que activa «una pequeña bomba», un misil que está programado para destruir una diana específica. La unión de una célula B o una célula T a un antígeno desencadena una serie de eventos que dan como resultado la destrucción del antígeno. El poder letal de una célula B o T activada es impresionante.

Tal vez porque los linfocitos son tan destructivos, la activación de células B y células T se controla cuidadosamente, en un proceso paso a paso. Este mecanismo recuerda a las precauciones que las naciones con misiles poderosos toman para evitar un despliegue accidental. Para la mayoría de las peligrosas armas, la señal se controla y recontrola usando una serie de códigos y señales. En el sistema inmunitario el control se produce a través de interacciones proteína-proteína en la superficie de las células, y la liberación y recepción de citoquinas y otras moléculas señalizadoras.

Para los linfocitos T, las secuencias que permiten la activación empiezan cuando los antígenos son captados por un tipo específico de leucocitos o una célula infectada, se corta en trozos, se empaqueta con proteínas específicas y se transfiere a la superficie celular. Después de que el antígeno se ha presentado de esta forma, las células T pueden unirse a él a través del TCR y pasa de estar inactivo a activo.

Este paso de presentación antigénica es crucial en la activación de la respuesta inmune adquirida. ¿Cómo ocurre?

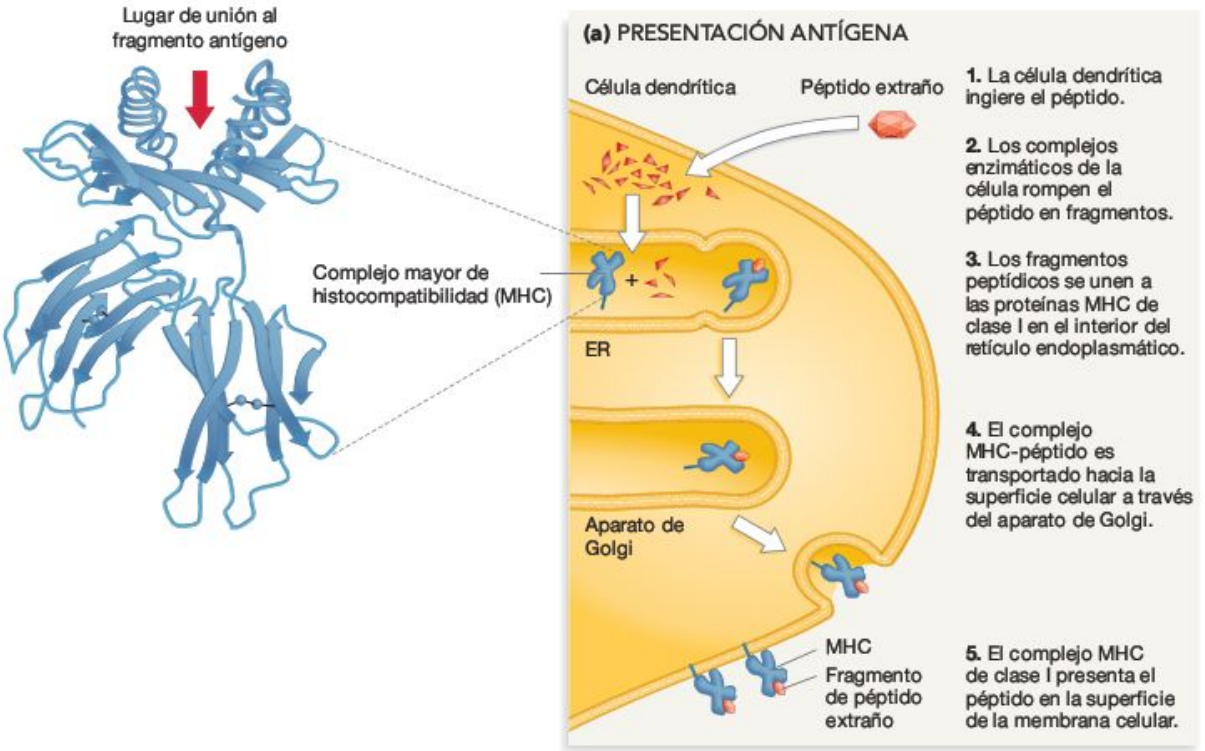
Presentación antigénica por proteínas MHC: activación de células T

Si la respuesta inmune innata es sobrepasada y las bacterias comienzan a multiplicarse rápidamente en el lugar de la herida, los leucocitos denominados células dendríticas («como árboles») se reclutan en la zona. Las **células dendríticas** ingieren algunos de los antígenos presentes y migran hacia los ganglios linfáticos más próximos. Ahí interactúan con dos tipos de células T. Las células T se clasifican en $CD4^+$ o $CD8^+$, en función de si están presentes las proteínas clave denominadas **CD4** o **CD8** en su membrana plasmática. Las células T $CD4^+$ y las células T $CD8^+$ tienen funciones diferentes en la respuesta inmune adquirida.

La **Figura 49.11** detalla cómo los antígenos y células T $CD8^+$ interaccionan en el ganglio linfático. Como muestra la Figura 49.11a, las células dendríticas procesan el péptido que han ingerido (paso 1). Un complejo enzimático dentro de la célula rompe el péptido en pequeñas piezas (paso 2). Esas piezas se unen a las **proteínas del complejo principal de histocompatibilidad (MHC)** dentro del retículo endoplasmático (paso 3). Las proteínas MHC son proteínas presentadoras de antígenos. Como muestra la figura, las proteínas del MHC tienen un hueco donde los fragmentos péptidos pequeños, normalmente de 8 a 20 aminoácidos de longitud, se unen. Las proteínas del MHC son de dos tipos: proteínas **MHC de clase I** y **MHC de clase II.** En las células dendríticas, los fragmentos péptidos se anclan a las proteínas de clase I y se transportan a la superficie (paso 4). Cuando el complejo proteína MHC-péptido se coloca en la superficie, la presentación antigénica se completa (paso 5).

Cada individuo tiene varios genes que codifican proteínas del MHC de clase I y de clase II, por eso cada persona puede producir varias proteínas distintas de cada tipo. Además, los genes MHC se hallan entre los más polimórficos de todos los conocidos, lo que significa que existen muchos alelos distintos en la población (véase Capítulo 13). Al existir muchos alelos diferentes, la mayoría de los individuos son heterocigotos para los genes MHC de clase I y clase II. Los individuos heterocigotos producen incluso una mayor diversidad de proteínas MHC de clase I y clase II. El hecho de tener una amplia variedad de proteínas MHC permite unir y presentar una gran cantidad de péptidos extraños, por eso las células pueden desencadenar una respuesta eficiente a una amplia diversidad de patógenos.

La Figura 49.11b ilustra lo que ocurre cuando una célula dendrítica exhibe un complejo proteína MHC-péptido extraño. Como muestra el paso 1, la célula dendrítica que exhibe el antígeno interactúa con una célula T $CD8^+$ que se mueve a través de los órganos linfáticos. La célula dendrítica le muestra a



esta célula T una proteína MHC y un péptido unido que porta el mensaje «una célula propia ha encontrado un antígeno, se requiere una respuesta». La célula T se activa en respuesta a la interacción con la proteína de la célula dendrítica (en algunos casos, la activación de las células T $CD8^+$ requiere también la interacción con células T $CD4^+$ activadas). Como muestra el paso 2 de la figura, la célula T activada empieza a dividirse para producir una serie de células hijas genéticamente iguales. Este proceso se llama **expansión clonal.** La expansión clonal es un paso crítico en la respuesta inmune adquirida. Permite crear una gran población de linfocitos capaces de responder específicamente al antígeno que entró en el organismo. Si entiendes por qué es importante la expansión clonal, deberías ser capaz de explicar por qué la quimioterapia para el cáncer, que destruye rápidamente las células en división, suprime la capacidad del sistema inmunitario de los pacientes para responder a las infecciones.

Cuando los linfocitos T $CD8^+$ están en expansión clonal, las células hijas se convierten en **células T citotóxicas** («células veneno»), también conocidas como linfocitos T citotóxicos (CTL) o células T asesinas. Como veremos, los adjetivos citotóxica y asesina son apropiados: las células T $CD8^+$ destruyen células que están infectadas con un virus u otro patógeno en su citoplasma.

Las células hijas de linfocitos T $CD4^+$ activados, por el contrario, se diferencian en **células T colaboradoras.** Como veremos, el adjetivo colaborador también es apropiado, ya que esta célula ayuda con su activación a otros linfocitos. Hay dos tipos de células T colaboradoras, denominadas T_H1 y T_H2, que tienen distintas funciones: las células T_H1 ayudan a la activación de las células T citotóxicas, mientras que las T_H2 ayudan a activar las células B.

FIGURA 49.11 Las células T se activan tras la interacción con antígenos presentados por las células dendríticas. (a) Las células dendríticas toman los antígenos, los rompen en fragmentos, y luego los presentan en las proteínas MHC. **(b)** Si una célula T $CD8^+$ tiene un receptor que es complementario al complejo MHC-antígeno presentado en la superficie de una célula dendrítica, la célula T se activará.

Las células T colaboradoras y a las células T citotóxicas también se denominan células T efectoras. Después de la expansión clonal y la maduración, las células T efectoras dejan los ganglios linfáticos a través de los vasos linfáticos. Más tarde entran en la sangre y migran hacia el lugar de la infección. Una vez allí, las células T citotóxicas interactúan solo con células que les muestran antígenos presentados por proteínas MHC de clase I. Prácticamente todas las células nucleadas del cuerpo muestran antígenos unidos a proteínas MHC de clase I. Las células T colaboradoras, por el contrario, interactúan solo con antígenos presentados por proteínas MHC de clase II, que se encuentran solo en la superficie de células B y otros leucocitos que presentan antígenos.

Un antígeno en una proteína MHC de clase I es una señal que se puede encontrar en casi cualquier célula del organismo. Eso significa que la célula está infectada con un patógeno. Cuando una célula exhibe un antígeno unido a una proteína MHC de clase I, manda un mensaje a una célula T citotóxica: «mátame». Si entiendes el papel de la presentación antigénica por parte de las proteínas MHC, deberías ser capaz de (1) señalar qué células expresan MHC de clase I y cuáles MHC de clase II, (2) decir qué tipos de células T responden a péptidos unidos a proteínas MHC de clase y de clase II, y (3) resumir el mensaje que proporcionan los complejos MHC-péptido a una célula dendrítica, una célula infectada y un leucocito.

Las células T efectoras están listas para entrar en acción. Una parte clave de la respuesta inmunológica adquirida se ha puesto ahora en marcha.

Activación de la célula B y secreción de anticuerpos

Los linfocitos $CD8^+$ y $CD4^+$ son activados por interacciones con las células dendríticas y otros leucocitos que presentan antígenos. ¿Cómo se activan las células B? Como muestra la **Figura 49.12,** la respuesta tiene dos partes. Los BCR de las células B interactúan directamente con antígenos bacterianos y virales que flotan libres en la linfa o la sangre. Cuando el antígeno se une, la célula B internaliza la molécula y la procesa con una proteína de clase II. Como resultado, la célula B que encuentra su antígeno muestra un epítopo antigénico sobre su superficie, con el antígeno anclado en el hueco de una proteína de MHC clase II (paso 1 de la Figura 49.12). La segunda parte del proceso de activación ocurre cuando llega un linfocito $CD4^+$ T_H2 activado con un receptor complementario. Esta célula T colaboradora se une al complejo MHC-antígeno en la célula B (paso 2). La interacción entre la célula B y la célula T colaboradora proporciona señales de activación que estimulan a la célula T colaboradora. Cuando la célula T colaboradora se estimula de este modo, responde activando células B a través de la liberación de citoquinas estimuladoras.

Después de recibir esas señales de activación, la célula B comienza a dividirse y a formar células hijas. Algunas de las hijas se diferencian en linfocitos B activados llamados **células plasmáticas.** Las células plasmáticas producen y secretan grandes cantidades de anticuerpos (paso 3). Recuerda que los anticuerpos son idénticos a los receptores de las células B, excepto por que pierden el domino transmembrana y son secretados en lugar de encontrarse en la membrana plasmática.

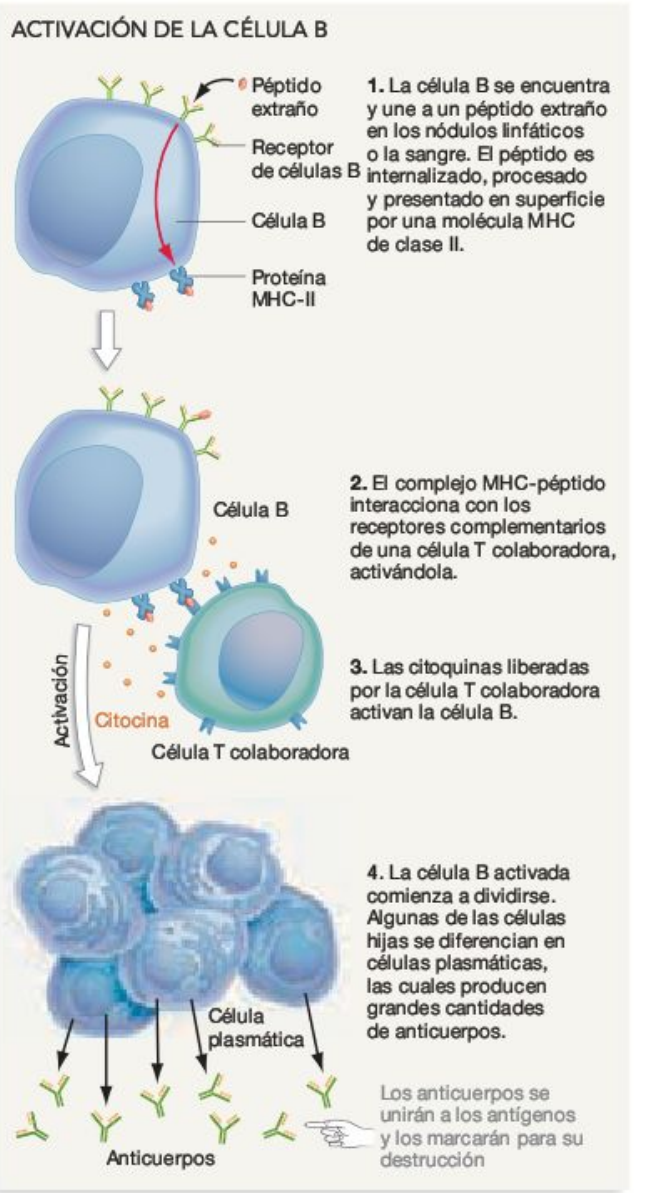


FIGURA 49.12 Las células B se activan después de interaccionar con las células T colaboradoras. La activación de las células B se desarrolla en varios pasos. Una vez que los receptores de una célula T colaboradora se han unido al MHC de una célula B, la célula T colaboradora libera citoquinas que activan las células B (otras proteínas en superficie de la célula B y de la célula T pueden interaccionar para que la activación tenga lugar). La activación finalmente conduce a la producción de anticuerpos por parte de las células plasmáticas.

Cuando las células B se activan, la respuesta inmune adquirida alcanza una dimensión importante. Los anticuerpos específicos de la bacteria o el virus invasor empiezan a circular por la sangre.

La **Tabla Resumen 49.3** muestra cómo se activan las células B y las células T. (Las células de memoria mencionadas en la tabla se introducirán en la Sección 49.4). Una vez que esos linfocitos se han activado, la mayor parte de los elementos de la respuesta inmune adquirida están en su lugar.

TABLA RESUMEN **49.3** **Activación del sistema inmunitario adquirido**

Tipo de linfocito	Método de activación	Células que se obtienen como resultado de la activación y expansión clonal
Célula B	El receptor se une al antígeno libre, luego interactúa con las células T_H2	Células plasmáticas Células B memoria
Célula T CD4+	El receptor se une al complejo proteínico antígeno-MHC de clase II en células dendríticas u otras presentadoras de antígeno	Células T_H1 (T colaboradoras) Células T_H2 (T colaboradoras) Células T memoria
Célula T CD8+	El receptor se une complejo proteínico antígeno-MHC de clase I en células infectadas, puede interaccionar con las células T_H1	Células T citotóxicas Células memoria

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las células T se activan cuando sus receptores se unen al antígeno presentado por las moléculas MHC en células dendríticas o células infectadas.
- Las células B se activan cuando sus receptores se unen al antígeno, el antígeno es presentado por una molécula MHC en su superficie, y son estimuladas por células T colaboradoras activadas por el mismo antígeno.
- Los linfocitos activados sufren cambios drásticos en su morfología y se dividen rápidamente.

Deberías ser capaz de...

Generar una hipótesis para explicar la observación de que los seres humanos heterocigotos para los genes que codifican proteínas MHC tienden a estar más sanos que los individuos homocigotos para dichos genes.

49.4 Respuesta inmune adquirida: la culminación

Las células B, células T colaboradoras y células T citotóxicas activadas suponen una respuesta formidable a los patógenos invasores. Junto con los leucocitos implicados en el sistema inmunitario innato, las células del sistema inmunitario adquirido son casi siempre eficaces en la eliminación de amenazas bacterianas, parásitos, hongos y virus. Para afianzar mejor este punto, imagina qué ocurriría si el sistema inmunitario adquirido no funcionase. Por ejemplo, los niños que han nacido con una deficiencia combinada severa (SCID) tienen un defecto genético en una de las enzimas responsables de la recombinación del DNA en los linfocitos maduros. Como resultado, son incapaces de generar receptores normales para las células T y B y no tienen un sistema inmunitario normal (véase Capítulo 19). En concreto, la inmunidad adquirida es la que se encuentra inutilizada. Los individuos afectados sufren enfermedades debilitantes a causa de infecciones que otros niños superan con facilidad, y mueren antes de los dos años de edad. De forma parecida, las personas infectadas con el **virus de inmunodeficiencia humana (VIH)** sufren una progresiva pérdida de células T $CD4^+$, porque el VIH mata a estas células y a los macrófagos. Finalmente, las personas infectadas con VIH desarrollan **SIDA,** o **síndrome de inmunodeficiencia adquirida.** Mueren por enfermedades que los médicos casi nunca ven en personas con sistemas inmunes sanos.

Para entender cómo la respuesta adquirida mata a los patógenos, retomaremos la infección bacteriana del codo herido y la infección del tracto respiratorio superior causada por el virus de la gripe. ¿Cómo eliminan las células B y las células T activadas estos invasores?

¿Cómo se eliminan las bacterias y otras células extrañas?

Durante la respuesta inmune innata a las bacterias y otras células patogénicas que entran en una herida, los macrófagos fagocitan en el lugar alguno de los invasores. Además de eliminar a las células extrañas, estos leucocitos procesan y presentan antígenos a través de proteínas MHC de clase II. Como resultado, los macrófagos en el lugar de la infección muestran epítopos en su superficie que pueden ser reconocidos por las células T colaboradoras activadas durante la respuesta inmune adquirida. Si una célula T_H1 activada se une a esos macrófagos cargados, ocurren dos cosas: primero, la actividad macrofágica aumenta. Segundo, las células T_H1 secretan citoquinas que reclutan células fagocíticas adicionales al lugar, y se incrementa la respuesta inflamatoria.

Los anticuerpos de las células plasmáticas también empiezan a cubrir las bacterias, los hongos y otras células extrañas en el lugar de la infección. En muchos casos, la acción de los anticuerpos provoca **aglutinación,** o agrupamiento de las células. Cada anticuerpo tiene al menos dos lugares de unión, por eso un solo anticuerpo puede unir epítopos de células extrañas y ligarlas, para formar agregados. Las células simples o agregadas etiquetadas con anticuerpos son fácilmente destruidas por los macrófagos mediante fagocitosis. Los anticuerpos que se unen a los antígenos estimulan también a un grupo de proteínas denominado **sistema del complemento.** Las proteínas del complemento circulan por el torrente sanguíneo y se unen a los complejos antígeno-anticuerpo. Cuando las proteínas del complemento se activan, realizan perforaciones letales en la membrana plasmática de las células invasoras. En pocos días, esta combinación de mecanismos destructores generalmente elimina todas las células extrañas.

¿Cómo se destruyen los virus?

Al igual que el sistema inmunitario adquirido tiene una variedad de mecanismos para eliminar bacterias, también tiene dos modos principales de eliminar virus. Uno implica a las células T citotóxicas (células $CD8^+$ activadas) y se denomina **respuesta mediada por células;** el otro implica a los anticuerpos y se denomina **respuesta humoral.** (La palabra latina *humor* significa «fluido». La respuesta humoral tiene lugar en la sangre y en la linfa; la respuesta mediada por células tiene lugar en la superficie de las células). Analicemos ambas con más detalle.

La respuesta mediada por células Las células infectadas responden a la llegada de un virus procesando antígenos del invasor. Las proteínas MHC de clase I se unen a antígenos virales y los presentan sobre la superficie de células infectadas. Cada célula nucleada del cuerpo expresa proteínas MHC de clase I y tiene la capacidad de señalizar que esa célula está infectada. Las células que exhiben antígenos virales unidos a moléculas MHC de clase I están agitando una bandera que dice «estoy infectada; si me destruyes a mí, los destruirás a ellos.»

Cuando las células $CD8^+$ migran hacia el área, reconocen y se unen a los epítopos antigénicos y a la proteína MHC exhibida en las células infectadas. Después de producirse la unión, la célula $CD8^+$ secreta moléculas que se unen a la membrana plasmática de la célula infectada y producen poros. Los gránulos de la célula T citotóxica entran en la célula y activan una respuesta autodestructiva (**Figura 49.13a**).

Cuando la célula infectada se destruye, la célula T citotóxica se libera y busca otra célula infectada para matarla. Horas después, todas las células infectadas por el virus han sido eliminadas. Como los virus solo se pueden reproducir dentro de células huésped, la respuesta mediada por las células limita la dispersión de la infección previniendo la maduración de nueva generación de partículas víricas.

La respuesta humoral Aunque los linfocitos T citotóxicos entran en acción, las células plasmáticas producen anticuerpos frente a proteínas virales. En la mayoría de los casos, los anticuerpos más efectivos son aquellos que se unen a los epítopos sobre la superficie de los virus. Como muestra la **Figura 49.13b,** ocurren dos cosas cuando el anticuerpo se une a la superficie del virus: primero, se bloquea el virus para evitar que entre en contacto con la membrana plasmática y acceda a una nueva célula huésped. Segundo, los macrófagos y otras células fagocíticas reconocen las partículas de anticuerpos que lo recubren y las fagocitan. Gracias a esta respuesta humoral, el número de partículas víricas que flotan en la linfa o la sangre se reduce finalmente a cero.

¿Por qué el sistema inmunitario rechaza los tejidos y los órganos extraños?

Los anticuerpos y las células T citotóxicas tienen efectos devastadores sobre bacterias y virus invasores. Desafortunadamente, son igualmente mortales en respuesta a tejidos u órganos introducidos en un paciente con el objeto de que se recupere de una enfermedad. Para entender por qué, considera los problemas que surgen con las transfusiones sanguí-

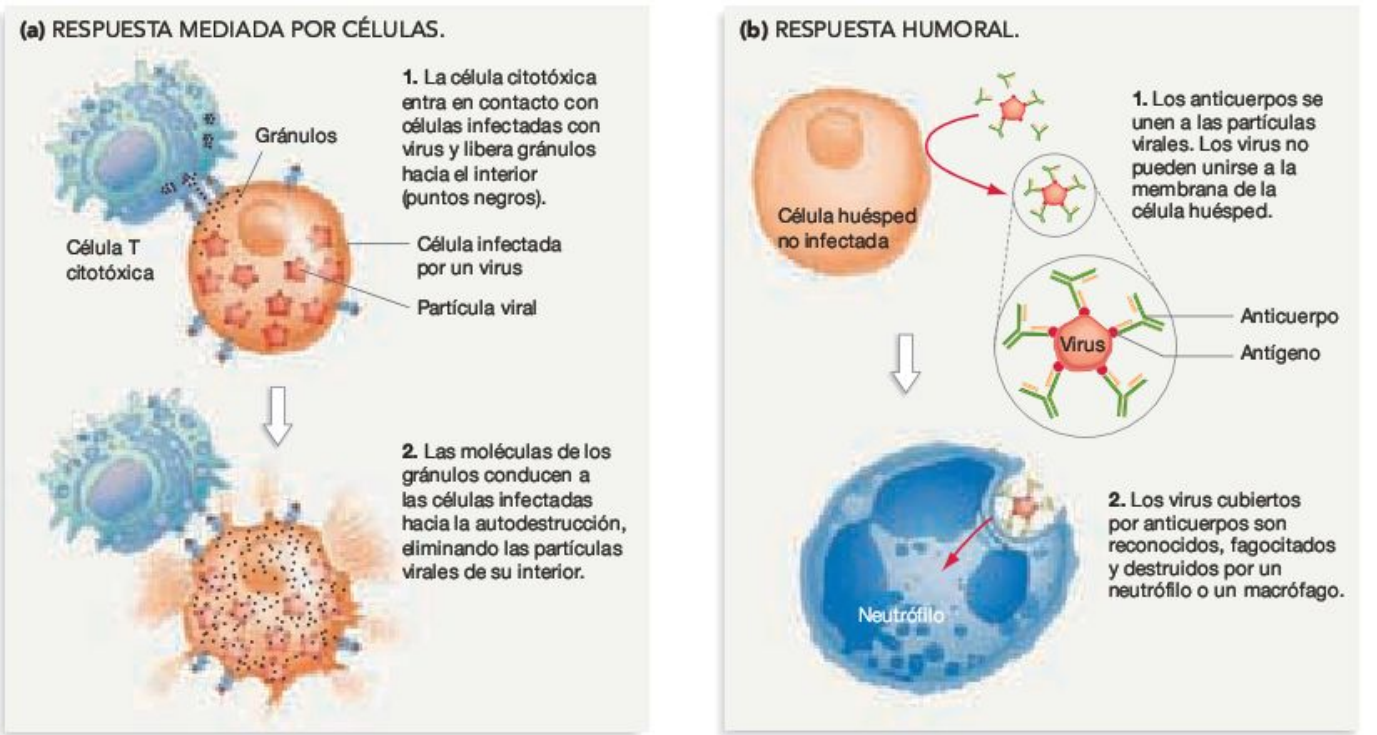


FIGURA 49.13 Los linfocitos eliminan los virus a través de la respuesta mediada por células y la respuesta humoral.

neas. Ciertas personas tienen glóbulos rojos con proteínas en la membrana denominadas A y B. Estas proteínas actúan como antígenos si se introducen en personas cuya sangre carece de ellas. Por ejemplo, si tienes sangre de tipo A, significa que tus glóbulos rojos tienen el antígeno A. Si tu sangre entra en otra persona que carece del antígeno A, una persona que tiene sangre del tipo O o B, el sistema inmunitario del receptor reconocerá el antígeno A como extraño y desarrollará una respuesta devastadora contra ella. Para que una transfusión sanguínea sea satisfactoria, el receptor tiene que recibir sangre que no tenga las proteínas A o B o que contenga el mismo antígeno que se encuentra en su propia sangre.

Un problema parecido surge en los transplantes de órganos: en este caso las moléculas antigénicas de los órganos extraños son proteínas MHC en la superficie de sus células. Para evitar reacciones inmunes graves frente a un riñón, corazón o hígado trasplantado, los médicos hacen dos cosas: (1) obtienen el órgano que se va a trasplantar de un hermano u otro donante cuyas proteínas MHC sean muy similares en estructura a las del receptor y (2) tratan al receptor con medicamentos que suprimen la respuesta inmune. Gracias a los constantes avances en el desarrollo de medicamentos y sistemas para determinar el tipo de MHC óptimo entre donante y receptor, la proporción de éxitos en el trasplante de órganos ha aumentado mucho en los últimos años.

Como muestran los ejemplos de transfusiones sanguíneas y trasplante de órganos, el sistema inmunitario rechaza los tejidos extraños porque contienen proteínas extrañas, es decir, antígenos. Para las células T y B, una transfusión sanguínea o el trasplante de un órgano es indistinguible de un flujo masivo de bacterias, virus u otro invasor extraño.

Respuesta a infecciones futuras: la memoria inmunológica

Cuando las células B y T están activadas y se dividen, sus células hijas se diferencian en células plasmáticas, células T colaboradoras y células T citotóxicas. La **Tabla Resumen 49.4** muestra lo que hacen estas células. Pero además de producir las células que ejecutan la respuesta humoral y la respuesta mediada por células, las células B y T activadas producen células hijas especializadas denominadas células memoria. Las **células memoria** no participan en la respuesta adquirida inicial, o **respuesta inmune primaria.** Sin embargo, proporcionan vigilancia después de que la infección original se haya erradicado. Las células memoria se mantienen en el bazo y los ganglios linfáticos durante años o décadas, preparadas para proporcionar una respuesta extremadamente rápida ante una infección con el mismo antígeno inicial. La producción de células memoria es una característica propia de la respuesta inmune de los vertebrados, y ocurre de forma limitada en algunos invertebrados.

Si el mismo antígeno entra en el organismo una segunda vez, las células memoria se unen al antígeno y activan una segunda respuesta adquirida o **respuesta inmune secundaria.** El lanzamiento de una respuesta inmune secundaria por medio de las células memoria se conoce como **memoria inmunológica.** La respuesta secundaria es más rápida y más eficaz que la respuesta primaria. Es más rápida porque la presencia de células T y B memoria incrementa la posibilidad de que los linfocitos con receptores de antígenos específicos encuentren el antígeno y se activen rápidamente. Es más eficaz porque algunas células B memoria que responden al mismo antígeno migran a áreas especializadas de los ganglios linfáticos llamadas centros germinales. Aquí las secuencias de DNA que codifican para las regiones variables de los genes de inmunoglobulinas empiezan a someterse a rápidas mutaciones. Las mutaciones en el DNA de las regiones variables modifican los receptores producidos por las células memoria. Las células B memoria con receptores que mejor se unen al epítopo antigénico viven y producen células hijas; aquellas que no se unen al antígeno mueren.

En efecto, este proceso de hipermutación somática permite afinar la respuesta inmune. Los anticuerpos que resultan de la hipermutación somática se unen al antígeno con más afinidad que los anticuerpos producidos por las células plasmáticas durante la respuesta inmune primaria. A medida

TABLA RESUMEN **49.4** **Función de los componentes del sistema inmunitario adquirido**

Tipo de linfocito	Células que se obtienen como resultado de la activación y expansión clonal	Función de las células resultantes
Célula B	Células plasmáticas	Secretan anticuerpos
	Células memoria	Participan en la respuesta secundaria (secretan anticuerpos)
Célula T $CD4^+$	Células T_H1 (T colaboradoras)	Activan células T citotóxicas, regulan la respuesta inflamatoria
	Células T_H2 (T colaboradoras)	Activan células B
	Células memoria	Participan en la respuesta secundaria
Célula T $CD8^+$	Células T citotóxicas	Eliminan las células huésped infectadas
	Células memoria	Participan en la respuesta secundaria

FIGURA 49.14 La respuesta inmune secundaria es más rápida y fuerte que la respuesta primaria. Los datos muestran que, cuando los biólogos inyectan un antígeno a un ratón, se producen cambios en la concentración de anticuerpos a lo largo del tiempo. Después, miden el grado de respuesta en función de la concentración de anticuerpos al inyectar en el mismo individuo el mismo antígeno.

EJERCICIO La respuesta primaria lleva entre 10 y 17 días; la secundaria, entre 3 y 5 días. Añade las etiquetas apropiadas en los ejes x.

que se desarrolla la respuesta inmune secundaria y continúan las mutaciones somáticas, la afinidad que consiguen los anticuerpos es mayor.

La **Figura 49.14** subraya la eficacia de la respuesta inmune secundaria comparando la cantidad de anticuerpos producidos durante la primera y la segunda exposición a un virus. Las gráficas están basadas en los datos que los investigadores recopilaron al inocular un ratón de laboratorio con el virus de la gripe: recogieron muestras de la sangre del ratón cada día y midieron la cantidad de anticuerpos antivirales presentes en el plasma sanguíneo. (El **Cuadro 49.1** explica cómo los investigadores miden la concentración de anticuerpos en la sangre).

Los datos de la Figura 49.14 también explican por qué la vacunación es una defensa efectiva contra ciertos virus. Una **vacuna** contiene epítopos de un patógeno o una versión atenuada o muerta del patógeno mismo. Después de la vacunación (inoculación de la vacuna), el organismo desarrolla una respuesta inmune primaria que resulta en la producción de células memoria. Si la misma infección tiene lugar más tarde, estas células memoria responden rápidamente y eliminan el agente, antes de que se dé la enfermedad. La estrategia de vacunación de Edward Jenner funcionó porque el antígeno presentado por la viruela bovina era muy parecido al de la viruela humana. Como resultado, la exposición al virus bovino permitía la producción de células memoria que protegían

CUADRO 49.1 El test ELISA

Una de las estrategias más comunes para medir la concentración de proteínas en sangre es la técnica de ELISA (ensayo inmunoabsorbente ligado a enzima). El test convencional para la detección del virus del VIH, por ejemplo, es un ELISA dirigido a anticuerpos que el sistema inmunitario produce en respuesta al virus. Los test de embarazo son test ELISA que detectan la presencia de las hormona coriónica y gonadotropina en la orina. Existen varios tipos de test ELISA; la **Figura 49.15** ilustra cómo un ELISA indirecto puede usarse para determinar el incremento de concentración de un anticuerpo presente en un ratón que infectado con el virus de la gripe.

Para comenzar un test ELISA, cada uno de los pocillos de una placa de plástico están cubiertos con el antígeno (paso 1 de la Figura 49.15). En este caso, el antígeno se purifica a partir de la proteína hemaglutinina procedente del virus de la gripe. Posteriormente, una cantidad definida de plasma procedente de un paciente se añade a la placa. Si los anticuerpos están presentes, se unen al antígeno (paso 2). Para continuar el ensayo, se añade un anticuerpo secundario (paso 3). El anticuerpo secundario puede unirse a la región constante de los anticuerpos del plasma añadidos en el pocillo. En los test ELISA, el anticuerpo secundario se halla unido a una enzima como la fosfatasa alcalina (simbolizada en la figura como AP). La fosfatasa alcalina es muy útil, porque cataliza una reacción con un sustrato que genera un producto que cambia el color de la solución.

Como resultado de la reacción, la presencia de color en el pocillo indicaría una reacción positiva, lo que significa que el anticuerpo dirigido frente a la hemaglutinina está presente (paso 4). Un resultado positivo confirma que el paciente está infectado por el virus de la gripe.

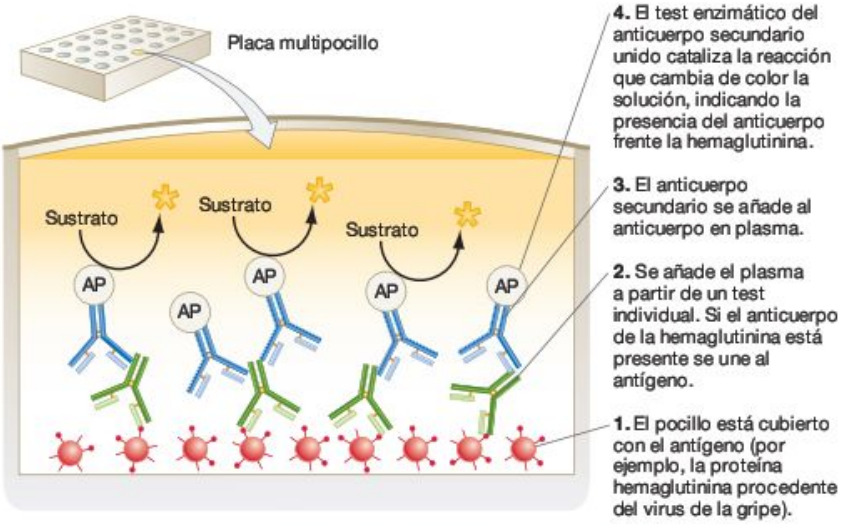


FIGURA 49.15 El test ELISA mide la concentración de anticuerpos en sangre.

efectivamente de infecciones futuras con el virus de la viruela humana.

Desafortunadamente, los virus como el de la gripe y el del VIH mutan muy rápido, de modo que cambian constantemente sus epítopos frente al sistema inmunitario. Las células memoria que fueron efectivas durante la infección previa con estos virus, ahora probablemente no puedan unirse a los epítopos modificados y desencadenar una respuesta efectiva frente a la infección. Como resultado, es extremadamente difícil para los biólogos diseñar una vacuna eficaz frente a estos patógenos. Actualmente, la única cura para el VIH es la prevención; las sucesivas mutaciones del virus de la gripe conlleva que las vacunas tengan que ser rediseñadas y se deban administrar cada año. Se cree que la alta tasa de mutación observada en estos virus les ayuda a evitar que el sistema inmunitario los detecte.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Acquired Response

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los anticuerpos producidos por las células B eliminan los patógenos.
- Las células T reconocen epítopos expresados por las células infectadas y luego eliminan dichas células antes de que los patógenos en su interior puedan replicarse.
- Las células memoria producidas durante la activación de las células B y las células T permanecen en el cuerpo y proporcionan una respuesta inmune secundaria frente a futuras infecciones.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar cómo funcionan las vacunas.
2) Proponer una estrategia para desarrollar una vacuna para el VIH o el virus de la gripe.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Los leucocitos que responden a señales no específicas frente a los patógenos llevan a cabo la respuesta inmune innata a la infección. Los leucocitos llamados linfocitos llevan a cabo la respuesta inmune adquirida. Cada uno de los linfocitos responde específicamente a un patógeno.

La respuesta inmune innata ocurre siempre del mismo modo, sin importar qué patógenos han entrado en el organismo. Durante la respuesta a la inflamación del sistema inmunitario innato, los mastocitos liberan mensajeros químicos que provocan un incremento del flujo sanguíneo hacia la herida o los tejidos dañados. Después de que los neutrófilos migran hacia la zona dañada, estos responden frente a las bacterias que estimulan sus receptores fagocitando las células invasoras y destruyéndolas. Los macrófagos también pueden fagocitar patógenos y liberar mensajeros químicos que activen otros leucocitos e incrementen la temperatura corporal.

Deberías ser capaz de explicar qué sucedería en los vasos sanguíneos próximos a una herida que no se encuentre dilatada y sea más permeable a la respuesta de las señales químicas procedentes de los leucocitos y de los tejidos dañados.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Inflammatory Response

La respuesta inmune adquirida comienza cuando las proteínas de la superficie celular de los linfocitos se unen a un antígeno, normalmente una proteína derivada de un agente causante de enfermedad.

Los linfocitos se activan cuando los receptores de las células T y los receptores de las células B reconocen un epítopo o un antígeno. La proteína receptora en la superficie de una célula T o una célula B se genera a partir de recombinación de DNA, una reorganización de los segmentos génicos. Como cada receptor que resulta de este proceso es ligeramente diferente, el sistema inmunitario es capaz de reconocer y responder a casi una cantidad ilimitada de antígenos.

Deberías ser capaz de explicar cómo un fármaco que se une a un epítopo específico de un antígeno afecta a la activación de las células T y las células B y a la respuesta mediada por células ante un antígeno.

La respuesta humoral etiqueta a los patógenos para su eliminación con anticuerpos producidos por los linfocitos llamados células B.

Durante la respuesta humoral, las células B activadas producen anticuerpos específicos frente a epítopos del patógeno que ha invadido el cuerpo. Los virus recubiertos con anticuerpos son incapaces de adentrarse en la célula huésped y son destruidos por macrófagos. Las bacterias recubiertas con anticuerpos son eliminadas por el sistema del complemento o los macrófagos.

Deberías ser capaz de explicar por qué los anticuerpos actúan como un fármaco eficaz frente a un patógeno específico.

La respuesta mediada por células destruye las células infectadas a través de los linfocitos denominados células T.

Durante la respuesta mediada por células, las células hospedadoras que se encuentran infectadas por un virus expresan antígenos en su superficie y son destruidas por las células T citotóxicas. Como resultado, las partículas virales son destruidas y no pueden contribuir posteriormente a la infección.

Las células memoria se crean a partir de células B y células T activadas que sufren un proceso de expansión clonal; el sistema inmunitario es capaz de responder rápida y efectivamente frente a futuras infecciones ante el mismo antígeno. Las vacunas desencadenan la producción de células memoria, porque contienen epítopos procedentes de antígenos.

Deberías ser capaz de explicar por qué el joven que Edward Jenner inoculó con el virus de la viruela se hizo resistente a la infección.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Acquired Immune Response

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál es la diferencia principal entre respuesta innata y adaptativa?
   a. La respuesta innata se modifica todo el tiempo, la respuesta adquirida ocurre siempre del mismo modo a lo largo de la vida.
   b. Solo la respuesta adquirida se desencadena por antígenos.
   c. La respuesta adquirida es específica y es «recordada», la respuesta innata no es específica.
   d. No hay reconocimiento de los componentes no específicos en la respuesta innata.
2. Todos los eventos siguientes están involucrados en la respuesta inflamatoria, excepto:
   a. Las células T citotóxicas que eliminan a las células del huésped.
   b. Los neutrófilos fagocitan a los patógenos que estimulan a sus receptores específicos.
   c. Los mastocitos secretan mensajeros químicos que conducen a un incremento del flujo sanguíneo.
   d. Los macrófagos secretan mensajeros químicos que conducen al incremento de la temperatura corporal.
3. ¿Cuál es la diferencia entre un epítopo y un antígeno?
   a. Un epítopo es una sustancia extraña; un antígeno es una proteína extraña.
   b. Un epítopo es una parte de un antígeno donde puede unirse un anticuerpo o el receptor de un linfocito.
   c. Un antígeno es una parte de un epítopo donde se une un anticuerpo o un receptor de un linfocito.
   d. Los antígenos son reconocidos por las células B y los anticuerpos, los epítopos son reconocidos por las células T.
4. ¿En qué se diferencian los receptores de las células B y los anticuerpos?
   a. Los receptores de las células B están hechos de cadenas pesadas; los anticuerpos están hechos de cadenas ligeras.
   b. Los receptores de las células B están hechos de cadenas ligeras; los anticuerpos están hechos de cadenas pesadas.
   c. Solo los anticuerpos tienen una región variable.
   d. Los anticuerpos carecen de un dominio transmembrana y son secretados.
5. ¿Cómo se vuelven activas las células memoria?
   a. Sufren una mutación somática.
   b. Se encuentran con un antígeno unido a una proteína MHC.
   c. Sufren una expansión clonal.
   d. Son estimuladas por histaminas.
6. En términos morfológicos, las células T se dividen en dos tipos. ¿Cómo se distinguen?
   a. Presentan las proteínas CD4 o CD8 en su superficie.
   b. Presentan un ER desarrollado y muchas mitocondrias.
   c. Solo un único tipo presenta receptores de reconocimiento.
   d. Solo un tipo funciona en la respuesta primaria, el otro funciona en la respuesta secundaria.

Respuestas: 1. c; 2. a; 3. b; 4. d; 5. b; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Para un médico, los síntomas clásicos de una respuesta inflamatoria son el enrojecimiento, el calor, el dolor y la hinchazón. Explica por qué se produce cada uno de estos síntomas. Menciona al menos dos de los leucocitos y dos de los mensajeros químicos que están involucrados en la respuesta inflamatoria.
2. Compara y contrasta la estructura general del receptor de las células B y el receptor de las células T (haz un esquema de cada uno). Explica cómo interactúa cada uno con el antígeno.
3. ¿Qué deben tener las vacunas para ser efectivas? ¿Por qué no hay vacunas para el VIH? ¿Por qué las personas necesitan ponerse la vacuna para la gripe cada año?
4. Resume la teoría de la selección clonal de la respuesta inmune adquirida. ¿Cómo se ha demostrado y confirmado esta teoría?
5. Compara y contrasta la interacción entre (a) patógenos y el patrón de reconocimiento de los receptores de los leucocitos frente a (b) antígenos y los BCR o los TCR.
6. Explica cómo la recombinación del DNA conduce a la producción de casi un número ilimitado de receptores de las células B, receptores de las células T y anticuerpos.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Si te estuvieran tratando una herida de la piel en la rodilla tras un accidente de bicicleta, los sanitarios irrigarían la herida con agua estéril, la limpiarían todo lo posible con agua caliente y luego agua jabonosa, y finalmente aplicarían antibióticos. Explica por qué estas medidas son efectivas, en relación cómo operan la respuesta innata y la respuesta adquirida.
2. Imagina que tienes un anticuerpo para la insulina. Explica cómo lo usarías para estudiar la presencia y concentración de insulina en sangre bajo diferentes condiciones (por ejemplo, antes y después de una comida, y en diferentes intervalos de tiempo en el desarrollo de un individuo).
3. Parece asombroso que el sistema inmunitario pueda producir anticuerpos frente a compuestos que fueron sintetizados por primera vez en un laboratorio. Pero ya que los virus y otros patógenos están constantemente mutando y produciendo nuevos antígenos, esto no debería sorprendernos. Explícalo.
4. Durante la Segunda Guerra Mundial, los médicos descubrieron que si retiraban la piel quemada de un individuo y la trasplantaban en otro lugar del mismo paciente, el tejido se recuperaba adecuadamente. Pero si el tejido trasplantado procedía de un individuo diferente, era rechazado (las células eran eliminadas por el sistema inmunitario). Explica por qué.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Introducción a la Ecología

50

Además de servir de hábitat para una rana, la charca de agua donde reside esta planta facilita un medio para un conjunto de especies microscópicas. La planta en sí misma está creciendo en la rama de un árbol selvático, y es solo una de los cientos de especies de plantas, hongos, bacterias e insectos que viven en relación con el árbol.

CONCEPTOS CLAVE

- La Ecología se centra en la interacción de los organismos con su entorno. Ya que su objetivo es comprender la distribución y abundancia de los organismos, la Ecología proporciona una base científica a la conservación de las especies y espacios naturales.
- La estructura física, en concreto las profundidades marinas, es el principal factor que limita la distribución y abundancia de especies acuáticas. El clima, especialmente el valor medio y la variación anual de temperatura y humedad, es el principal factor que limita la distribución y abundancia de especies terrestres.
- El clima varía según la latitud, la altitud y otros factores. El clima está cambiando muy rápido en el planeta.
- Además de los aspectos abióticos del medio, como la estructura física y el clima, los factores históricos y bióticos también condicionan la distribución de las especies.

La **Ecología** es el estudio de la interacción de los organismos con el medio. En la Tierra, estos medios están cambiando de forma más acelerada en nuestra época que durante los últimos 3,5 billones de años, a excepción de la época en la que un asteroide del tamaño de una montaña chocó contra nuestro planeta hace 65 millones de años. A medida que el impacto del ser humano, en el planeta acelera, la Ecología cobra más importancia. Los esfuerzos para mantener la salud y el bienestar del ser humano dependen de nuestra habilidad para comprender y predecir las consecuencias de los cambios que ocurren en el medio ante nuestros ojos.

La Ecología tiene como objetivo entender la distribución y abundancia de los organismos. En muchos casos un ecologista se dedica a identificar los factores que dictan por qué ciertas especies viven en un lugar y cómo pueden vivir en el mismo lugar diferentes individuos. Algunos biólogos se preguntan por qué los orangutanes se confinan en la selva de Borneo y por qué su población disminuye tan rápido. Otros biólogos idean modelos matemáticos para predecir en cuánto tiempo el virus de la inmunodeficiencia aumentará en la India, o cuánto tardará la población humana actual, de 6,6 billones, en doblarse. La distribución y abundancia de estas especies viene impuesta por su ecología.

Este capítulo tiene dos propósitos: explorar cómo abordan los biólogos la Ecología, y analizar los principales tipos de medios donde habitan los organismos. Es un trampolín a los siguientes capítulos de esta unidad, en la que se analiza cómo interaccionan los organismos con su medio y las consecuencias del cambio climático. En cuanto a la comprensión de los problemas biológicos a los que se enfrenta el ser humano en la actualidad, esta puede ser la unidad más importante del libro.

50.1 Áreas de estudio de la Ecología

Para entender por qué los organismos viven en un determinado lugar y un volumen de población específico, los biólogos dividen la Ecología en varios niveles de estudio. Esta es una estrategia común en Biología. La biología celular estudia cómo funcionan las células a niveles cada vez más complejos, desde moléculas individuales hasta organismos multicelulares complejos, mientras la Fisiología analiza los procesos a nivel iónico y molecular, así como las células, tejidos y órganos al completo, o incluso sistemas enteros. En Ecología, los investigadores trabajan sobre: (1) organismos, (2) poblaciones, (3) comunidades y (4) ecosistemas. Pasemos a examinarlos por separado.

Ecología de los organismos (autoecología)

En el más sutil de los niveles de organización, la Ecología se centra en cómo los individuos interaccionan con su entorno. Los investigadores que estudian la ecología de los organismos exploran las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de conducta, que permiten el éxito en el desarrollo de la vida de los individuos en un área determinada. El estudio del comportamiento es un aspecto importante de la autoecología, ya que se centra en cómo los organismos responden a ciertos estímulos procedentes del entorno (véase Capítulo 51). Estos estímulos pueden ser cambios en la temperatura o en la humedad, la respuesta de huida de una presa, o el reto a un duelo de un rival de la misma especie. La autoecología también considera las adaptaciones fisiológicas que permiten el desarrollo de los individuos en condiciones, por ejemplo, de calor, sequía o frío.

Un ejemplo es el salmón rojo. Tras pasar cuatro o cinco años criándose y creciendo en el océano, recorre cientos de miles de kilómetros para regresar a las corrientes en las que nació (**Figura 50.1a**). Las hembras elaboran nidos en la grava del fondo del curso del río y ponen huevas. Cerca, los machos compiten por la oportunidad de fertilizarlas. Cuando la reproducción ha llegado a su fin, todos los adultos mueren.

A nivel de la autoecología, los biólogos quieren saber cómo interaccionan estos individuos con su medio físico y con otros organismos dentro y fuera del río. ¿Qué hembras consiguen el mejor emplazamiento para sus nidos y producen más huevas? ¿Cómo abordan los individuos la transición del medio acuático salado al dulce?

Ecología de las poblaciones

Una **población** es un grupo de individuos de la misma especie que habita en la misma área al mismo tiempo. Cuando los biólogos estudian la ecología de las poblaciones, se centran en el cambio del número de individuos de una población con el paso del tiempo. Algunas de las herramientas que se han desarrollado para analizar y predecir los cambios del volumen de una población se usan para valorar el futuro de las especies en peligro. Por ejemplo, los modelos matemáticos de crecimiento poblacional se han utilizado para predecir el futuro de algunas poblaciones de salmón en particular (**Figura 50.1b**). Muchas

(a) Ecología de los organismos.

¿Cómo interactúan los individuos entre ellos y con el medio?

El salmón migra de las aguas saladas a las dulces para reproducirse

(b) Ecología de las poblaciones.

¿Cómo y por qué varía el tamaño de las poblaciones con el tiempo?

Cada hembra de salmón produce miles de huevos, de los que solo unos pocos sobreviven hasta la edad adulta. De promedio, solo dos regresan al río en el que nacieron para reproducirse

(c) Ecología de las comunidades.

Cómo interactúan las especies y sus consecuencias

El salmón es predador y presa

(d) Ecología de los ecosistemas.

¿Cómo circulan la energía y los nutrientes en los medios?

El salmón muere y se descompone, liberando nutrientes que usan bacterias, arqueas, plantas, protistas, salmones jóvenes y otros organismos

FIGURA 50.1 La biología encauza la ecología en 4 niveles.

poblaciones de salmón han disminuido vertiginosamente a medida que sus miembros caían como presas o se intoxicaban, y el salmón es una importante fuente alimentaria tanto para seres humanos como para otros depredadores. Si los factores que afectan al volumen de población pueden describirse con la exactitud suficiente, los modelos matemáticos pueden valorar el impacto de las propuestas sobre presas, cambios en el patrón de las aguas, niveles de cosecha alterados, o tipos de esfuerzos de conservación específicos.

Ecología de las comunidades

Una **comunidad** biológica consiste en las especies que interaccionan entre ellas en un área determinada. Los investigadores que se dedican a su estudio se preguntan por la naturaleza de las interacciones entre especies y las consecuencias de estas. El trabajo puede centrarse en la datación, parasitismo o rivalidad. En este campo de la Ecología, los biólogos también analizan cómo responden los grupos de especies bajo circunstancias tales como fuegos, inundaciones y erupciones volcánicas. Ya que las actividades del ser humano llevan a la extinción de muchas especies y alteran comunidades a gran escala, los ecologistas de las comunidades se ven obligados a generar hipótesis y datos de cómo pueden reducirse los impactos del hombre.

Un ejemplo de los tipos de preguntas que se plantean en la ecología de las comunidades sería la consideración de las interacciones del salmón y otras especies en las comunidades acuáticas tanto marinas como dulces en las que viven. Cuando se encuentra en el mar, el salmón come peces más pequeños, y son depredados por orcas, leones marinos, seres humanos y otros mamíferos. Cuando vuelven al río para reproducirse, son depredados por osos y águilas de cabeza blanca (**Figura 50.1c**). En ambos hábitats, el salmón es sujeto del parasitismo y enfermedades. También está notablemente afectado por alteraciones tales como cambios en sus fuentes de alimentación debida a la sobrepesca y la degradación y construcción de presas en aguas dulces.

Ecología de los ecosistemas

Se considera una extensión de la ecología de las comunidades. Un **ecosistema** consiste en todos los organismos de una región en particular, junto con todos los seres y componentes inertes. Estos componentes físicos, o **abióticos** (literalmente «no vivientes»), incluyen el aire, el agua y el suelo. En el nivel de los ecosistemas, los biólogos estudian cómo los nutrientes y la energía se mueven a través de los organismos, y entre los organismos y la atmósfera, el agua o el suelo que los rodea. Debido a que el hombre está añadiendo cantidades masivas de nuevos nutrientes a los ecosistemas de todo el mundo, alterando el flujo de la energía y el clima a través del calentamiento global, esta tarea supone la implicación directa de políticas públicas. Los ecologistas de los ecosistemas son responsables de evaluar el impacto de la contaminación y el incremento de la temperatura en la distribución y abundancia de especies, o lo que es más, de la disposición de la Tierra para mantener la vida.

Los salmones son interesantes desde del punto de vista de los ecosistemas ya que constituyen una unión entre ecosistemas marinos y fluviales. Se alimentan de nutrientes en el océano y luego, cuando mueren y se descomponen, transportan esas moléculas a los ríos (**Figura 50.1d**). En este sentido, el salmón transporta energía química y nutrientes de un hábitat a otro. Ya que el salmón es sensible a la contaminación y los cambios en la temperatura del agua, las variaciones inducidas por el hombre en los ecosistemas marinos y fluviales tienen un gran impacto en sus poblaciones.

¿Cómo interaccionan la Ecología y los esfuerzos de conservación?

Los cuatro campos de estudio de la Ecología se sintetizan en la biología de la conservación. La **biología de la conservación** es el esfuerzo para estudiar, preservar y restaurar las poblaciones, comunidades y ecosistemas amenazados. Los ecologistas estudian cómo las interacciones entre los organismos y sus medios hacen que determinadas especies se encuentren en áreas restringidas en un volumen poblacional específico; los biólogos de la población aplican estos datos para preservar las especies y recuperar medios. Los biólogos de la conservación son como los médicos, pero en lugar de hacer uso de los resultados de las investigaciones de biología molecular y Fisiología, se basan en la Ecología y la evolución. En vez de prescribir recetas a enfermos, prescriben remedios para especies amenazadas y administran fincas para que se dé la variedad de especies, un aire limpio, aguas potables y suelos fértiles.

50.2 Tipos de ecosistemas acuáticos

Si la Ecología era el estudio de la interacción de las especies con su propio medio, ¿cuál es la constitución de un medio? La respuesta corta es que los medios tienen componentes físicos y biológicos. Los componentes físicos o abióticos incluyen temperatura, precipitaciones, luz solar y viento. Los componentes **bióticos** («vivientes») consisten en otros miembros de la misma especie de los organismos, así como individuos de otras especies.

Los Capítulos 51 a 53 se centran en las interacciones biológicas: cómo los individuos interaccionan con su prole, compañeros, competidores, predadores, presas y parásitos. Este capítulo se centra en cómo el medio físico afecta a los organismos. Su análisis te ofrecerá dos recompensas: (1) una vez que hayas comprendido los conceptos clave de los medios físicos, podrás valorar de forma reflexiva las consecuencias de la alteración de estos a través del cambio climático; y (2) el conocimiento de los medios físicos te permitirá darle sentido a la observación esencial de que las especies no viven en cualquier sitio. Los organismos tienen un conjunto de condiciones físicas limitado con el que tienen que sobrevivir y prosperar. ¿Por qué?

Respondamos a la pregunta analizando los atributos físicos de los ecosistemas acuáticos en esta sección, y centrándonos en la estructura física de los ecosistemas terrestres en la Sección 50.3. La Sección 50.4 considera cómo el calentamiento global está afectando a ambos medios.

¿Qué factores físicos intervienen en un ecosistema acuático?

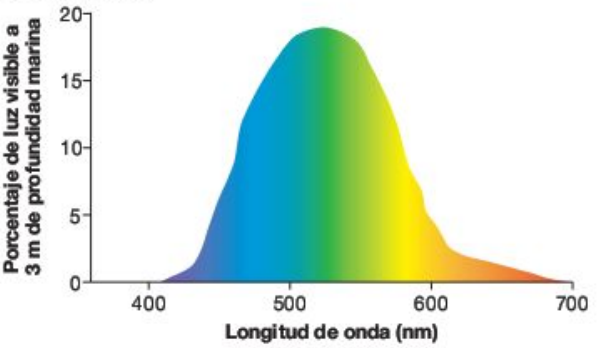
En los ecosistemas acuáticos los factores físicos clave que constituyen el medio son la profundidad de las aguas y los movimientos de las corrientes. La profundidad de las aguas dicta cuánta luz reciben los organismos que viven en una región determinada. Las corrientes presentan un desafío físico: literalmente pueden arrasar con los organismos.

El agua absorbe y dispersa luz, por lo que la cantidad y tipo de longitud de onda disponible para los organismos cambia drásticamente con la profundidad del agua. Como muestra la **Figura 50.2a,** las aguas oceánicas restan luz en las zonas de los azules y los rojos del espectro visible. Su trascendencia reside en que la longitud de onda de las zonas azul y roja son necesarias para la fotosíntesis de muchas especies (véase Capítulo 10). La cantidad total de luz disponible para los organismos también disminuye rápidamente con el incremento de la profundidad. En las aguas marinas puras, la cantidad total de luz disponible a 10 m de profundidad es menor al 40 por ciento de la propia la superficie, y la luz no llega prácticamente a profundidades marinas puras superiores a 40 m (**Figura 50.2b**). En aguas marinas que contengan organismos o detritos, la penetración será mucho menor que en las puras. La luz tiene una mayor influencia en la **productividad** —la cantidad total de carbón fijada por la fotosíntesis por unidad de área al año—. Según las diferentes profundidades acuáticas, se encuentran distintas especies simplemente por el hecho de que el entorno físico cambie tan radicalmente.

El tipo y cantidad de corrientes de agua es otra de las principales influencias en los medios acuáticos. Los organismos que viven en corrientes rápidas tienen que enfrentarse con la fuerza física del agua, que amenaza constantemente con arrastrarlos. Los organismos marinos que viven en las zonas intermareales se ven expuestos al aire diariamente, así como a la acción violenta de las olas durante las tormentas.

Las diferentes profundidades y tipos de movimiento de las aguas definen la disposición de los medios acuáticos disponibles para los organismos. Los siguientes cuadros resumen los tipos de medios de aguas dulces y marinas que ocupan los organismos.

(a) Bajo el agua solo están disponibles ciertas longitudes de onda de luz.



(b) La intensidad de la luz disminuye con la profundidad.

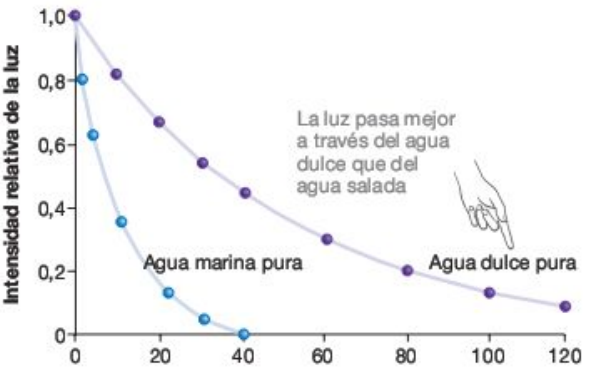


FIGURA 50.2 La disponibilidad de la luz varía con el aumento de la profundidad. (a) Gráfico que muestra la longitud de onda de luz disponible a una profundad oceánica de 3 m cerca de una costa. **(b)** Gráfico que muestra la rapidez con la que disminuye la cantidad de luz según la profundidad del agua pura dulce y salada. Cuando el agua alberga organismos y detritos orgánicos, la disponibilidad de la luz decae incluso más rápido.

EJERCICIO En las algas verdes, la fotosíntesis es más efectiva bajo una longitud de onda de entre 425 nm y 680 nm. Señala y etiqueta estas longitudes de onda en el apartado (a).

PREGUNTA ¿Cuál es la profundidad máxima en la que cabe esperar la posibilidad de encontrar algún organismo fotosintético en agua dulce? ¿Y en agua salada?

Medios de agua dulce > Lagos y charcas

Los lagos y charcas se diferencian por su tamaño. Las charcas son pequeñas, mientras que los lagos son tan grandes que sus aguas se mezclan por la acción del viento y las olas. La mayoría de lagos y charcas se encuentran en latitudes septentrionales, ya que se forman en depresiones originadas hace miles de años por la acción erosiva de los glaciares. En los trópicos, la mayoría de los lagos consisten en antiguos cauces de ríos. En otros lugares, muchos han sido creados por el hombre.

Profundidad del agua Los biólogos distinguen cinco zonas (**Figura 50.3**) para describir la estructura de lagos y charcas.

- La **zona litoral** («de la orilla») consiste en las aguas poco profundas, donde se arraigan plantas florecientes.
- La **zona limnética** («del lago»), cercana a la costa, es la constituida por el agua que recibe la suficiente luz para poder abastecer la fotosíntesis.
- La **zona béntica** («de las profundidades») está compuesta por el sustrato.
- Las zonas litorales, limnéticas y bénticas que reciben la luz del sol forman parte de la **zona fotoide.**
- Las partes del lago o charca a las que no llega la luz solar constituyen la **zona afótica.**

(Continuación en la página siguiente)

Medios de agua dulce > Lagos y charcas *(continuación)*

Corriente de agua Los movimientos del agua en lagos y charcas se deben al viento y a la temperatura. Las zonas litorales y limnéticas son, por lo general, mucho más cálidas y están mejor oxigenadas que las zonas bénticas porque reciben más radiación solar y están en contacto con el oxígeno de la atmósfera. La zona béntica sin embargo es relativamente rica en nutrientes ya que es donde se acumulan los organismos muertos y en descomposición. Pero a medida que varía la temperatura en la superficie, el agua se mezcla (véase **Cuadro 50.1**), lo que permite al agua rica en oxígeno de la superficie llegar a la zona béntica, y a su vez estas se desplazan hacia las zonas litorales y limnéticas.

Organismos Cianobacterias, algas otros microorganismos (llamados genéricamente **placton**) viven en la zona fotoide y los peces se alimentan de ellos. Los animales (invertebrados o peces) que se alimentan de materia orgánica muerta, o **detritus,** son comunes en la zona béntica.

Derías ser capaz de averiguar las zonas de lagos y charcas donde se producen más gramos de material orgánico por m^2 y año, y explicar el porqué.

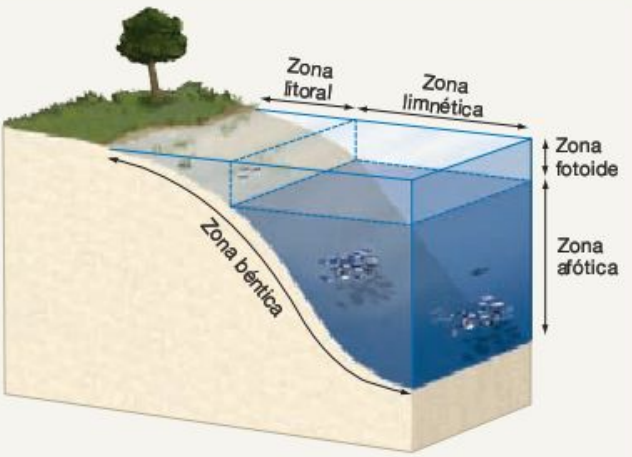


FIGURA 50.3 En los lagos se distinguen diferentes zonas según la profundidad del agua y la distancia a la orilla.

CUADRO 50.1 Termoclinas y corrientes de los lagos

Las regiones septentrionales y templadas del planeta albergan muchos lagos. Cada año, estas masas de agua experimentan importantes cambios debido a las **corrientes** de primavera y otoño.

Las corrientes primaverales y otoñales de los lagos tienen lugar como respuesta a los cambios en la temperatura. Para ver cómo sucede, estudia los perfiles de temperaturas de la **Figura 50.4.** En invierno, el agua de la superficie se inmoviliza congelada a una temperatura de 0 °C. El agua bajo el hielo es algo más cálida, y es relativamente rica en oxígeno ya que estaba expuesta a la atmósfera mientras caía el invierno. En cambio, el agua del fondo del lago se encuentra a 4-5 °C. Un gradiente de temperatura como este se denomina **termoclina** («pendiente de calor»); y tiene lugar la estratificación termal. El agua del fondo es pobre en oxígeno, ya que los organismos que se descomponen agotan el oxígeno disponible.

En primavera, el hielo empieza a fundirse. La temperatura del agua aumenta hasta los 4 °C. La densidad del agua líquida es mayor a 4 °C. El agua de la superficie es en ese momento más pesada que el resto y se hunde. El agua del fondo del lago se desplaza y sube hasta la superficie, completando así la circulación. Durante esta corriente, el agua del fondo porta sedimentos y nutrientes procedentes de la zona béntica a la zona limnética. Esta descarga de nutrientes acelera el incremento de la proliferación de algas y bacterias que los biólogos llaman *bloom* primaveral.

Cuando la temperatura baja en otoño, el agua de la superficie alcanza los 4 °C y se hunde, desplazando el agua del fondo, lo que constituye la circulación de otoño. Esta corriente transporta el agua rica en oxígeno de la superficie a la capa béntica, y vuelve a traer nutrientes de esta a la zona limnética.

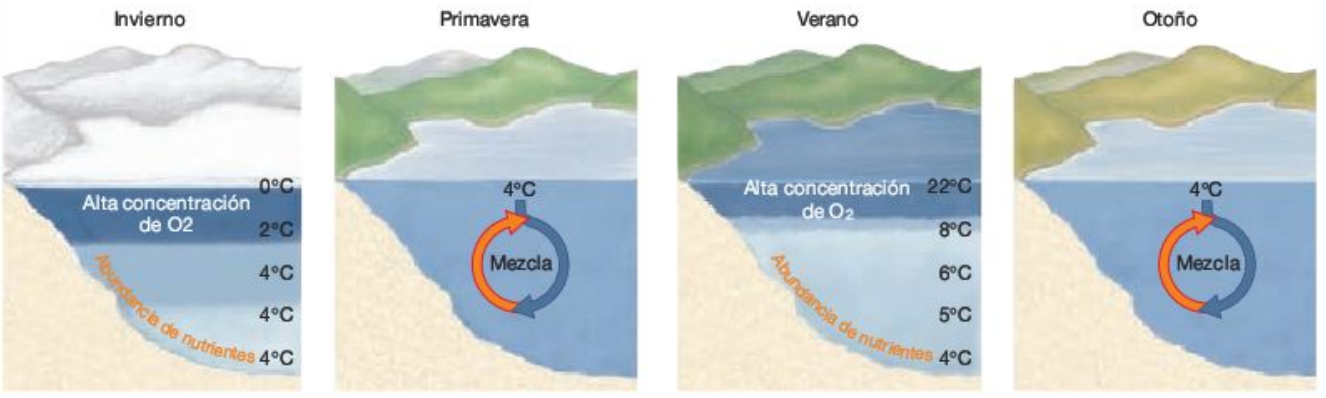


FIGURA 50.4 En regiones templadas, en los lagos actúan corrientes cada primavera y otoño.

PREGUNTA En los lagos similares a los de esta figura, hay una explosión drástica de fotosíntesis cada primavera y otoño, ¿por qué?

Medios de agua dulce > Humedales

Los **humedales** son hábitats de aguas poco profundas donde el suelo está saturado de agua durante al menos parte del año.

Profundidad del agua Los humedales son distintos de los lagos y charcas por dos motivos: solo tienen aguas superficiales, y poseen una **vegetación emergente,** es decir, las plantas crecen por encima de la superficie del agua. Todo o casi todo el agua de los humedales recibe la luz del sol, y la vegetación emergente captura los rayos del sol antes de que alcance el agua.

Corriente de agua Las marismas de agua dulce y los pantanos son tipos de humedales caracterizados por una corriente lenta pero continua. Las **ciénagas** (**Figura 50.5a**), sin embargo, se desarrollan en depresiones donde la corriente de agua es lenta o inexistente. Si el agua está estancada, el oxígeno se consume durante la descomposición de materia orgánica más rápido de lo que entra por la difusión desde la atmósfera. Por consiguiente, el agua de la ciénaga es pobre en oxígeno, o incluso anóxica. Una vez que el oxígeno del agua se agota, la descomposición se ralentiza. Se crean así ácidos orgánicos y demás, disminuyendo el pH del agua. En un pH bajo, el nitrógeno se vuelve inaccesible para las plantas (véase Capítulo 38).

Organismos La combinación de acidez, la falta de nitrógeno disponible y las condiciones anóxicas hacen que las ciénagas sean un hábitat extremadamente improductivo. Por el contrario, las marismas y los pantanos ofrecen suministros abundantes de agua oxigenada y luz del sol, y son extraordinariamente productivos. Las **marismas** carecen de árboles y normalmente albergan vegetación herbosa (**Figura 50.5b**), los **pantanos** están dominados por árboles y arbustos (**Figura 50.5c**). Debido a los entornos físicos tan diferentes, existe poco solapamiento en los tipos de especies que se encuentran en las ciénagas, las marismas y los pantanos.

Deberías ser capaz de explicar por qué las plantas carnívoras, que capturan e ingieren insectos, son relativamente comunes en las ciénagas pero raras en las marismas y pantanos.

(a) Las ciénagas contienen aguas estancadas y ácidas.

(b) Las marismas no tienen vegetación leñosa.

(c) Los pantanos tienen árboles y arbustos.

FIGURA 50.5 Los tipos de humedales se distinguen por la corriente de agua y la vegetación.

Medios de agua dulce > Torrentes

Los **torrentes** son masas de agua que se mueven constantemente en una dirección. Los riachuelos son pequeños torrentes, los ríos son más extensos. En cuanto al medio disponible para los organismos, las principales variables físicas en los torrentes son la velocidad de la corriente y la disponibilidad de oxígeno y nutrientes.

Profundidad del agua La mayoría de los torrentes son lo suficientemente superficiales como para que la luz del sol alcance el fondo. La disponibilidad de los rayos solares no suele ser un factor limitante para los organismos.

Corriente de agua La típica estructura de un torrente varía a lo largo de su cauce (**Figura 50.6**). En su origen, en el glaciar de una montaña, lago o manantial, los torrentes tienden a ser fríos, estrechos y rápidos. A medida que descienden hacia un lago, océano o río más grande, reciben agua de afluyentes y se hacen más grandes, cálidos y lentos.

El nivel de oxígeno tiende a ser más alto en los torrentes rápidos ya que las gotitas de agua están expuestas a la atmósfera cuando el agua se mueve y salpica contra las rocas y otros obstáculos. El oxígeno de la atmósfera se difunde a las gotitas. Por el contrario, los torrentes más lentos que carecen de rabiones o rápidos tienden a volverse relativamente pobres en oxígeno. Así, las aguas frías albergan más oxígeno que las cálidas (véase Capítulo 44).

(Continúa en la página siguiente)

Medios de agua dulce > Torrentes *(continuación)*

Organismos Resulta extraño encontrar organismos fotosintéticos en torrentes pequeños y rápidos, ya que los niveles de nutrientes suelen ser bajos y la mayoría de la materia orgánica presente consiste en hojas y otros materiales que caen al agua del exterior. Los peces, larvas de insectos, moluscos y otros animales están adaptados de tal forma que puedan mantener su posición en las partes de corriente rápida. A medida que los torrentes se ensanchan y ralentizan, las condiciones se vuelven más favorables para la proliferación de algas y plantas, y la cantidad de materia orgánica y nutrientes aumenta. Como resultado, el mismo torrente suele contener completamente diferentes tipos de organismos cerca de su origen y de su desembocadura.

Deberías ser capaz de explicar por qué, en términos de su habilidad para llevar a cabo la respiración celular, las especies de peces que se encuentran en torrentes fríos y rápidos, suelen ser mucho más activas que los peces de torrentes cálidos y lentos.

FIGURA 50.6 Distintos entornos aparecen a lo largo del torrente.

Medios marinos/de agua dulce > Estuarios

Los **estuarios** se forman donde los ríos se encuentran con el océano, es decir, donde el agua dulce se mezcla con el agua salada (**Figura 50.7**). Fundamentalmente un estuario incluye marismas ligeramente saladas así como la masa de agua que se mueve dentro y fuera de estos entornos. La salinidad varía con los cambios en las corrientes del río y con la proximidad del océano. La salinidad tiene unos efectos drásticos en la ósmosis y el equilibrio del agua (véanse Capítulos 37 y 42); las especies que viven en los estuarios poseen adaptaciones que les permiten hacer frente a las variaciones de salinidad.

Profundidad del agua La mayoría de los estuarios son lo suficientemente superficiales como para que la luz del sol alcance el sustrato. Sin embargo, la profundidad del agua puede fluctuar drásticamente como respuesta a las mareas, tormentas e inundaciones.

Corriente de agua La corriente de agua en los estuarios fluctúa diariamente y de forma estacional debido a las mareas, tormentas e inundaciones. La fluctuación es importante porque altera la salinidad, que afecta sucesivamente a los tipos de organismos que estén presentes.

Organismos Debido a que el agua es superficial y está iluminada por el sol, y ya que los nutrientes son continuamente repuestos por la llegada de agua del río, los estuarios se encuentran entre los medios más productivos de la Tierra. Normalmente albergan peces jóvenes que se alimentan de vegetación abundante y de plancton mientras que se esconden de los predadores.

Deberías ser capaz de comparar y contrastar las características de los estuarios y las marismas, y explicar por qué solo unas pocas especies se encuentran en ambos.

FIGURA 50.7 Los estuarios son medios inmensamente productivos. Esta foto se tomó con la marea baja.

EJERCICIO Nombra los medios de agua dulce y salada, y las áreas donde el agua dulce y salada se mezclan.

Medios marinos > El océano

Los océanos forman una masa contigua de agua salada y son notablemente uniformes en cuanto a composición química. Sin embargo, las regiones del océano varían marcando diferencias físicas que ejercen una influencia decisiva en los organismos que albergan.

Profundidad del agua Los biólogos describen la estructura del océano diferenciando seis zonas (**Figura 50.8**).

- La **zona intermareal** («entre mareas») consiste en una playa rocosa, arenosa o barrosa, expuesta al aire durante la marea baja y sumergida durante la marea alta.
- La **zona nerítica** se extiende desde la zona intermareal hasta una profundidad de unos 200 m. Su límite más exterior está definido por el fin de la **plataforma continental,** la porción de placa continental sumergida y suavemente inclinada.
- La **zona oceánica** es el «mar abierto», la zona de aguas profundas más allá de la plataforma continental.
- El fondo del océano es la **zona béntica.**
- La zona intermareal y la región iluminada por el sol de las zonas nerítica, oceánica y béntica constituyen la **zona fotoide.**
- Las áreas que no reciben la luz del sol son las **zonas afóticas.**

Corriente de agua Los movimientos del agua en el océano están dominados por diferentes procesos en diferentes profundidades. En la zona intermareal, la acción de las mareas y las olas son la mayor influencia. En la zona nerítica, las corrientes que traen agua rica en nutrientes desde la zona béntica de la profundidad del océano hacia la orilla tienen un gran impacto. Más concretamente, el agua rica en nutrientes es trasportada hacia la superficie donde alcanza la abrupta pendiente de la placa continental. A través del océano, las corrientes a gran escala circulan en la zona oceánica como respuesta a los vientos predominantes y la rotación de la Tierra.

Organismos Cada zona del océano está poblada por distintas especies que están adaptadas a las condiciones físicas presentes. Los organismos que viven en las zonas intermareales tienen que ser capaces de aguantar el embate físico de las olas y la desecación de la marea baja. Sin embargo, la productividad es alta debido a la disponibilidad de la luz solar y los nutrientes aportados por los estuarios así como por las corrientes que barren los sedimentos cargados de nutrientes de las regiones litorales.

La productividad también es alta en el límite exterior de la zona nerítica, debido a los nutrientes aportados por las corrientes ascendentes en el límite de la placa continental. Casi todos los principales organismos de explotación de piscifactorías marinas se emplazan en la zona nerítica. En los trópicos, las zonas superficiales de la zona nerítica pueden albergar **arrecifes coralinos.** Debido a que el agua es cálida y la luz solar penetra en el suelo oceánico de estos hábitats, los arrecifes de coral se encuentran entre los medios más productivos del mundo (véase Capítulo 54).

Si los arrecifes de coral son las selvas del océano, entonces, la zona oceánica es el desierto. La luz del sol es abundante en la zona fotoide del mar abierto, pero los nutrientes son extremadamente escasos. Cuando los organismos fotosintéticos y animales que se alimentan de ellos mueren, sus cuerpos caen hacia abajo, fuera de la zona fotoide, y se pierden. En mar abierto no hay ningún mecanismo para traer nutrientes desde el fondo como el que hay en la zona nerítica o en la mayoría de los lagos (véase Cuadro 50.1). La zona afótica del mar abierto también es improductiva porque la luz está ausente y la fotosíntesis es imposible. La mayoría de los organismos presentes en la zona afótica sobreviven gracias a la lluvia de cuerpos muertos de la zona fotoide.

Deberías de ser capaz de predecir las siguientes características de los peces que viven en la zona fotoide: lo que comen, si tienen ojos, si son capaces de nadar, y si son abundantes o no.

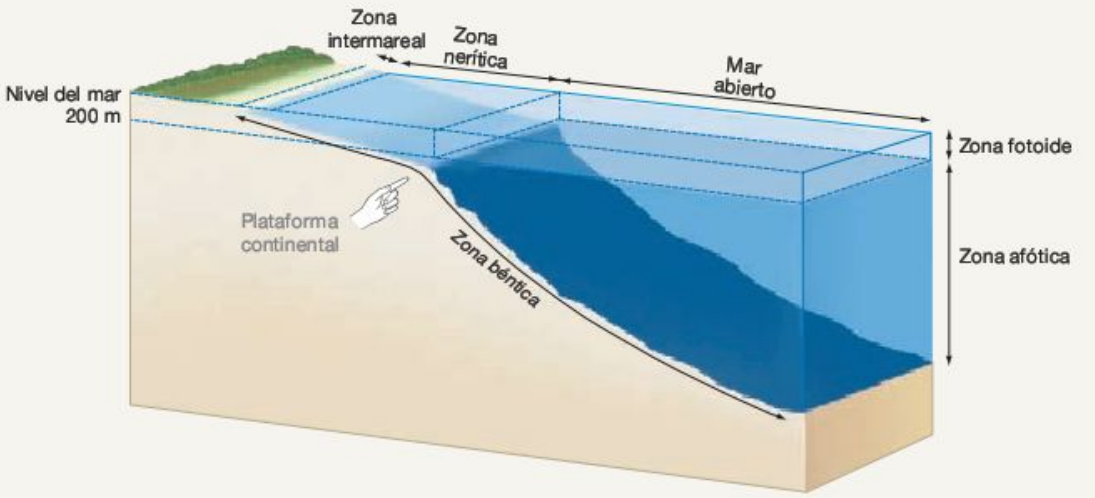


FIGURA 50.8 Los océanos tienen diferentes zonas definidas por la profundidad del agua y la distancia a la orilla.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los medios acuáticos se distinguen por la profundidad de sus aguas y el patrón por el que se mueven.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué los medios costeros son las áreas más productivas del océano.
2) Explicar por qué las ciénagas y las marismas difieren en su productividad.

50.3 Tipos de ecosistemas terrestres

Si pudieses andar desde el Ecuador en Sudamérica hasta el Polo Norte, notarías cambios insospechados en los organismos que te rodean. Las exuberantes selvas tropicales con árboles de hoja perenne ancha darían paso a bosques estacionales secos, y estos a desiertos. Los desiertos cederían ante las extensas praderas de Norteamérica, que tienen su fin en los bosques boreales subárticos. Si continúas, llegarás al fin de los árboles donde comienzan las comunidades más septentrionales, la tundra ártica.

Las selvas perennes de hojas anchas, los desiertos y las praderas son **biomas:** comunidades de plantas y animales caracterizadas por un tipo de vegetación dominante. La **Figura 50.9** muestra la distribución global de los tipos más comunes de biomas. Existen muchas comunidades diferentes dentro en cada una de estas extensas regiones. Por ejemplo, la región de los Finger Lakes en el noreste de EE.UU. es parte del bioma moderado de bosque. Sin embargo, las laderas frías y lluviosas que están orientadas al norte albergan comunidades de vegetación dominadas *Tsuga canadensis;* las laderas más cálidas y secas, orientadas al sur, se caracterizan por comunidades de robles rojos; y las laderas templadas y valles están cubiertos de bosques de arces sacarinos y robles blancos (**Figura 50.10**). Las características de estas comunidades arbóreas son tan similares como para poder clasificarlas dentro del mismo bioma, aunque las especies específicas presentes varían con las condiciones locales.

Cada uno de los biomas que se encuentran en el mundo está asociado a un conjunto de condiciones abióticas determinadas. Al igual que la profundidad del agua y su circulación representan una influencia fundamental en los ecosistemas acuáticos, el tipo de bioma vigente en una región terrestre depende del **clima** (el tiempo atmosférico predominante a largo plazo en un área determinada). El **tiempo atmosférico** consiste en las condiciones específicas a corto plazo de temperatura, humedad, luz solar y viento.

- La temperatura es crítica ya que las enzimas que hacen posible la vida funcionan con una eficiencia óptima en un rango reducido de temperaturas (véase Capítulo 3). La temperatura también afecta a la disponibilidad de la humedad ya que el agua se congela a bajas temperaturas y se evapora rápidamente a altas temperaturas.
- La humedad es significativa porque es necesaria para la vida, y porque los organismos terrestres desprenden continuamente agua a través de la evaporación o la transpiración. Para mantener la vida se debe reducir la pérdida de agua y reemplazar el agua perdida.
- La luz del sol es fundamental ya que es imprescindible para la fotosíntesis.
- El viento es importante porque exacerba los efectos de la temperatura y la humedad. El viento aumenta la pérdida de calor debido a la evaporación y la convección, e incrementa la pérdida de agua por la evaporación y la transpiración. También tiene un impacto físico directo al empujar organismos tales como pájaros, insectos aéreos y plantas.

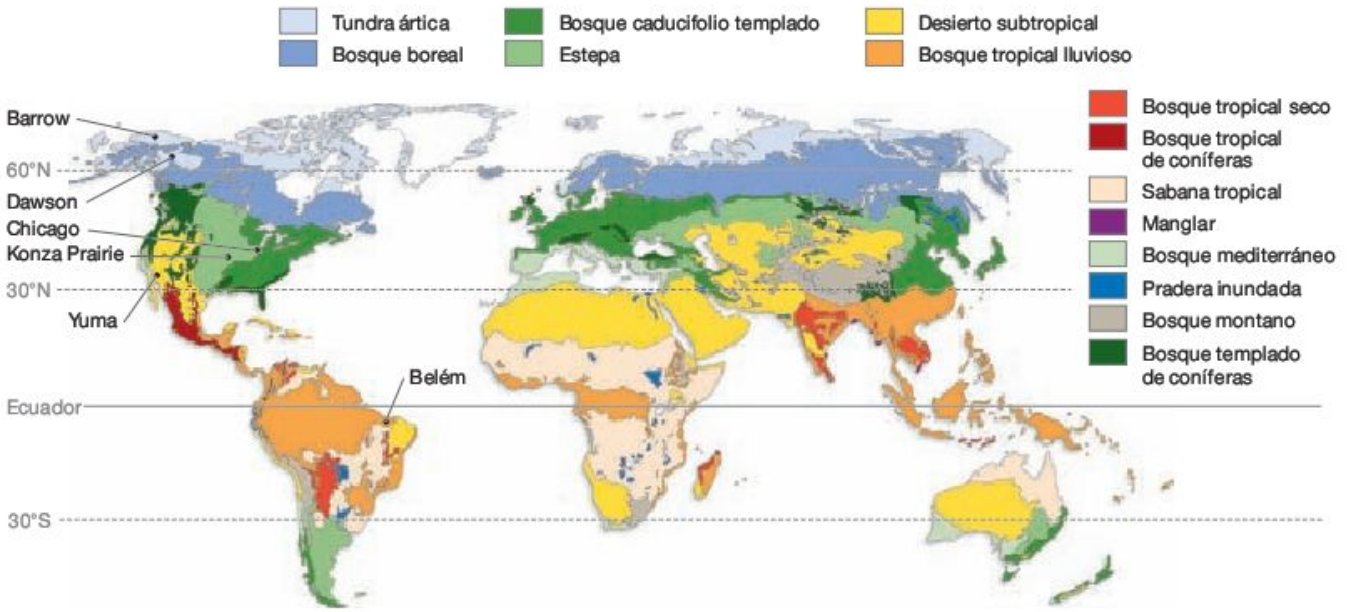


FIGURA 50.9 A lo largo del planeta se encuentran diferentes biomas. Aquí se muestra una clasificación reciente de los 14 biomas principales.

(a) Bioma de bosque templado: **comunidad de *Tsuga canadensis*.**

(b) Bioma de bosque templado: **comunidad de robles rojos.**

(c) Bioma de bosque templado: **comunidad de arce sacarino.**

FIGURA 50.10 Los biomas contienen distintas comunidades. Incluso en el interior de una zona pequeña, el mismo bioma puede albergar varias comunidades distintas de flora y fauna.

PREGUNTA Estas comunidades se encuentran en el noreste de EE.UU. y sureste de Canadá. ¿Cómo las compararías con las comunidades arbóreas templadas de Nueva Zelanda o el norte de Francia?

De los cuatro componentes del clima, la temperatura y la humedad son sin duda los más importantes para las plantas. En concreto, la naturaleza del bioma que se desarrolla en una región en particular está regida por (1) la temperatura y precipitaciones medias anuales, y (2) la variación anual de temperatura y precipitaciones. Cada bioma contiene especies que están adaptadas a un régimen particular de temperatura y humedad.

La cantidad y variabilidad de calor y precipitaciones estructuran los medios terrestres a semejanza de la profundidad y el patrón de circulación en los medios acuáticos. En tierra, la fotosíntesis y el crecimiento de la vegetación se optimizan cuando las temperaturas son cálidas y las condiciones lluviosas; a la inversa, la fotosíntesis no puede tener lugar de forma eficiente a bajas temperaturas o bajo los estragos de la sequía. Los biólogos son conscientes de la **productividad primaria neta (NPP),** que es la cantidad total de carbono fijada por año menos la cantidad fijada de carbono oxidado durante la respiración celular. El carbono fijado que es consumido en la respiración celular facilita energía al organismo pero no se usa para el crecimiento, es decir, la producción de **biomasa**. La NPP es clave porque representa la materia orgánica disponible como comida para otros organismos. En los medios terrestres la NPP se suele estimar calculando la **biomasa terrestre** (la masa total de vegetación viva excluyendo las raíces).

Para ayudarte a entender cómo influyen en los biomas la temperatura y las precipitaciones, echemos un vistazo en detalle a los seis biomas que representan los tipos de vegetación más extensas de la Tierra, desde los lluviosos trópicos hasta el ártico. En cada caso analizarás los datos de la temperatura y las precipitaciones de enclaves locales típicos del bioma en cuestión.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En los medios terrestres, se desarrollan determinados biomas basados en dos aspectos de temperatura y humedad: el valor medio y la variabilidad anual.

Deberías ser capaz de...

Predecir si los bosques secos tropicales, donde se dan altas temperaturas durante todo el año salvo en la estación seca, son más o menos productivos que los bosques tropicales lluviosos.

Biomas terrestres > Bosques lluviosos tropicales

Los bosques lluviosos tropicales —también llamados selvas— se hallan en las regiones ecuatoriales de todo el mundo. Las plantas de este bioma son de hoja ancha, frente a las estrechas de hoja en forma de aguja, y son perennes. Las hojas más viejas son suprimidas a lo largo del año, pero no hay una caída estacional completa.

Temperatura Los datos de la **Figura 50.11** pertenecen a Belém (Brasil), y nunca bajan de los 25 °C ni suben de los 30 °C. En comparación con otros biomas, las selvas apenas muestran variación estacional de temperatura. Esto es importante ya que las temperaturas son lo suficientemente altas como para facilitar el crecimiento durante todo el año.

Precipitaciones Incluso en el mes más seco del año, noviembre, esta región registra más de 5 cm de lluvia, considerablemente mayor que las precipitaciones anuales de muchos desiertos.

Vegetación Las condiciones de crecimiento favorables de todo el año producen un crecimiento rico que conlleva una productividad y biomasa exterior extremadamente alta (**Figura 50.12**). Los bosques lluviosos tropicales también se

(Continúa en la página siguiente)

Biomas terrestres > Bosques lluviosos tropicales *(continuación)*

renuevan en su diversidad de especies. No es raro encontrar 200 especies de árboles en un único terreno de estudio de 10 m × 100 m de superficie. Basándose en el recuento de insectos y arañas registrado en un único árbol, algunos biólogos sostienen que las selvas tropicales del mundo pueden albergar hasta treinta millones de especies solo de artrópodos.

La diversidad de tamaños de las plantas y las formas de crecimiento en estas comunidades producen una diversidad estructural extraordinaria. En los bosques lluviosos tropicales, unos pocos árboles extremadamente grandes se elevan por encima de una capa de grandes árboles que forman una inconfundible **bóveda** (la capa más alta de ramas). De la bóveda al suelo podemos encontrar un complejo surtido de vides, **epífitas** (plantas que crecen exclusivamente sobre otra planta), pequeños árboles, arbustos y hierba. Esta diversidad de formas de crecimiento representa una extensa disposición de tipos de hábitat para los animales.

● Deberías poder explicar de qué aspectos de la diversidad estructural en las selvas carece el bioma en el que vives.

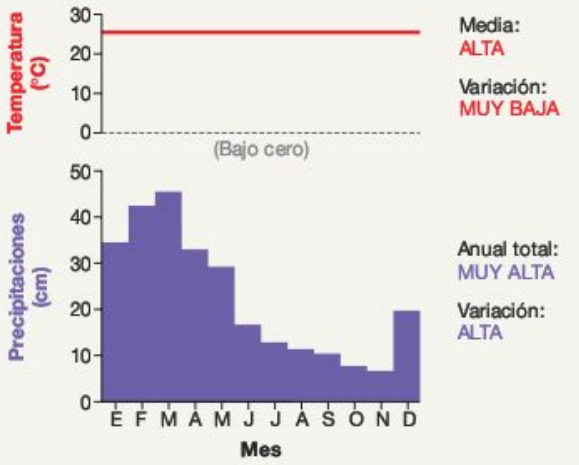


FIGURA 50.11 Belém, Brasil.

FIGURA 50.12 Bosque húmedo tropical.

Biomas terrestres > Desiertos subtropicales

Los desiertos subtropicales se encuentran a lo largo del planeta en dos áreas distintas: 30° de latitud, o de distancia desde el Ecuador, tanto al norte como al sur. La mayoría de los grandes desiertos del mundo —incluyendo el Sáhara, el Gobi y las zonas remotas semiáridas de Sonora y Australia— se encuentran en o cerca de los 30°N o 30°S.

Temperatura Los datos recogidos en la **Figura 50.13** son de Yuma (Arizona), en el desierto de Sonora (suroeste de Norteamérica). La temperatura media mensual varía más que en los climas lluviosos tropicales, pero en Yuma las temperaturas nunca llegan a ser negativas, mientras que por la noche estas son muy comunes en cualquier otra parte del desierto de Sonora y otros desiertos subtropicales.

Precipitaciones La característica más llamativa del clima de los desiertos subtropicales son las bajas precipitaciones. La media anual en Yuma es de solo 7,5 cm.

Vegetación La escasez de agua en los desiertos tiene grandes consecuencias. Las condiciones rara vez son propicias para sostener la fotosíntesis, con lo que la productividad de las comunidades desérticas es una diminuta fracción de valor medio para las comunidades de los bosques tropicales. Además, cada planta está extensamente separada, como muestra la foto de la **Figura 50.14,** un patrón que puede reflejar una inmensa competitividad por el agua.

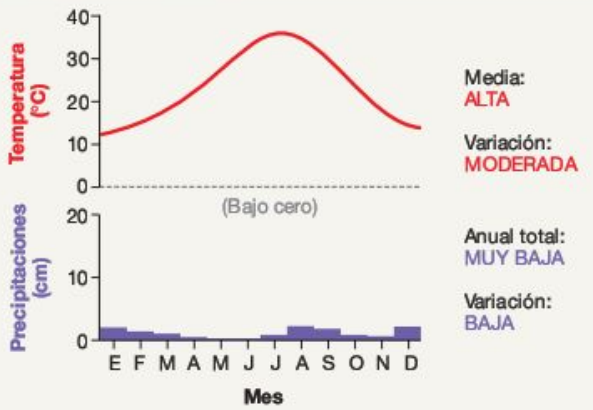


FIGURA 50.13 Desierto de Sonora.

(Continúa en la página siguiente)

Biomas terrestres > Desiertos subtropicales *(continuación)*

Las especies de los desiertos están adaptadas a temperaturas extremas y la aridez de una u otra forma: presentan una tasa de crecimiento anual baja, o bien rompen el reposo vegetativo y crecen rápidamente como respuesta a cualquier lluvia. Los cactus pueden crecer a lo largo del año porque poseen adaptaciones para afrontar las condiciones de calor y sequía: hojas pequeñas o ausencia de estas; recubrimiento viscoso y ceroso en las hojas y tallos; y un metabolismo ácido de las crasuláceas como proceso fotosintético (véase Capítulo 10). Sin embargo, el arbusto del desierto llamado albarda es normalmente inactivo. A los individuos les brotan hojas durante los días de lluvia y las pierden una o dos semanas después cuando el suelo se ha vuelto a secar. Las semillas de las plantas anuales también pueden estar inactivas durante muchos años y germinar tras la lluvia.

Deberías ser capaz de realizar hipótesis que expliquen por qué las especies del desierto no se encuentran en las selvas, y por qué las especies de las selvas no se encuentran en los desiertos.

FIGURA 50.14 Desierto subtropical.

Biomas terrestres > Estepas

Las comunidades de praderas de clima templado se encuentran a lo largo de la zona central de Norteamérica (veáse Figura 50.9), donde se conocen comúnmente como praderas, y en el centro de Eurasia como estepa.

Temperatura Se denomina región **templada** a aquellas que registran fluctuaciones anuales notables de temperatura, normalmente veranos calurosos e inviernos fríos, sin llegar a las temperaturas extremas de los trópicos o árticos. La variación de la temperatura es importante ya que marca una estación de crecimiento bien definida. En las zonas templadas, el crecimiento de las plantas se hace posible tan solo en los meses de primavera, verano y otoño, cuando la humedad y el calor son adecuados. La **Figura 50.15** muestra los datos de un clima típico de las comunidades de estepa, en este caso, Konza Prairie cercana a Manhattan, en Kansas.

Precipitaciones Las precipitaciones en Konza son cuatro veces mayores que las de Yuma (Arizona). Aun así, las condiciones son todavía bastante secas, sin exceder nigún mes los 5 cm de precipitaciones.

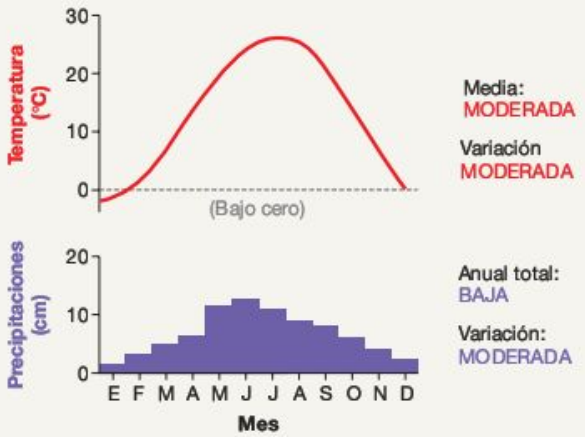


FIGURA 50.15 Konza Prairie.

Vegetación La vegetación herbosa es la forma de vida dominante en la estepa (**Figura 50.16**). por una de estas dos razones: (1) las condiciones son demasiado secas para permitir el crecimiento de árboles, o (2) los árboles que las invaden desaparecen por los incendios que son provocados por tormentas eléctricas, o por los habitantes locales que regentan tierras para el pasto de animales.

Aunque la productividad de las praderas de clima templado son por lo general más bajas que la de las comunidades boscosas, sus suelos suelen ser muy fértiles. El sustrato está lleno de raíces y rizomas, que añaden material orgánico al suelo cuando mueren y se descomponen; además, retienen nutrientes, ya que la lluvia es muy baja y protege sus iones de la disolución y la lixiviación. Así pues, las praderas de Norteamérica y Eurasia son los graneros de los continentes. Las condiciones que dan origen a las praderas naturales son ideales para cultivar, entre otros, trigo y maíz.

Deberías ser capaz de explicar por qué los fuegos son mucho más comunes en las estepas que en los desiertos, aunque estos sean más secos.

FIGURA 50.16 Praderas de clima templado.

Biomas terrestres > Bosques templados

En las regiones templadas donde las precipitaciones son relativamente altas, la vegetación herbácea da paso a los bosques. Los bosques templados son el bioma más común en el este de Norteamérica, el oeste de Europa, el este de Asia, Chile y Nueva Zelanda.

Temperatura Como muestra la **Figura 50.17,** los bosques templados experimentan un periodo en el que la media mensual de temperaturas cae bajo cero y el crecimiento de las plantas se para. Los datos de este gráfico son de Chicago (Illinois), que fue deforestado antes de ser poblado.

Precipitaciones En comparación con los climas de praderas, las precipitaciones de los bosques templados son moderadamente altas y relativamente constantes a lo largo del año. Chicago, por ejemplo, tiene unas precipitaciones anuales de 85 cm; durante la mayoría de los meses, la media excede los 5 cm.

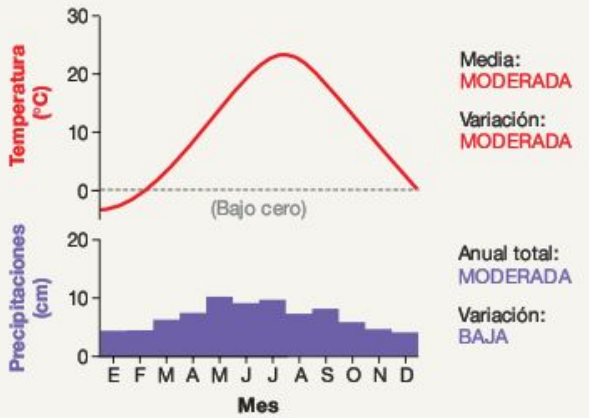


FIGURA 50.17 Bosque templado de Chicago.

FIGURA 50.18 Bosque templado.

Vegetación En Norteamérica y Europa, los bosques templados están dominados por especies de hoja caduca, que se desprenden de sus hojas en otoño y las reponen en primavera (**Figura 50.18**). También son comunes las hojas perennes en forma de aguja. Pero en los bosques templados de Nueva Zelanda y Chile, predominan las hojas anchas perennes.

La mayoría de los bosques templados tienen niveles de productividad más bajos que las selvas, y superiores que los desiertos o praderas. El nivel de diversidad es también moderado. Un bosque templado del sureste de Norteamérica puede tener más de veinte especies arbóreas, mientras que los bosques similares del norte solo diez.

Deberías ser capaz de predecir el tipo de bioma que se encuentra en las regiones en las que las características del clima se encuentran entre las de la estepa y los bosques templados.

Biomas terrestres > Bosques boreales

El bosque boreal, o **taiga,** se extiende a través de la mayor parte de Canadá, Alaska, Rusia y el norte de Europa. Estas regiones se conocen como subárticas porque se localizan al sur de Círculo Polar Ártico.

Temperatura Los datos de la **Figura 50.19** proceden de Dawson, dentro del territorio canadiense del Yukón. La región se caracteriza por los inviernos muy fríos, y veranos cortos y frescos. La variación de temperatura es extrema, en el transcurso de un año las regiones subárticas pueden sufrir variaciones de más de 70 °C.

Precipitaciones Las precipitaciones anuales en el bosque boreal son bajas, pero las temperaturas son tan frías que la evaporación es mínima, y como consecuencia la humedad suele ser suficientemente abundante como para facilitar el crecimiento de los árboles.

(Continúa en la página siguiente)

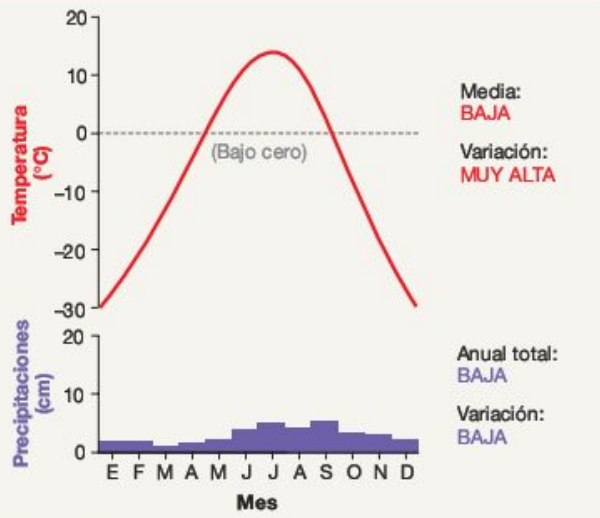


FIGURA 50.19 Yukón.

Biomas terrestres > Bosques boreales *(continuación)*

Vegetación El bosque boreal está dominado por coníferas de alta tolerancia al frío, incluyendo pinos, píceas, abetos y alerces, especies todas perennes, salvo los alerces. Se han formulado dos hipótesis para explicar por qué las especies perennes predominan en medios fríos, aunque no realicen la fotosíntesis en invierno (**Figura 50.20**). La primera hipótesis sostiene que las especies perennes pueden llevar a cabo la fotosíntesis a principios de primavera, incluso antes de que se derrita la nieve, mientras que el sol sea lo bastante intenso para calentar las hojas. La segunda hipótesis se basa en la observación de que los suelos de los bosques boreales tienden a ser más ácidos y contienen poco nitrógeno disponible. Debido a que las hojas son ricas en nitrógeno, las especies que deban renovar completamente sus hojas cada año puede que estén en desventaja. Sin embargo, estas hipótesis no han sido probadas rigurosamente hasta la fecha.

Basándose en estas observaciones, no es de sorprender que la productividad del bosque boreal sea baja. No obstante, la biomasa exterior es alta, ya que las especies arbóreas de crecimiento lento pueden tener una vida larga y acumular de forma gradual mucha biomasa estática. Los bosques boreales también tienen una diversidad de especies especialmente baja. Por ejemplo, los bosques boreales de Alaska suelen contener siete o menos especies de árboles.

Deberías ser capaz de predecir cómo cambiará la distribución global de los bosques boreales en respuesta al calentamiento global.

FIGURA 50.20 Bosque boreal.

Biomas terrestres > Tundra ártica

La **tundra** se encuentra desde el subártico hacia los polos, en las regiones árticas del hemisferio norte y en las zonas de la Antártida que no están cubiertas de hielo.

Temperatura La tundra se desarrolla en condiciones como las de Barrow, en la costa norte de Alaska (**Figura 50.21**). La estación de crecimiento dura como mucho entre seis y ocho semanas, durante el resto del año las temperaturas son negativas.

Precipitaciones Las precipitaciones de la tundra ártica son extremadamente bajas. Las precipitaciones anuales en Barrow son realmente más bajas que en el desierto de Sonora. Sin embargo, debido a la baja tasa de evaporación los suelos árticos están saturados durante todo el año.

Vegetación En la tundra no hay árboles. La principal hipótesis que explica esta falta de árboles es que la estación de crecimiento es demasiado corta y fresca para sostener la producción de grandes cantidades de tejido no fotosintético. Además, las plantas altas que sobresalen por la nieve en invierno experimentan un daño sustancial por el viento, la nieve y los cristales de hielo. Los arbustos leñosos, como sauces, abedules y arándanos, son los más comunes, pero rara vez exceden la altura de un niño. La mayoría de las especies de la tundra ártica están a ras del suelo.

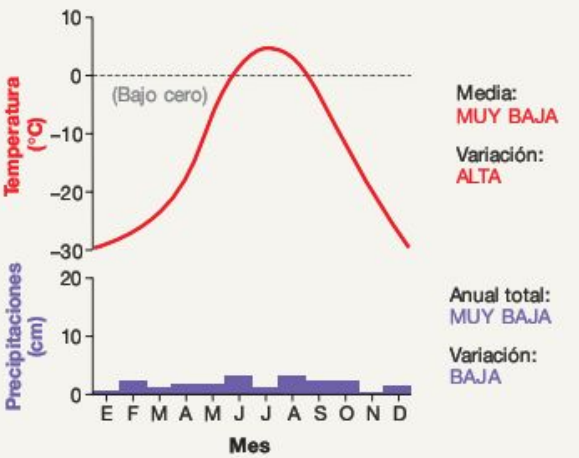


FIGURA 50.21 Barrow, Alaska.

(Continúa en la página siguiente)

Biomas terrestres > Tundra ártica *(continuación)*

La tundra ártica posee poca diversidad de especies, baja productividad, y poca biomasa externa. La mayoría de los suelos se encuentran constantemente helados, estado conocido como **permagel.** Las bajas temperaturas inhiben tanto la liberación de nutrientes como la descomposición de la materia orgánica y la aceptación de nutrientes por parte de las raíces. Sin embargo, a diferencia del bioma de los desiertos, la superficie del suelo de las comunidades de tundra está cubierta completamente de plantas o líquenes (**Figura 50.22**). La diversidad animal también tiende a ser baja, aunque la abundancia de los insectos, en concreto los insectos voladores que pican, puede ser asombrosamente alta.

Deberías ser capaz de predecir en qué se diferencian la tundra ártica de la tundra alpina, que se encuentra en altas elevaciones.

FIGURA 50.22 La tundra ártica.

50.4 El papel del clima y las consecuencias del cambio climático

Cada tipo de medio acuático y bioma terrestre alberga especies que se adaptan a las condiciones abióticas presentes en ese enclave. El calentamiento global —provocado por el aumento de la concentración atmosférica de CO_2 (véase Capítulo 54)— está teniendo un impacto significativo en estos factores abióticos. Las aguas de escorrentía procedentes del deshielo de los polos y los glaciares están cambiando la profundidad de las aguas a lo largo de las costas, y las aguas oceánicas cálidas están viendo alterados sus patrones en la dirección e intensidad de las más que establecidas corrientes oceánicas. En tierra firme, el aumento de temperatura está influyendo en las estaciones de floración y la disponibilidad de agua en los biomas de todo el mundo.

Para entender cómo está afectando el calentamiento global a la distribución y abundancia de los organismos, los biólogos empiezan por estudiar por qué el clima varía de formas predecibles en todo el planeta. Después se preguntan cómo los cambios en esos patrones del clima afectan a los organismos presentes, con el objetivo de predecir las consecuencias de un cambio continuo. Hagamos lo mismo.

Patrones globales del clima

Las preguntas simples suelen tener respuestas fascinantes, lo que resulta evidente en las preguntas sobre por qué el clima varía a lo largo del planeta. Por ejemplo, ¿por qué algunas partes del mundo son más cálidas y lluviosas que otras? ¿Por qué existen las estaciones?

¿Por qué los trópicos son cálidos y los polos fríos? En general, las regiones del planeta son cálidas si reciben una gran cantidad de luz solar por unidad de superficie; y son frías si reciben poca luz solar. Durante el curso de un año, las regiones ecuatoriales reciben mucha más luz solar por unidad de superficie, y por tanto mucha más energía en forma de calor que las regiones más cercanas a los polos. En el Ecuador, el sol incide de forma directa. Como resultado los rayos del sol alcanzan la Tierra con un ángulo de unos 90°. Con este ángulo la Tierra recibe una cantidad máxima de radiación solar por unidad de superficie (**Figura 50.23**). Pero como la superficie terrestre discurre en pendiente desde el Ecuador, el ángulo de los rayos solares disminuye progresivamente hacia los polos. Cuando la luz solar adopta un ángulo pequeño incide sobre la Tierra con mucha menos energía. La relación entre el decrecimiento de temperatura media y el incremento de la latitud es consecuencia de la forma esférica del planeta.

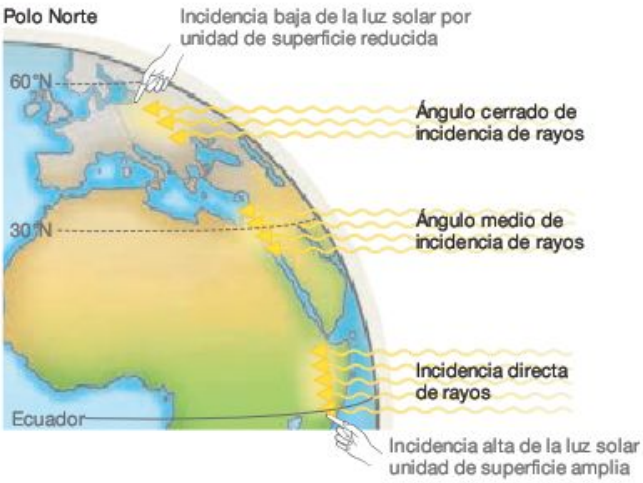


FIGURA 50.23 La radiación solar por unidad de superficie declina con el incremento de latitud. Durante el curso de un año, el sol se encuentra con frecuencia en lo alto del Ecuador. Como resultado, las regiones ecuatoriales reciben una gran cantidad de radiación solar por unidad de superficie. En latitudes superiores a 23,5°, el sol nunca incide de forma directa, por tanto las regiones de latitudes altas reciben menos radiación solar que las de latitudes bajas.

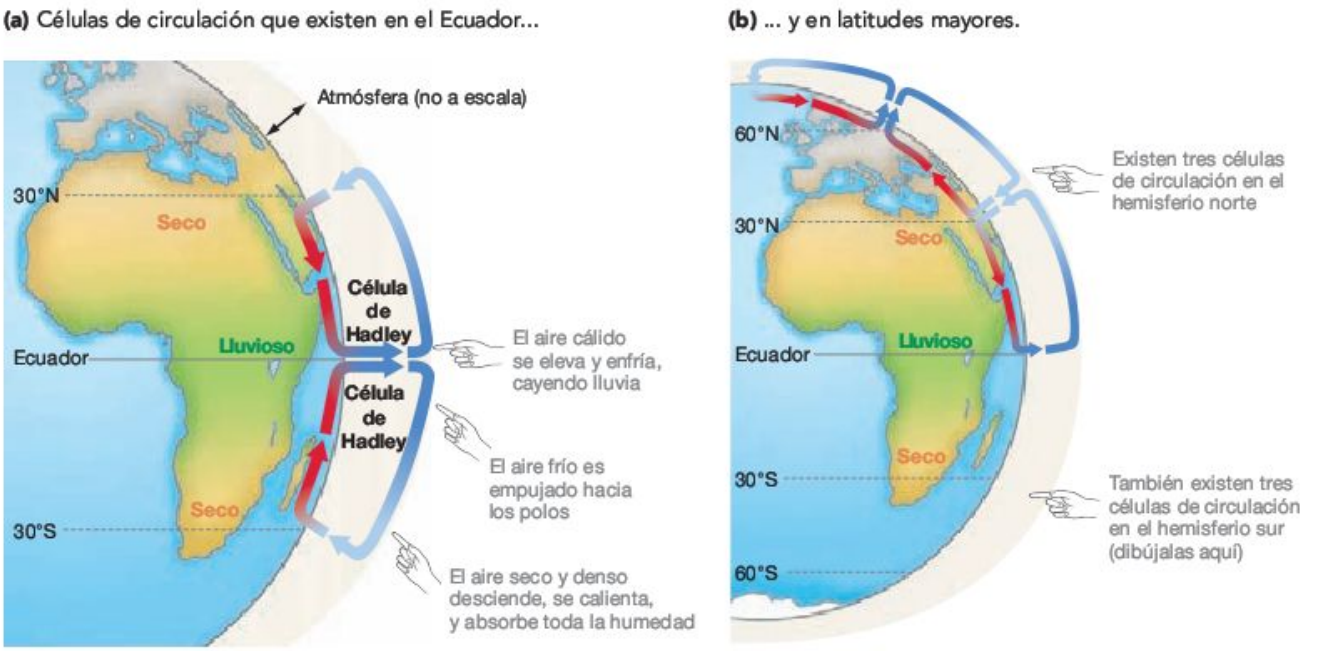


FIGURA 50.24 Los patrones globales de circulación del aire afectan a las lluvias. Las células de Hadley explican por qué los trópicos son mucho más lluviosos que las regiones cercanas a los 30° de latitud norte o sur. Las regiones de aire ascendente, tales como aquellas del Ecuador, tienden a ser más lluviosas que las regiones de aire descendente.

PREGUNTA ¿El aire del Polo Norte es húmedo o seco? ¿Coincide tu respuesta con los datos de la Figura 50.21?

¿Por qué los trópicos son lluviosos? Uno de los patrones más sorprendentes del tiempo atmosférico en la Tierra son las precipitaciones. Cuando se representa la media anual de lluvias de una región en un mapamundi queda claro que las zonas ecuatoriales reciben mayor humedad, mientras que las localidades a unos 30° de latitud se encuentran entre las más secas del planeta. ¿Por qué tienen lugar estos patrones?

Uno de los principales ciclos de la circulación global, llamada **célula de Hadley,** es el responsable de hacer que la cuenca del Amazonas sea lluviosa y el desierto del Sáhara seco. Las células de Hadley deben su nombre a George Hadley, quien en 1735 concibió la idea de unos patrones de circulación del aire a gran escala. Como indica la **Figura 50.24a,** el aire calentado por la fuerte luz solar a lo largo del Ecuador se expande y aumenta. El aire cálido puede albergar gran cantidad de humedad ya que las moléculas de agua caliente tienden a permanecer en forma de vapor en lugar de condensarse en gotitas. Sin embargo, a medida que el aire asciende irradia calor al espacio. También expande su volumen en la atmósfera superior, la cual reduce su densidad y temperatura, fenómeno conocido como enfriamiento adiabático. A medida que el aire ascendente se enfría, su capacidad de mantener el agua disminuye. Cuando el vapor de agua se enfría, se condensa. ¿Resultado? Un nivel alto de precipitaciones tiene lugar a lo largo del Ecuador.

Cuanto más aire se caliente a lo largo del Ecuador, el aire «viejo», más frío, sobre la superficie de la Tierra es empujado hacia los polos. Cuando la masa de aire se ha enfriado lo suficiente, su densidad incrementa y comienza a hundirse. A medida que se hunde, absorbe más y más radiación solar reflejada desde la superficie de la Tierra y empieza a calentarse. Cuando el aire se calienta también gana capacidad de contención de agua. De esta forma, el aire que se acerca a la Tierra «sujeta» su agua y la llovizna tiene lugar cuando vuelve a la superficie; la zona está bañada de aire seco y cálido. El resultado es una franja de desiertos en las cercanías a los 30° de latitud. Ya que este aire se mueve hacia los polos, continúa captando más humedad.

También tienen lugar unas células de circulación de aire entre los 30° y los 60° de latitud, y entre los 60° de latitud y los polos (**Figura 50.24b**). Si entiendes cómo funcionan las células de Hadley deberías ser capaz de añadir diagramas a la Figura 50.24b que representan las tres células que tienen lugar en hemisferio sur.

¿Qué provoca la estacionalidad del tiempo atmosférico? Los extraordinarios patrones de temperatura y humedad que acabamos de repasar se complican con el fenómeno de las estaciones: fluctuaciones de temperatura, precipitaciones, o ambas. Como muestra la **Figura 50.25,** la existencia de la estacionalidad reside en que la Tierra está inclinada sobre un eje de 23,5°. Como resultado de esta inclinación, el hemisferio norte está orientado hacia el sol en junio y le hace frente más directamente. Así, el hemisferio norte presenta su ángulo menos acusado al sol y recibe la mayor cantidad de radiación solar por unidad de superficie en junio. En cambio, el hemisferio sur está inclinado lejos del sol en junio, presenta un ángulo abrupto de incidencia solar, y recibe su menor cantidad de radiación solar por unidad de superficie. Como consecuencia en junio es verano en el hemisferio norte, pero invierno en el he-

FIGURA 50.25 La órbita de la Tierra y su inclinación provocan las estaciones en las latitudes altas. Las estaciones tienen lugar por la variación anual de la cantidad de radiación solar que reciben las diferentes partes del planeta.

misferio sur. El caso contrario se da en diciembre cuando es verano en el hemisferio sur, e invierno en el hemisferio norte. En marzo y en septiembre el Ecuador hace frente al sol más directamente, de forma que los trópicos reciben la mayor radiación solar en ese momento. Si la Tierra no se inclinase sobre su eje, no habría estaciones.

Montañas y océanos: efectos locales del clima La variedad de modelos climáticos dictados por los patrones de calentamiento, las células de Hadley y la estacionalidad están dominados por los efectos locales. Los más importantes son la presencia de las cadenas montañosas y la proximidad al océano.

La **Figura 50.26** muestra cómo las cadenas montañosas afectan al clima, ejemplificado en la cordillera de las Cascadas, situadas en la costa oriental de Norteamérica. En esta zona del mundo, los vientos dominantes son del este. Estos vientos traen aire húmedo del océano Pacífico hasta el continente. Según empiezan a ascender las masas de aire por las montañas, el aire se enfría y libera gran volumen de agua en forma de lluvia. Como consecuencia, la región entre la costa oriental del norte de California y el sureste de Alaska alberga algunas de las únicas selvas de alta latitud del mundo. Una zona de la costa oriental del estado de Washington posee una media de 340 cm de precipitaciones por año. (Las cadenas montañosas también se hallan en la costa oriental del sur de California y de México; pero estas zonas son áridas ya que están dominadas por un aire seco que forma parte de la circulación de Hadley).

Una vez que el aire frío ha pasado la cresta de una cordillera, el aire es relativamente seco porque mucho de su contenido en humedad ya ha sido liberado. De las zonas que reciben este aire seco se suele decir que están en una **sombra orográfica.** Uno de los desiertos de alta latitud del mundo se encuentra al este de la cordillera de las Cascadas. Está creado por una sombra orográfica y posee una media de lluvia anual de 25 cm. También existen sombras orográficas similares en el desierto de la Gran Cuenca en el oeste de Norteamérica, el desierto de Atacama en Sudamérica, y las condiciones secas de la meseta tibetana asiática.

Mientras la presencia de las cadenas montañosas tiende a producir precipitaciones extremas, la presencia de un océano influye moderando las temperaturas. Para entender el porqué, retomemos el Capítulo 12 en el que se explica que el agua tiene un gran **calor específico,** es decir, que tiene una gran capacidad para conservar la energía calorífica. Ya que las moléculas de agua forman enlaces de hidrógeno entre ellas, supone un gran esfuerzo de energía calorífica hervir agua o derretir

FIGURA 50.26 Las cadenas montañosas crean sombras orográficas. Cuando el aire húmedo se eleva por la cordillera, se enfría lo suficiente como para condensar el vapor de agua. Como consecuencia, la humedad cae al suelo en forma de precipitación. En el otro lado de la montaña queda poca agua para proveer las precipitaciones.

PREGUNTA ¿Qué condiciones crean los enclaves más lluviosos de la Tierra? ¿Y los más secos?

hielo, de hecho cambiar la temperatura del agua en general. Los enlaces de hidrógeno tiene que romperse antes de que las moléculas de agua puedan empezar a absorber el calor y moverse rápido, lo que nosotros medimos como un incremento de la temperatura.

El agua al tener un calor específico puede absorber gran cantidad de calor de la atmósfera en verano, cuando la temperatura del agua es más fría que la del aire. El resultado es que el océano modera las temperaturas en verano en las masas de tierras cercanas. De forma similar, el océano libera calor a la atmósfera en invierno, cuando la temperatura del agua es más cálida que la del aire. Así, las islas y zonas litorales tienen climas mucho más moderados que en el interior continental.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Tropical Atmospheric Circulation

¿Cómo afectará el cambio climático a los ecosistemas?

El clima —en concreto a cuanto se refiere a cantidad y variabilidad de calor y precipitaciones— tiene un efecto drástico sobre los ecosistemas terrestres. El clima también tiene un gran impacto sobre los ecosistemas acuáticos. El calor y las precipitaciones influyen en las corrientes oceánicas y la circulación de los lagos, así como en el nivel de las aguas de lagos, torrentes y océanos.

Ahora se sabe de sobra que la contaminación por CO_2 provoca el cambio climático (véase Capítulo 54). A lo largo de la historia el clima ha cambiado de forma frecuente y radical, pero los recientes incrementos de la media de temperaturas globales, en combinación con el aumento predecible de otros 5,8 °C durante los próximos 100 años, representa uno de los periodos más rápidos de cambio climático de la historia.

Los biólogos utilizan tres herramientas para predecir cómo afectará el calentamiento global a los ecosistemas terrestres y acuáticos.

1. Los *estudios de simulación* se basan en modelos digitales de patrones de tiempo atmosférico en regiones concretas. A través del aumento de las temperaturas medias en esos modelos, los investigadores pueden predecir cómo los patrones de viento y lluvias, la frecuencia y la intensidad de las tormentas, y otros aspectos del tiempo y el clima cambiarían. En efecto, los estudios de simulación predicen cómo cambiarán los perfiles de temperaturas y precipitaciones (como los de las Figuras 50.11, 13, 15, 17, 19 y 21).
2. Los *estudios de observación* se basan en la monitorización a largo plazo de sitios fijos a lo largo del planeta. Los investigadores están documentando cambios en variables físicas clave —profundidad de las aguas, corrientes, temperaturas, precipitaciones—, así como cambios en la distribución y abundancia de los organismos. A través de la extrapolación pueden predecir cómo es posible que continúe el cambio en esos sitios.
3. Los *experimentos* están diseñados para simular las condiciones del cambio climático, y para registrar las respuestas por parte de los organismos presentes.

FIGURA 50.27 Incrementos experimentales del cambio de temperatura en la composición de las especies en la tundra ártica. Las cámaras transparentes abiertas en la parte superior mostradas aquí son una forma efectiva de incrementar la media anual de temperatura. En su interior, la composición en especies varía de forma diferente en relación con puntos similares de las inmediaciones.

PREGUNTA ¿Por qué una cámara clara como esta incrementa la media interior de temperatura?

Experimentos que manipulan la temperatura Aunque la comunidad científica no fue consciente de la realidad del calentamiento global hasta la década de 1980, ya se ha realizado un gran número de experimentos de muchos años para probar cómo afecta el incremento de temperatura a los organismos en la naturaleza. Ya que se prevé que, en especial, las regiones árticas experimenten cambios drásticos de temperatura y precipitaciones, muchos de estos experimentos se han hecho en los biomas de tundra.

La **Figura 50.27** muestra cómo está hecho uno de los experimentos más satisfactorios. Se colocan unas cámaras transparentes abiertas por la parte superior en un sitio aleatorio en el enclave de estudio, y las características de la vegetación interior de las cámaras se registran anualmente. Se realizan las mismas pruebas en parcelas sin cámaras elegidas de forma aleatoria.

A través de los experimentos, la media anual de temperatura dentro de las cámaras incrementa entre 1 y 3 °C. Este incremento encaja con un cálculo prudente de cómo cambiarán las temperaturas durante el próximo siglo. En un análisis reciente de los datos de once puntos de estudio dispersos en la zona ártica de Norteamérica y Eurasia, se concluyeron varios patrones significativos: en su totalidad, la diversidad de especies decrece. En comparación con otros puntos, las hierbas y matorrales aumentan dentro de las cámaras, y los musgos y líquenes disminuyen. Estos resultados apoyan la simulación y los estudios de observación que predicen que los medios de tundra ártica están dando paso al bosque boreal. Los biomas están cambiando ante nosotros.

Experimentos que manipulan las precipitaciones Recientes estudios de observación y simulación convergen en una conclusión destacable: incrementos los aumentos en la temperatura media global están incrementando la variabilidad de las temperaturas y las precipitaciones. Dicho de otra forma, el calentamiento global está haciendo los climas más extremos. Por ejemplo, la cantidad de precipitaciones y las velocidades de vientos asociadas a las lluvias monzónicas, ciclones, huracanes,

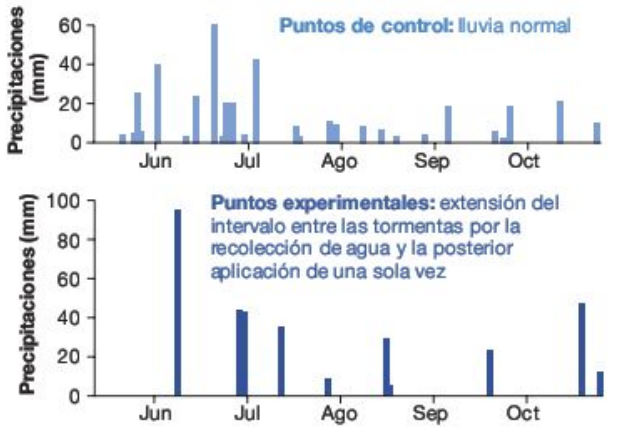
Experimento

Pregunta: ¿Cómo afecta el incremento de la variación pluvial, sin cambiar la cantidad total, a los biomas de estepas?

Hipótesis: El incremento de la variación pluvial afecta a la humedad del suelo, a la producción primaria neta (NPP), y a la diversidad de especies.

Hipótesis nula: El incremento de la variación pluvial no tiene efecto alguno sobre los biomas de estepa.

Diseño del experimento:

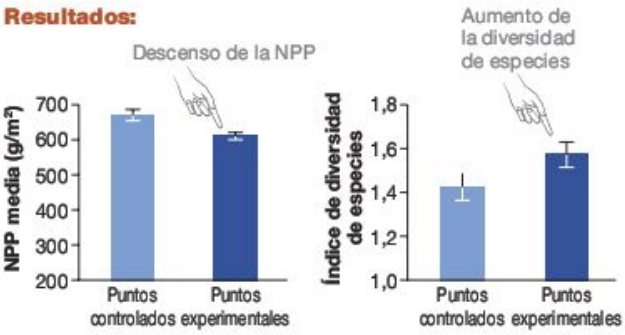


Registro de la humedad del suelo, biomasa exterior (como índice de la NPP), y/o diversidad de especies, durante un periodo de cuatro años.

Predicción: La humedad del suelo, la NPP, y/o la diversidad de especies diferirá entre los puntos experimentales y los no experimentales.

Predicción de la hipótesis nula: La humedad del suelo, la NPP, y/o la diversidad de especies no diferirá entre los puntos experimentales y los no experimentales.

Resultados:



Conclusión: La variabilidad alterna de la lluvia tiene efectos drásticos sobre la humedad del suelo (datos no mostrados), la NPP y la diversidad de especies.

FIGURA 50.28 Los incrementos experimentales en la variabilidad de las lluvias cambian la composición de especies en la estepa.

y otros tipos de sucesos tormentosos están aumentando, aunque su frecuencia puede que permanezca estable.

Para probar cómo afecta el incremento de la variación del clima a los ecosistemas de estepa, los investigadores establecieron el experimento descrito en la **Figura 50.28.** El objetivo era mantener la misma media anual de lluvias durante la estación de crecimiento, pero aumentar la variabilidad. Los biólogos incrementaron la severidad de las tormentas capturando lluvia que caía sobre los puntos de estudio durante algunas tormentas y después aplicando esa agua a los mismos puntos en posteriores tormentas.

Los resultados de los cuatro primeros años del experimento son sorprendentes: la humedad media del suelo y el conjunto de la NPP declinó en los puntos experimentales, en comparación con puntos similares. ¿Por qué una cámara clara como esta incrementa la media interior de temperatura donde la lluvia no había sido manipulada? Sin embargo, en general, la diversidad de especies está aumentando en los puntos de variación alta, debido a que la hierba propia de la mayoría de los biomas en este sitio no lo está haciendo tanto bien en los puntos experimentales, cediendo crecimiento a otras especies. Sin embargo el experimento está en desarrollo porque es posible que los cambios a largo plazo difieran de los cambios a corto plazo dadas las alteraciones continuas de las especies presentes.

Los experimentos como estos están documentando que el cambio climático provoca alteraciones drásticas en la composición y distribución de los biomas. El mundo está cambiando.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los modelos de clima mundiales se rigen por la diferencia de calor en la superficie de la Tierra, las células de Hadley, y las estaciones. Estos modelos generales se modifican a escala local por la presencia de montañas y océanos.

Deberías ser capaz de...

Predecir cómo cambiará el bioma en el que vives durante el curso de tu vida.

50.5 Biogeografía: ¿por qué los organismos habitan en un lugar determinado?

Comprender por qué los organismos habitan en un lugar determinado es una de las tareas más básicas de la Ecología. Es una labor esencial en la predicción de las consecuencias del cambio climático, y es necesaria para diseñar las reservas naturales de un modo racional y efectivo.

El estudio de la forma de la distribución geográfica de los organismos se llama **Biogeografía.** Ya se ha hablado de este tema en el Capítulo 26, donde se analizó cómo el cambio continental contribuyó a la distribución actual de los avestruces y sus parientes. La Biogeografía también estará presente repetidas veces en esta unidad: el Capítulo 53 analiza los patrones generales de cómo se extiende el número de especies en todo el mundo, y el Capítulo 54 presenta datos que muestran que las distribuciones geográficas de muchas especies están cambiando rápidamente en respuesta al calentamiento global. Aquí, nos centramos en cómo afectan las interacciones con los medios abióticos y bióticos en los lugares donde son capaces de vivir especies particulares.

La observación más esencial sobre la **extensión,** o distribución geográfica, de las especies es sencilla: ninguna especie puede sobrevivir en toda la variedad de condiciones ambientales presentes en la Tierra. Las células de *thermus aquaticus* prosperan en manantiales cálidos a más de 70 °C. Estas arqueas pueden vivir en estos medios porque poseen enzimas que no se alteran a temperaturas casi de ebullición. Sin embargo, las mismas células morirían instantáneamente si fuesen trasplantadas a las aguas glaciales cercanas al hielo polar. Pero un gran número de otras arqueas están presentes en aguas marinas frías. Estas células tienen enzimas que pueden trabajar de forma eficiente a temperaturas gélidas. Sin embargo, ningún organismo prospera en ambos medios. Esta observación se explica por el fenómeno llamado compensación de aptitud presentado en los Capítulos 24 y 41: ninguna enzima puede funcionar al mismo tiempo en temperaturas extremas calientes y frías.

Debido a la compensación de aptitud, los organismos tienden a estar adaptados a un conjunto limitado de condiciones físicas. Aunque algunas especies se encuentran en extensiones geográficas mucho más amplias que otras —actualmente los seres humanos y las bacterias que viven en ellos o a su costa puede que tengan la distribución más extensa que cualquier especie—, ningún organismo puede vivir en cualquier parte.

Aun así, para comprender la distribución de una especie a la perfección, es necesario examinar los factores históricos y bióticos, además de las condiciones físicas presentes. Por ejemplo, los regímenes de temperatura y humedad de grandes superficies del sur de California son casi idénticos a los de las regiones mediterráneas de Europa y el norte de África. Ambas regiones se consideran parte del mismo bioma. Pero aunque las condiciones físicas de estos sitios son extremadamente similares, las especies presentes son casi completamente distintas. ¿Por qué?

El papel de la historia

Para explicar por qué ciertas especies se encuentran en una región en particular cuando otras no, el primer factor que hay que considerar es la historia —en especial, la historia de la dispersión—. La **dispersión** se refiere al movimiento de un individuo desde su lugar de nacimiento, incubación u origen, hasta la localización en donde vive y se alimenta de adulto. Si se echa en falta una especie en una región puede que exista una barrera física como un río, un glaciar, una cordillera o un océano. Por ejemplo, las especies de plantas de la costa del suroeste de Norteamérica son diferentes de las especies mediterráneas porque los océanos Pacífico y Atlántico son barreras efectivas ante la dispersión de semillas.

En muchos casos, la actividad humana salva las barreras físicas de la dispersión. Por ejemplo, los oficiales de salud pública vigilan de cerca los brotes de gripe anuales del sur de China —donde se originan la mayoría de variedades—, porque ellos reconocen que las nuevas variedades se dispersan por todo el planeta en cuestión de semanas o incluso días, a través de los conductos respiratorios de un avión de pasajeros. Anteriormente a la popularización de los viajes aéreos, las enfermedades epidémicas en seres humanos eran mucho más susceptibles de estar confinadas a superficies geográficas relativamente pequeñas.

De forma similar, los seres humanos han transportado miles de semillas, pájaros, insectos y otras especies a través de las barreras físicas a nuevas localizaciones, unas veces a propósito y otras por accidente. Una de estas introducciones accidentales tuvo consecuencias desastrosas en el matorral árido y las praderas del oeste de EE.UU. En 1889 una planta originaria de Eurasia llamada *Bromus tectorum* se introdujo accidentalmente en el oeste de Norteamérica en un cargamento de semillas de cultivo. Se trata de una planta anual cuyas semillas germinan durante el invierno de forma que las plantas crecen y vuelven a producir semillas a principios de primavera. Como consecuencia semillas de esta planta «saltan» sobre las especies de Norteamérica, que inician su crecimiento más tarde. El crecimiento temprano le permite usar más de los nutrientes y agua disponibles. En el transcurso de treinta años *Bromus tectorum* se ha hecho con decenas de miles de metros cuadrados de hábitat (**Figura 50.29**).

Si una especie **exótica,** aquella que no es autóctona, es introducida en una zona nueva, se extiende de forma rápida, y elimina las especies autóctonas, se denomina **especie invasora.** Solo en Norteamérica docenas de especies invasoras han tenido efectos devastadores en las plantas y animales autóctonos. Algunos ejemplos son el kudzu, la arroyuela, *Phalaris arundinacea,* aliaria, cardo ruso (también conocido como planta rodadora), estornino pinto, abeja africana o mejillones cebra. Es posible compilar listas similares relativas a otras regiones del mundo.

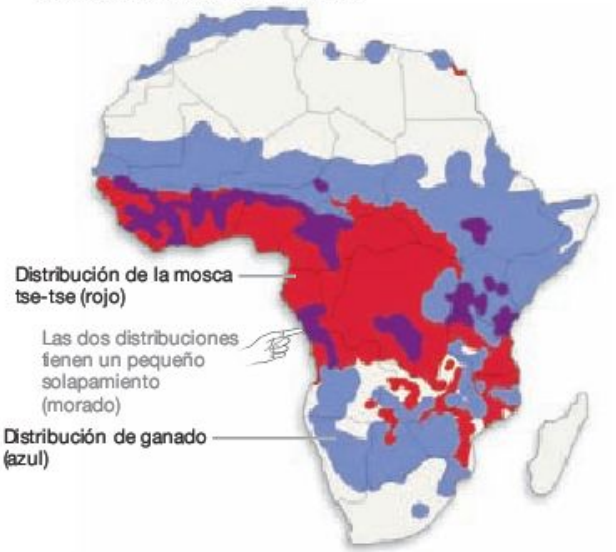
Por lo que respecta a la distribución de los organismos, la historia de las especies invasoras es simple: estas y otras especies introducidas no existían en ciertas partes del mundo hasta hace poco, simplemente porque nunca se habían dispersado en esos lugares. Pero los datos muestran que solo aproximadamente el 10 por ciento de las especies introducidas en un área llegan a ser realmente comunes, y es un porcentaje menor el que incrementa su población lo suficiente como para ser considerado invasor. ¿Por qué algunas especies introducidas en un área no prosperan? Y a la inversa, ¿por qué los invasores tienen tanto éxito?

FIGURA 50.29 ***Bromus tectorum*** **ha invadido extensas áreas de Norteamérica.**

Factores bióticos

La distribución de las especies está a menudo limitada por los factores bióticos, es decir, las interacciones con otros organismos. Como ejemplo, retomemos los datos presentados en el Capítulo 26 sobre la distribución actual y la distribución anterior de *Dendroica occidentalis* y de *Dendroica townsendi* a lo largo de la costa oeste de Norteamérica. Ambas especies viven en bosques perennes. Los experimentos han demostrado que los machos de *Dendroica townsendi* atacan directamente a los de *Dendroica occidentalis* y los desalojan de los lugares de cría. Los datos históricos indican que la extensión geográfica de *Dendroica townsendi* se ha expandido a un ritmo constante a costa de *Dendroica occidentalis*. Los resultados apoyan la hipótesis de que los factores bióticos —la competición con otras especies— están limitando la extensión de *Dendroica occidentalis*.

(a) La distribución de ganado está restringida por la distribución de la mosca tse-tse.



(b) La distribución de esta polilla está restringida a la extensión de la planta de la yuca.

FIGURA 50.30 Las distribuciones pueden estar restringidas por factores bióticos. (a) Ya que la mosca tse-tse porta una enfermedad mortal para el ganado, rara vez conviven juntos. **(b)** Esta polilla pone sus huevos solo en las flores de yuca, por tanto no pueden vivir en ausencia de dicha planta.

Sin embargo, la competición no es el único factor biótico a tener en cuenta. En África, la extensión del ganado doméstico está limitada por la distribución de la mosca tse-tse. La mosca tse-tse transmite un parásito que provoca la enfermedad de la tripanosomiasis africana (enfermedad del sueño), que es mortal entre el ganado (**Figura 50.30a**). De forma similar, la mayoría de los pájaros cantores nativos de Hawai están restringidos a los hábitats alpinos, por encima de la extensión de los mosquitos que transmiten la malaria aviar. La polilla representada en la **Figura 50.30b** pone sus huevos solamente en las flores de yuca. Como resultado, estas especies no existen fuera de la extensión de la planta de yuca.

Factores abióticos

En muchos casos, las especies introducidas pueden no llegar a establecerse en una región debido a los factores abióticos, en especial la temperatura y humedad. Una superficie puede simplemente ser demasiado fría o seca para que un organismo sobreviva. Por ejemplo, aunque el crecimiento de la planta invasora del kudzu prolifera por todo el sureste de EE.UU., muere cuando el suelo se hiela a una profundidad de un pie o más. La consecuencia es que no se ha expandido más hacia el norte y oeste.

Sin embargo suele ser difícil separar los efectos de los factores bióticos, de los efectos de los factores abióticos sobre la extensión de una especie. Para entender este asunto, considera cómo el *Bromus tectorum* llegó a establecerse en Norteamérica. Esta planta no crece en las praderas lluviosas porque no puede competir con las especies altas que prosperan allí, pero ha sido capaz de invadir dos tipos de biomas importantes: la estepa árida y la estepa semiárida, dominada por matorrales. En cada caso, los motivos de su éxito eran diferentes.

Bromus tectorum ha sido capaz de invadir los hábitats de estepa semiárida porque el fuego no le afecta. El fuego es un factor abiótico que puede matar los matorrales que dominan la estepa semiárida (**Figura 50.31**). De hecho, ya que *Bromus tectorum* crece en bancos densos y se seca a principios de pri-

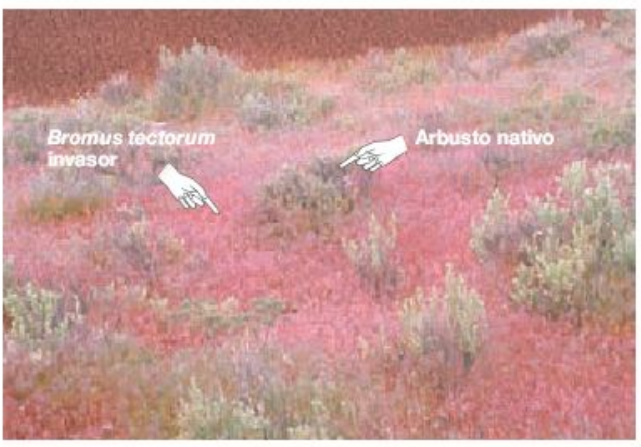


FIGURA 50.31 La estepa semiárida es un bioma desértico dominado por matorral. Grandes áreas del oeste norteamericano están cubiertas por vegetación de estepa semiárida.

PREGUNTA Si *Bromus tectorum* no estuviese presente, ¿qué pasaría si comenzara un fuego aquí?

mavera, conduce a un aumento de la frecuencia e intensidad de los fuegos naturales. Normalmente los fuegos son raros en la estepa semiárida ya que las plantas están separadas de forma amplia. Esta distribución suele prevenir que los fuegos se extiendan y afecten una gran zona. Pero cuando este bioma comienza a secarse a finales del verano, los bancos de *Bromus tectorum* representan una fuente de combustible continua y extremadamente inflamable. Si un fuego lo atraviesa, no le afecta por dos razones: (1) es una planta anual por lo que no hay tejido vivo expuesto una vez que la estación de crecimiento ha terminado, y (2) las semillas brotan fácilmente en suelos que han sido mermados de materia orgánica por el fuego. Ya que la artemisa y otros matorrales son perennes, sus tejidos quedan gravemente afectados o mueren en incendios. Al promover la frecuencia e intensidad de los incendios en estos biomas, la presencia de *Bromus tectorum* crea un medio que favorece su expansión.

¿Cómo han sido capaces estas especies de invadir los biomas de las praderas secas? Anteriormente a la llegada de *Bromus tectorum*, las praderas de las zonas áridas del oeste de América estaban dominadas por los conjuntos herbáceos mostrados en la **Figura 50.32,** que no forman un tepe continuo. En su lugar, crecen en matojos compactos. Los espacios entre estos matojos están ocupados por lo que los biólogos llaman «corteza terrestre negra». Este material es una comunidad de cianobacterias, arqueas y otros microorganismos que moran en el suelo. Muchas de estas especies también fijan el nitrógeno (véase Capítulo 38). El nitrógeno se vuelve disponible para las plantas cercanas cuando las células microbianas mueren y se descomponen.

Sin embargo, cuando los colonos europeos llegaron a América y empezaron a apacentar el ganado en este bioma tanto los suelos negros como los conjuntos herbáceos se vieron afectados. El ganado se alimentó de los conjuntos herbáceos hasta que se agotaron, y sus pezuñas compactaron y alteraron los suelos. Ni siquiera se permitió la recuperación del ecosistema, en parte porque el pastoreo intensivo continuó, y en parte porque llegó *Bromus tectorum*, que incluso destruyó los organismos de la corteza terrestre. Una vez que se agotaron estos organismos, la cantidad de nitrógeno disponible para los conjuntos herbáceos se redujo. *Bromus tectorum* también compite con éxito contra estos conjuntos por el agua y los nutrientes, ya que completa su crecimiento a comienzos de primavera antes de que las especies autóctonas hayan terminado de invernar y empiecen a crecer. En estos hábitats la expansión de *Bromus tectorum* aumentó la frecuencia y severidad de los incendios, que más adelante degradaron la integridad de las comunidades de la corteza terrestre negra.

Resumiendo, los cambios en los factores bióticos y abióticos permiten que *Bromus tectorum* invada biomas autóctonos en Norteamérica y prospere como especie invasora. Actualmente, su control es el mayor problema al que se enfrentan los biólogos de la conservación y los gestores de las extensiones de terreno en el oeste estadounidense.

Aunque la historia de *Bromus tectorum* sea particularmente dramática, es importante recordar que la extensión de cada especie en la Tierra está restringida por una combinación de factores históricos, abióticos y bióticos. La extensión de una especie determinada depende de la habilidad de dispersión, la capacidad de sobrevivir bajo condiciones climáticas, y la habilidad de encontrar alimento y evitar ser presa. El clima y otros factores abióticos han sido el centro de atención de este capítulo, los siguientes capítulos se centran en los aspectos bióticos de la ecología, en cómo afectan a la extensión geográfica y al tamaño de las poblaciones, las interacciones entre los organismos de las mismas especies y las interacciones entre las diferentes especies.

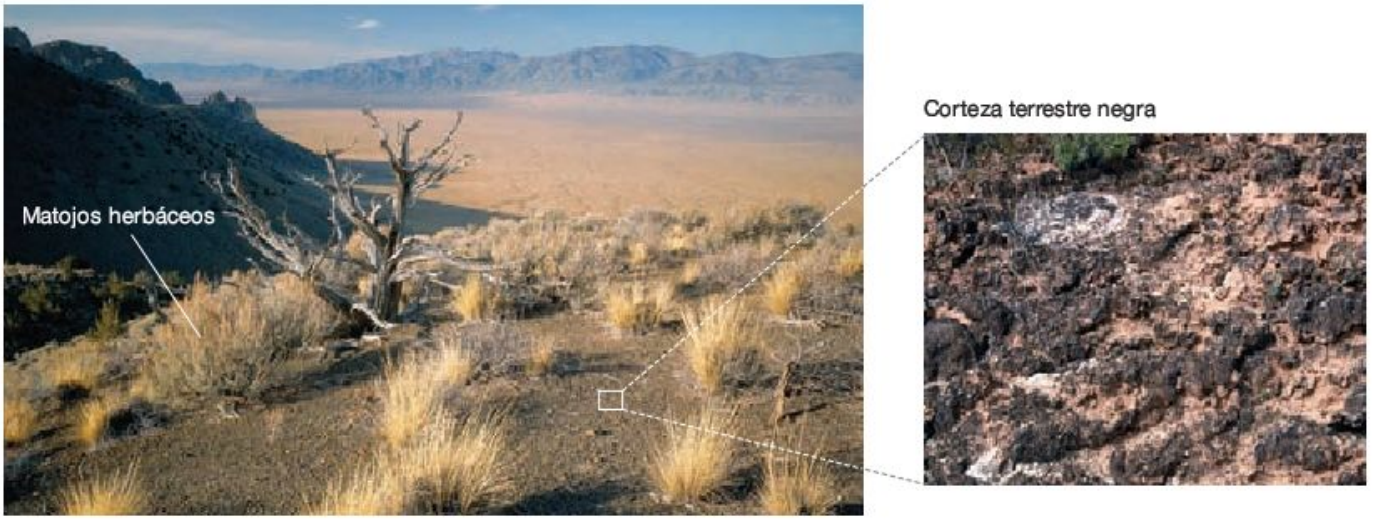


FIGURA 50.32 Las praderas áridas se caracterizan por los conjuntos herbáceos y la corteza terrestre negra. Los conjuntos herbáceos crecen en matojos compactos en lugar de formar un tepe. La corteza que se forma entre los matojos está compuesta de cianobacterias, arqueas y otros organismos microscópicos que añaden materia orgánica y nutrientes al suelo.

PREGUNTA Sugiere una hipótesis para explicar por qué los hábitats de hierbas de crecimiento en matojos tienden a ser hábitats secos en comparación con las hierbas que forman tepes.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La Ecología se centra en cómo interaccionan los organismos con su entorno. Ya que su objetivo es comprender la distribución y abundancia de los organismos, la ecología facilita una base científica para la conservación de especies y espacios naturales.

Los biólogos estudian la Ecología en cuatro niveles principales: (1) organismos, (2) poblaciones, (3) comunidades y (4) ecosistemas. El objetivo de la biología de los organismos es comprender cómo los individuos responden a los estímulos del entorno, incluyendo miembros de su propia especie y otras especies. La ecología de las poblaciones se centra en cómo y por qué estas crecen o disminuyen. La ecología de las comunidades es el estudio de cómo dos o más especies **interaccionan**, y la ecología de los ecosistemas analiza las interacciones entre las comunidades de organismos y su medio abiótico, en especial el flujo de nutrientes y energía. En un esfuerzo por preservar las especies y comunidades en peligro, los biólogos de la conservación aplican métodos analíticos y resultados procedentes de los cuatro niveles.

Deberías ser capaz de explicar cómo los datos de los cuatro campos de la ecología podrían documentar los esfuerzos para preservar una especie en peligro como los osos polares, los pandas, los tigres o las ballenas azules.

La estructura física, en especial la profundidad del agua, es el principal factor que limita la distribución y abundancia de especies acuáticas. El clima, en concreto tanto los valores medios como la variación anual de temperaturas y humedad, es el principal factor que limita la distribución y abundancia de especies terrestres.

La profundidad de las aguas es un factor crucial en los ecosistemas acuáticos porque la longitud de onda de la luz solar que es necesaria para la fotosíntesis no penetra el agua de forma efectiva. De este modo, solo ciertas zonas de un lago u océano pueden facilitar la fotosíntesis, y los organismos en otros medios acuáticos tienen que depender de los alimentos que caen de las zonas bañadas por la luz solar cercanas a la superficie.

Se asocian distintos regímenes climáticos con distintos tipos de vegetación terrestre o biomas. Los biomas representan los principales tipos de medios disponibles para los organismos terrestres. Ya que la fotosíntesis es más eficiente cuando las temperaturas son cálidas y el abastecimiento de agua es amplio, la productividad y el grado de estacionalidad de los biomas varían con la temperatura y la humedad.

Deberías ser capaz de diseñar un sistema de torrente y de lago artificial que maximizase la diversidad de ecosistemas acuáticos presentes. También deberías ser capaz de comentar cómo el incremento de temperaturas por sí solo (sin considerar los cambios de precipitaciones) podría afectar a los biomas descritos en las figuras 50.11-16.

El clima varía según la latitud, la elevación y otros factores. El dima está cambiando rápidamente en todo el mundo.

Una serie de factores abióticos afectan a los organismos, incluyendo la composición química del agua en los hábitats acuáticos, la naturaleza de los suelos en los hábitats terrestres, y el clima, el cual es una combinación de temperatura, humedad, luz solar y viento. El clima varía a lo largo del planeta debido a que la luz solar está distribuida de forma asimétrica: las regiones ecuatoriales reciben mayor cantidad de radiación solar mientras que no es así en las regiones polares. Las células de Hadley crean franjas de hábitats lluviosos secos, y la inclinación del eje de la Tierra provoca la estacionalidad en la cantidad de incidencia solar que reciben las regiones no ecuatoriales. La presencia de montañas puede crear áreas locales de hábitats lluviosos y secos, y la proximidad del océano modera las temperaturas en los hábitats terrestres cercanos. El calentamiento global está provocando que los perfiles de temperaturas y los patrones de precipitaciones cambien los ecosistemas en todo el planeta.

Deberías ser capaz de explicar cómo se esperaría que cambiase el clima en la Tierra si el planeta fuese cilíndrico y rotase sobre un eje que estuviera en ángulo recto con el sol.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Tropical Atmospheric Circulation

Además de los aspectos abióticos del medio tales como la estructura física y el clima, la distribución de las especies está condicionada por factores históricos y bióticos.

La extensión, o la distribución geográfica, de una especie en particular depende de la habilidad de dispersión, de la capacidad para encontrar sustento y evitar ser presa. Para cada especie una única combinación de factores históricos, abióticos y bióticos dicta dónde viven los individuos y el tamaño de su población.

Deberías ser capaz de describir las condiciones que maximizarían la probabilidad de que una especie introducida se volviese invasora.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué es una sombra orográfica?
   a. La parte de una montaña que recibe vientos predominantes y fuertes lluvias.
   b. La región al otro lado de una montaña que recibe masas de aire seco.
   c. La región a lo largo del Ecuador donde las precipitaciones son abundantes.
   d. La región cerca de los 30° norte y sur de latitud que recibe masas de aire cálido y seco.

2. Una región recibe menos de 5 cm de precipitaciones anuales y sus temperaturas nunca se encuentran bajo cero. ¿Qué tipo de bioma está presente?
   a. Desierto subtropical.
   b. Estepa.
   c. Bosque boreal.
   d. Tundra ártica.

3. ¿Cuál es la vegetación que predomina en un bosque tropical lluvioso?
   a. Matorrales y conjuntos herbáceos.
   b. Vegetación herbácea y vides.
   c. Árboles de hoja caduca y ancha.
   d. Árboles perennes de hoja ancha.
4. ¿A cuál de los siguientes medios es más similar la zona litoral de un lago?
   a. Zona oceánica.
   b. Zona intermareal.
   c. Zona nerítica.
   d. Marisma.
5. Normalmente, en un río, ¿dónde son mayores los niveles de oxígeno y menores los niveles de nutrientes?.
   a. Cerca de su nacimiento.
   b. Cerca de desembocadura o fin.
   c. Donde fluye a través de un pantano o marisma.
   d. Donde forma un estuario.
6. ¿Cuál es el éxito más importante de una especie invasora?
   a. Factores históricos.
   b. Factores abióticos.
   c. Factores bióticos.
   d. Los factores históricos, abióticos y bióticos son igual de importantes a la hora de limitar las especies invasoras.

Respuestas: 1. b; 2. a; 3. d; 4. b; 5. a; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Nombra los cuatro campos principales de estudio de la Ecología. Escribe una pregunta sobre la ecología humana, de las truchas o de los robles, que sea relevante en cada nivel.
2. En junio, ¿el hemisferio norte recibe más o menos radiación solar que el Ecuador? Explica tu respuesta.
3. Representa la célula de Hadley que existe entre el Ecuador y los 30° de latitud sur. Indica la dirección de la corriente del aire, las regiones en las que el aire se calienta o enfría, y las regiones donde el aire pierde o gana humedad. Utiliza tu diagrama para explicar por qué el desierto australiano es un desierto subtropical.
4. Contrasta las productividades de la zona intermareal, la nerítica y la oceánica de los medios marinos. Explica por qué existen grandes diferencias de productividad.
5. Compara y contrasta los biomas que se encuentran en elevaciones en aumento en una montaña, con los biomas de latitud en aumento en la Figura 50.9.
6. Explica por qué la productividad es mucho más baja en las ciénagas que en las marismas o lagos que reciben la misma cantidad de radiación solar.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Marte tiene un eje incluso más inclinado que el de la Tierra. ¿Tiene Marte estaciones? ¿Por qué?
2. Las cimas de las montañas están más cerca del sol que las laderas. ¿Por qué son más frías?
3. Las zonas más suroccidentales de algunas islas del Caribe son extremadamente secas, aunque otras zonas de las islas reciben precipitaciones importantes. Explica esta observación. Basa tu respuesta en una hipótesis (una que tú propongas) sobre la dirección de los vientos dominantes en esta región del mundo.
4. Edimburgo (Escocia) y Moscú (Rusia) se encuentran a la misma latitud, pero estas dos ciudades poseen climas diferentes, Moscú tiene inviernos mucho más fríos. Explica por qué.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Comportamiento

51

El halcón peregrino caza patos y otros pájaros grandes.

CONCEPTOS CLAVE

- Tras describir un comportamiento, los biólogos buscan las explicaciones de las causas más y menos directas, es decir, cómo tiene lugar a nivel genético y fisiológico, y cómo afecta al estado físico de los individuos.
- En una sola especie, el comportamiento puede variar desde respuestas muy estereotipadas e invariables, hasta las muy flexibles y condicionales, y de las respuestas innatas a las aprendidas.
- Los tipos de aprendizaje que realizan los individuos, la forma en que se comunican, se orientan y guían están ligados a su hábitat y a los desafíos que encuentran al intentar sobrevivir y reproducirse.
- Cuando los individuos se comportan de forma altruista, suelen ayudar a los parientes más cercanos o a individuos que les ayudan a cambio.

Para los biólogos, el **comportamiento** es una acción, en concreto la respuesta a un estímulo. Las bacterias que viven en charcas nadan hacia las gotas de sangre que caen al agua. Los vídeos de un lapso de tiempo de los girasoles documentan el movimiento ininterrumpido de sus flores a lo largo del día, a medida que se giran para recibir el sol. Los filamentos del hongo *Arthrobotrys* forman bucles y luego liberan una molécula que atrae a la lombriz intestinal. Cuando una de estas lombrices toca uno de los bucles, el filamento del hongo se hincha atrapando la lombriz. Las células de *Arthrobotrys* proceden entonces a crecer dentro de la lombriz y a digerirla.

Entre los animales, las acciones pueden ser frecuentes y espectaculares. Los halcones peregrinos alcanzan velocidades de más de 320 km/h cuando bajan en picado a la caza de patos u otras presas. Algunas golondrinas de mar árticas recorren más de 32.000 km cada año cuando migran. En la profundidad de una colmena, completamente a oscuras, las abejas comunican la localización y naturaleza de las fuentes de alimentos que hay a kilómetros de distancia.

La Ecología es el estudio de cómo los organismos interaccionan con su medio físico y biológico, y la ecología del comportamiento es el estudio de cómo los organismos responden a estímulos particulares procedentes de esos medios. ¿Qué hace el anolis verde cuando tiene mucho calor? ¿Cómo es su misma respuesta individual cuando un miembro de la misma especie se aproxima? ¿Y cuando se acerca un gato?

Aunque todos los organismos responden de alguna manera a las señales de su entorno, la mayoría de las investigaciones sobre el comportamiento se han realizado con vertebrados, artrópodos o moluscos. Con sus sofisticados sistemas nerviosos y sistemas músculo-esqueléticos, estos animales pueden sentir, procesar y responder rápidamente a una amplia variedad de estímulos ambientales.

Aunque la mayoría de los estudios sobre el comportamiento empiezan describiendo lo que hacen los animales en respuesta a un estímulo particular, el objetivo final es explicar las causas próximas y fundamentales del comportamiento. Las causas **próximas,** o **mecánicas,** explican *cómo* se ejecutan las

acciones en las que se ven implicados los sistemas neurológicos, hormonales y esqueleto-musculares. Las causas **fundamentales,** o **evolutivas,** explican *por qué* tienen lugar las acciones, basándose en las consecuencias evolutivas y la historia. ¿Es un determinado comportamiento adaptativo, o sea que incrementa la eficacia del individuo? Si es así, ¿cómo ayuda a los individuos a tener descendencia en un medio determinado?

Para ilustrar las causas próximas y fundamentales, consideremos las langostas de la **Figura 51.1.** Pasan el día escondidas en grietas y agujeros de los arrecifes de corales. Por la noche salen y vagabundean lejos del arrecife en busca de almejas, mejillones, cangrejos u otras fuentes de alimentos. Antes del amanecer regresan a uno de los escondites de los que usan a menudo. ¿Cómo encuentran el camino de vuelta? Aunque las investigaciones continúan, los experimentos apoyan las hipótesis que sostienen que las langostas poseen receptores en su cerebro que detectan cambios en el campo magnético de la Tierra y que se guían usando información sobre el cambio de la orientación y la fuerza de esos campos a medida que se desplazan. En las causas evolutivas, los biólogos quieren saber por qué se da un comportamiento. La hipótesis destacada para explicar el comportamiento de vuelta a la morada consiste en que la habilidad para orientarse, permite a las langostas buscar comida por una zona extensa y oscura, y luego volver a un refugio seguro antes de que los tiburones y otros grandes predadores que cazan por la vista puedan encontrarlas.

Es importante reconocer que los esfuerzos para explicar el comportamiento según las causas mecánicas y evolutivas son complementarios. Para entender lo que un organismo está haciendo, los biólogos quieren saber cómo ocurre el comportamiento y por qué. Llevar a cabo esta tarea requiere que ingenien técnicas y manejar datos genéticos, fisiológicos y evolutivos. Aunque los biólogos del comportamiento trabajen a caballo entre varios campos, la naturaleza de su labor es esencialmente ecológica. Las preguntas sobre el comportamiento están casi siempre motivadas por la comprensión de cómo se enfrentan los individuos a cambios en las condiciones físicas o en cómo interaccionan con otros individuos y con su entorno.

Los objetivos de este capítulo son explorar algunos temas clave de la biología del comportamiento y ejemplificar la naturaleza del campo. Para empezar consideremos una forma de clasificar y organizar la enorme variedad de las respuestas y comportamientos observados en los animales.

FIGURA 51.1 Las langostas encuentran el camino de vuelta a su madriguera. Las langostas vagabundean en busca de comida por la noche, luego vuelven a sus escondites en los arrecifes de coral antes del amanecer.

PREGUNTA En comparación con otros crustáceos, las langostas poseen antenas muy grandes en proporción a su cuerpo. Formula una hipótesis para explicarlo. (Tu hipótesis se encontrará en el nivel de causas evolutivas).

51.1 Tipos de comportamiento: visión general

Algunos comportamientos se realizan casi siempre de la misma forma. Cuando la gente bosteza, la acción es tan similar que cada ejemplo toma seis segundos. Otros tipos de comportamiento son mucho más flexibles. Cuando la gente sonríe la acción es variable. La misma persona puede sonreír de cientos de formas diferentes, y distintas personas tienden a tener su propio estilo individual y frecuencia. Además, algunos tipos de comportamiento son susceptibles de modificarse por el aprendizaje, mientras que otros no. Oficialmente el **aprendizaje** se define como un cambio en el comportamiento derivado de una experiencia específica en la vida de un individuo. Los niños aprenden su lengua materna por medio de la imitación, los intentos y los errores, pero empiezan a bostezar y a sonreír antes de que tengan la oportunidad de aprenderlo de sus padres.

La **Figura 51.2** facilita una síntesis de estas observaciones generales sobre el comportamiento. Fija tu atención en los dos ejes de la gráfica. El eje horizontal traza la flexibilidad de un comportamiento en términos de expresión entre indivi-

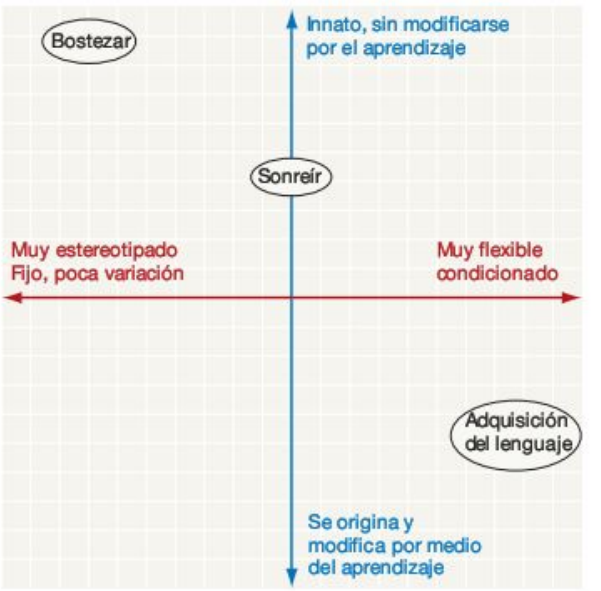


FIGURA 51.2 Los rasgos del comportamiento varían según la flexibilidad y dependencia del aprendizaje. Estos ejes representan un modo de organizar la diversidad de rasgos de los comportamientos. Cada tipo de comportamiento observado en una especie puede determinarse en un punto concreto de la gráfica.

duos y consigo mismo. Este eje constituye un rango continuo desde los comportamientos fijos e invariables (a menudo denominados estereotipos), hasta las respuestas flexibles y variables. El eje vertical traza el aprendizaje implicado en la naturaleza de la respuesta. Este eje parte de los comportamientos que apenas requieren aprendizaje para la expresión normal de respuestas, a los comportamientos que dependen mucho del aprendizaje. En los humanos, bostezar se representaría en la esquina superior izquierda de la gráfica, y la adquisición del lenguaje en la esquina inferior derecha.

Cuando los investigadores empezaron a explorar de forma experimental el comportamiento animal por primera vez, se centraron en las respuestas muy estereotipadas que no necesitan aprendizaje. Esta estrategia de investigación general es común en Biología. Cuando los biólogos comienzan a analizar un tema (ya sea cómo se transcribe el DNA o el funcionamiento de las membranas plasmáticas), empiezan por el estudio del sistema más simple posible. Una vez que se ha comprendido el sistema más simple, los investigadores son capaces de profundizar en situaciones y temas más complejos. La biología del comportamiento empezó de la misma forma. Los primeros trabajos se centraban en la esquina superior izquierda de la gráfica de la Figura 51.2. Echemos un vistazo a algunas conclusiones de esos estudios pioneros sobre las respuestas estereotipadas, luego consideremos ejemplos del trabajo sobre comportamientos más flexibles.

Comportamiento innato

Los patrones de comportamiento poco flexible se llaman **patrones de comportamiento fijo** (**FAP**). Los FAP son estereotipos, es decir, se llevan a cabo siempre del mismo modo y suelen estar provocados por estímulos simples llamados **liberadores** o **señales de estímulos.** Como ejemplo, consideremos lo que ocurre en un entorno oscuro cuando la rata canguro escucha el tintineo de una serpiente de cascabel, o cuando una persona escucha un grito desgarrador. En ambos casos una sola señal de estímulo libera un FAP, un rápido salto hacia atrás, lejos de la dirección del estímulo. En ambos casos los FAP pueden significar la supervivencia. Pero la rata canguro y los seres humanos no aprenden a realizar esta respuesta de saltar hacia atrás, y es realizada prácticamente de la misma forma bajo el mismo estímulo. Los FAP son ejemplos de lo que los biólogos llaman **comportamiento innato,** que es aquel heredado y que apenas muestra variaciones derivadas del aprendizaje o de las particularidades del individuo. (El **Cuadro 51.1** explora con más detalle el papel de la genética en el comportamiento).

CUADRO 51.1 Genética del comportamiento a fondo

Los biólogos exploran las bases genéticas del comportamiento para entender los mecanismos próximos responsables de sus rasgos específicos. ¿Están asociados ciertos alelos con determinados tipos de comportamiento? Si es así, ¿cómo alteran lo que un individuo hace en respuesta a un estímulo específico?

Para saber cómo responden a estas preguntas los biólogos, consideremos el primer gen cuya influencia sobre el comportamiento alimenticio ha sido demostrada. Cuando la estudiante María Sokolowski estaba trabajando como asistente de investigación, se dio cuenta de que algunas larvas de mosca de la fruta que estaba estudiando tendían a moverse después de alimentarse, hacia una localización determinada, mientras que otras tendían a apoltronarse. Con la cría de estos «trotamundos» y estos «sedentarios» hasta la edad adulta, alimentándoles, y estudiando la prole, María fue capaz de determinar qué el rasgo es hereditario. Utilizando información de la secuencia del genoma de *Drosophila melanogaster* (véase Capítulo 20) y las técnicas de trazado genético presentadas en el Capítulo 19, María encontró y clonó el gen responsable de la diferencia. Lo llamó *foraging (for).*

El seguimiento del trabajo mostró que el producto proteico de *for* está involucrado en una cascada de transducciones de señales (véanse Capítulos 8 y 47), es decir, que está involucrado en las respuestas a las señales. Los trotamundos y los sedentarios se comportan de forma diferente porque tienen diferentes alelos del gen *for*. Sin embargo, la diferencia en el comportamiento se da aparentemente solo en presencia de comida.

Alterando de forma experimental la densidad de población y documentando el éxito reproductivo de los trotamundos y los sedentarios, Sokolowski ha mostrado que los alelos de los trotamundos se benefician cuando la densidad de población es alta, pero que los alelos de los sedentarios alcanzan una alta frecuencia en poblaciones de baja densidad. Los resultados son emocionantes porque conectan un mecanismo próximo con un resultado externo, en este caso, la presencia de ciertos alelos es la responsable de una diferencia en la eficacia dentro de hábitats específicos. Ahora se han encontrado genes homólogos a *for* en abejas y en el gusano *Caenorhabditis elegans.* Actualmente los investigadores se centran en descubrir qué sistema de transducción utiliza el gen *for* y por qué diferentes alelos llevan a diferentes tipos de comportamiento alimenticio.

Aunque el gen *for* representa una historia apasionante, los biólogos reconocen que es raro que los rasgos de un comportamiento se vean afectados por la producción de un solo gen. En realidad la mayoría de los aspectos del comportamiento están influenciados por la acción de muchos genes. (Piensa en el número de genes que pueden estar involucrados en la formación del cerebro humano y, por tanto, en los aspectos de la personalidad humana y la toma de decisiones). Para usar un término presentado en el Capítulo 13, la mayoría de los rasgos del comportamiento son poligénicos. En lugar de representar estados discretos como moverse o sentarse, los rasgos poligénicos muestran una variación cuantitativa, es decir, los individuos difieren por grado y todos esos fenotipos diferentes se observan cuando la población se considera como un conjunto.

Es normal observar el comportamiento innato como respuesta a (1) situaciones que tienen un gran impacto en la eficacia y la demanda de respuestas reflejas innatas, o (2) situaciones donde el aprendizaje no es posible. La producción de la tela de araña y la construcción de nidos de pájaro están entre las acciones más innatas, ya que la prole apenas tiene ocasión de ver cómo los adultos llevan a cabo estas actividades y aprenderlas. Además, la calidad de una tela de araña o de un nido tiene un gran impacto en la eficacia de las arañas y pájaros, ya que los individuos necesitan hacerlo bien a la primera.

Estrategias condicionales y toma de decisiones

Aunque todas las especies estudiadas hasta ahora muestran algún grado de comportamiento innato, es mucho más común que el comportamiento de un individuo cambie en respuesta al aprendizaje y que muestre flexibilidad de respuesta ante la variación de las condiciones del entorno. Los animales no son máquinas de respuestas a estímulos. Más bien, captan la información procedente del entorno y, basándose en ella, toman decisiones sobre qué hacer y qué no. Los animales eligen.

En general se asume que los animales no toman decisiones conscientes. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los biólogos conocen relativamente poco sobre los mecanismos próximos involucrados en las respuestas flexibles y la toma de decisiones. Por suerte, la flexibilidad del comportamiento está bien estudiada a nivel evolutivo. El principio rector aquí es lo que los biólogos llaman el balance coste-beneficio. Parece que los animales asimilan la información de su entorno y valoran los costes y beneficios de responder de diferentes formas. Costes y beneficios se valoran en términos de impacto en la eficacia biológica (la habilidad de tener prole). Como muestran los tres próximos ejemplos, los individuos suelen elegir la opción que maximice su capacidad.

¿Qué decisiones toman los abejarucos de frente blanca cuando buscan comida? Dado a elegir, ¿qué debería comer un animal? Los biólogos contestan esta pregunta asumiendo que los individuos deberían buscar comida de forma que maximice la cantidad de energía utilizable que ingieren, dados los costes de encontrar e ingerir comida, y los riesgos de ser presas mientras que dura ese proceso. Esta exigencia de que los animales deban maximizar la eficiencia de la ingesta se llama **optimización alimentaria.**

Para evaluar si tiene lugar la optimización alimentaria, un investigador comenzó a estudiar el comportamiento alimentario de un pájaro llamado el abejaruco de frente blanca (**Figura 51.3a**). Las parejas de esta especie cavan túneles en las orillas del río para criar dentro a sus hijos. Es difícil encontrar las orillas adecuadas, así que muchas parejas construyen su túnel en el mismo enclave formando una colonia. Para alimentar a sus crías, las parejas tienen que volar lejos de la colonia, capturar insectos, y traerlos al nido. Cada pareja defiende una zona específica donde solo ellos pueden buscar comida.

La observación clave aquí es que algunos individuos buscan alimento a pocos metros de la colonia, mientras que otros tienen que hacerlo a cientos de metros de distancia. Llegar a los territorios de búsqueda más cercanos solo lleva unos segundos frente a los varios minutos que se tarda en llegar hasta los más alejados. De esta forma, el coste de la capacidad de cada viaje varía mucho entre individuos.

(a) Los abejarucos de frente blanca son autóctonos del este de África.

Los pájaros vuelan desde la colonia hasta la zona de aprovisionamiento que puede estar cerca o muy lejos de la colonia

(b) El comportamiento alimentario depende de la distancia recorrida.

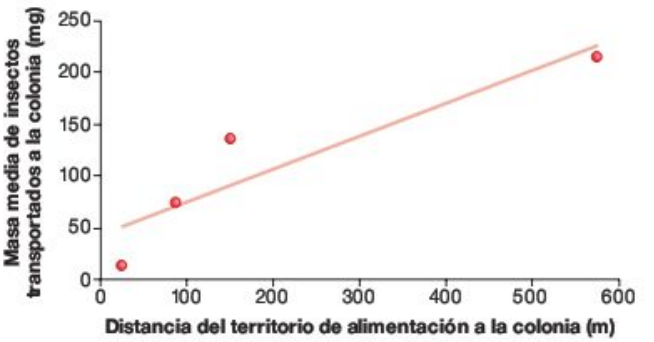


FIGURA 51.3 Los abejarucos de frente blanca varían su comportamiento alimentario dependiendo de las condiciones.

Si se da la optimización alimentaria, ¿cómo maximizan los individuos sus beneficios dados los costes de tiempo y energía? Los individuos que tienen que buscar comida lejos de la colonia tardan más en cada viaje. Como muestran los datos de la **Figura 51.3b** los individuos que buscan alimentos lejos de la colonia traen una cantidad media de insectos mayor por viaje que los individuos que recorren distancias cortas.

Parece que los abejarucos de frente blanca toman decisiones que maximizan la energía que entregan a sus crías dado el coste de encontrar comida. Este comportamiento es muy flexible y dependiente de las condiciones. Si el mismo individuo poseyera un territorio más cercano a la colonia tomaría decisiones diferentes. Su comportamiento cambiaría, pero en cada caso estaría actuando de forma que maximizase su capacidad.

¿Cómo eligen compañero las hembras de golondrina? Dada una elección, ¿a quién debería elegir un individuo como compañero? El Capítulo 25 presentó unos datos que indicaban que las hembras son normalmente el género que elige al compañero, y que seleccionan machos que aportan buenos alelos y/o recursos a la prole.

Para ver este tipo de toma de decisión en acción, consideremos un experimento sobre la elección de compañero por parte

FIGURA 51.4 Las golondrinas son sexualmente dimórficas.

de la hembra de golondrina autóctona de Dinamarca. Aunque tanto la hembra como el macho ayudan a construir el nido y alimentar a las crías, las especies muestran un grado significante de dimorfismo: los machos tienen un color algo más brillante y las plumas más exteriores de su cola son un 15 por ciento más largas que las mismas plumas de las hembras (**Figura 51.4**). Los investigadores de otras especies de aves han mostrado que los individuos con las colas especialmente largas, colores brillantes y que dan exhibiciones de cortejo enérgicas son normalmente los más sanos y mejor alimentados de la población (véase Capítulo 25). Estudios recientes han demostrado que las golondrinas con colas particularmente largas son más eficientes en vuelo y de esta manera tienen más éxito a la hora de encontrar comida. Si una hembra de golondrina escoge un compañero con una cola larga, probablemente esté escogiendo a un compañero que aportará alelos muy capaces a su prole y será capaz de ayudarla a criarlos eficazmente.

Un investigador evaluó esta predicción alterando el largo de la cola de forma experimental, en este caso, recortando las plumas de la cola y volviendo a pegarlas. La operación no causa dolor y parece que no afecta la habilidad de vuelo. Tal y como muestra la sección «Diseño del experimento» de la **Figura 51.5,** los biólogos capturan grandes series de machos y les asignan al azar uno de cuatro grupos: cola corta, longitud

Experimento

Pregunta: ¿Influye la longitud de la cola de las golondrinas en la elección de compañero por parte de las hembras?

Hipótesis: Las hembras tienden a emparejarse con los machos de cola más larga.

Hipótesis nula: La longitud de la cola de los machos no influye en la elección de compañero por parte de las hembras.

Diseño del experimento:

Captura de machos en la misma zona y asignación aleatoria de uno de estos cuatro grupos:

Cola corta: Se cortan las plumas más exteriores

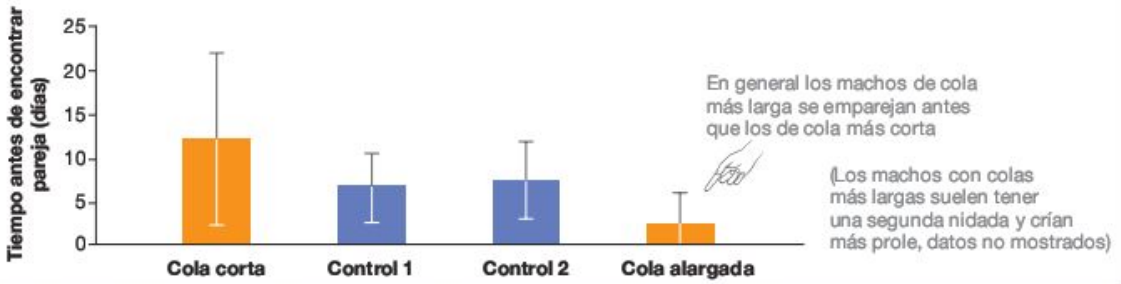
Control 1: Se recortan las plumas más exteriores y se vuelven a pegar

Control 2: Machos capturados pero sin cambios

Cola alargada: Plumas más exteriores cortadas y alargadas con plumas de otros machos pegadas

Se libera a los machos y se documenta cuáles son los primeros en encontrar pareja, tener un segundo nido y estación, y criar el mayor número de prole.

Resultados:



Conclusión: Las hembras prefieren emparejarse con machos que tengan la cola más larga.

FIGURA 51.5 Las hembras de golondrina prefieren emparejarse con machos que tengan la cola más larga.

PREGUNTA ¿Por qué los investigadores se preocupan por las colas ampliadas o reducidas de forma artificial? ¿Por qué no registran simplemente las variaciones naturales en la longitud de las colas y observan los sucesos de apareamiento?

PREGUNTA ¿Por qué emplearon dos controles?

invariable de colas «operadas en vano», longitud invariable de colas, y colas alargadas. Cuando documentan cuánto tiempo tarda cada grupo en encontrar compañera, surge una fuerte tendencia: los especímenes con la cola alargada son los primeros, es decir, las hembras los prefieren. Este descubrimiento es importante ya que las parejas que anidan pronto tienen tiempo de completar otra nidada más tarde en la misma estación y así tener más descendencia.

Los datos sobre la elección de las parejas de las golondrinas refuerzan un tema central de este capítulo: los animales toman decisiones de forma que maximizan su eficacia biológica.

¿Por qué algunos *Thalassoma bifasciatum* experimentan un cambio de sexo? Muchas especies de peces de los arrecifes de coral poseen un sistema característico de emparejamiento. Los machos defienden territorios que contienen lugares para anidar y zonas para alimentarse. Un grupo de hembras vive dentro de los límites de ese territorio. Cuando estas hembras ponen huevos, el macho los fertiliza. De esta forma un solo macho monopoliza todas las parejas de ese territorio. Ese macho es siempre el individuo más grande del grupo. Esto es lógico porque el macho vigila el territorio y porque las luchas entre peces las ganan normalmente los contrincantes más grandes.

Sin embargo cuando el macho que domina el territorio muere, ocurre algo inesperado. La hembra más grande del grupo cambia de sexo. Sus órganos reproductores cambian de la producción de huevos a la producción de esperma, y sus colores cambian (**Figura 51.6**). Se convierte así en el macho dominante y comienza a fertilizar todos los huevos puestos en el territorio.

¿Por qué hace esto? Una idea conocida como la hipótesis de ventaja por tamaño, afirma que si un grupo de peces está viviendo en un territorio dominado por un solo macho, y este muere, las hembras deben cambiar de sexo si el tamaño de su cuerpo es muy grande. La hipótesis se basa en la observación de que los peces tienen un crecimiento indeterminado, es decir, continúan creciendo a lo largo de toda su vida.

Para comprender la lógica de la hipótesis de ventaja por tamaño, supón que un pez hembra pequeño pone 10 huevos al año pero que una hembra grande de la misma especie pone 20 huevos. Si dos hembras pequeñas y dos hembras grandes viven en un harén, el macho que posee el territorio fertiliza 100 huevos al año. Si el macho muere, la hembra más grande puede incrementar el número de descendientes que produce cada año de 20 a 80 cambiando de sexo y adoptando el papel de macho dominante. El cambio es complejo en términos de tiempo y energía, pero supone grandes beneficios. Por tanto este cambio de sexo no supone una ventaja de eficacia para las hembras más pequeñas, ya que serían derrotadas en las luchas y tendrían cero descendientes en lugar de 10.

Al igual que la búsqueda de alimento de los abejarucos de frente blanca, el cambio de sexo de *Thalassoma bifasciatum* es flexible y depende de las condiciones. Si las condiciones no cambian, las hembras siguen siendo hembras. Si las condiciones cambian, los individuos que son pequeños se quedan igual pero se convierten en machos si son grandes. En muchos casos los animales tienen alelos que permiten un amplio abanico de posibilidades de comportamiento, lo que un individuo realmente hace se basa en las decisiones que cambian dependiendo de las condiciones.

¿Qué otro tipo de factores desencadenan un comportamiento flexible? En muchas especies el aprendizaje es crucial. El Capítulo 45 mostró que, a un nivel mecánico, el aprendizaje tiene lugar porque las neuronas de un individuo y las conexiones nerviosas se modifican en respuesta a la experiencia. Por ejemplo, recordemos que en la babosa de mar *Aplysia*, la producción de la serotonina neurotransmisora cambia como respuesta a la experiencia. Los cambios en la liberación de serotonina conllevan cambios en el comportamiento de las babosas de mar como respuesta a los ataques de los predadores.

FIGURA 51.6 Muchas especies de peces de arrecife pueden cambiar de sexo dependiendo de las condiciones. *Thalassoma bifasciatum:* un grupo de hembras rodeando a un macho. *Thalassoma bifasciatum* comienzan su vida como hembras pero pueden cambiar de sexo y convertirse en machos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Entre especies, los rasgos del comportamiento pueden variar desde muy estereotipados a muy flexibles, y de innatos a aprendidos.
- Los patrones de comportamiento fijo (FAP) son muy estereotipados, respuestas innatas liberadas por estímulos simples.
- La búsqueda de comida, la elección de pareja y el cambio de sexo son ejemplos de toma de decisiones flexibles. Los animales suelen tomar decisiones que maximizan su capacidad según las condiciones actuales del entorno.

Deberías ser capaz de...

1) Pensar en un ejemplo de FAP y de comportamiento condicionado en especies con las que estés familiarizado.
2) Proponer una hipótesis para explicar por qué cada tipo de comportamiento de los que has enumerado es adaptativo.

El aprendizaje se basa normalmente en los cambios en las neuronas y es un fenómeno esencial en el comportamiento animal. Vamos a aproximarnos un poco más al aprendizaje desde las perspectivas mecánica y evolutiva. ¿Cómo y por qué tiene lugar el proceso?

51.2 El aprendizaje

El aprendizaje tiene lugar cuando el comportamiento cambia como respuesta a experiencias vitales específicas. Es especialmente importante en especies que tienen cerebros grandes y un estilo de vida dominado por interacciones sociales complejas, incluidos seres humanos, delfines, chimpancés y cuervos. En especies como estas los FAP y otros tipos de comportamientos estereotipados e inflexibles son relativamente raros. En su lugar, cada individuo puede ejecutar una amplia variedad de comportamientos. Lo que un individuo hace depende de las condiciones o de lo que haya aprendido.

Se han llevado a cabo una gran cantidad de investigaciones sobre el aprendizaje. Esta sección abarca solo algunos ejemplos para facilitar lo que se conoce e ilustrar cómo abordan los biólogos su estudio.

Tipos simples de aprendizaje: condicionamiento clásico e impronta

Aprender puede ser simple. Por ejemplo, los perros salivan cuando ven o huelen la comida. Ivan Lavlov descubrió que si hacía sonar una campana cada vez que se le presentaba comida a un perro, este aprendía a asociar el sonido de la campana con la comida. Cuando se estimulaba con una campana en ausencia de comida, el perro que Lavlov estaba entrenando empezaba a salivar. Este tipo de aprendizaje se llama condicionamiento clásico. En el **condicionamiento clásico,** los individuos se entrenan a base de experiencia para dar la misma respuesta ante más de un estímulo, e incluso un estímulo que no tiene nada que ver con la respuesta normal.

Otro tipo de aprendizaje simple tiene lugar en los patos, gansos y determinadas especies de aves recién nacidas. Después de la eclosión de los huevos, los patos y gansos asocian como madre la primera cosa que ven moverse. Este tipo de aprendizaje se llama **impronta.** En la naturaleza, «quienes» crean las impresiones son las madres de los patos o gansos. Pero Konrad Lorenz descubrió que si él incubaba los huevos de forma artificial hasta que eclosionaran, él podría ser la primera persona a quien viese la prole. En respuesta, las crías de ganso de ánsar común asociarían en su mente las botas que llevase en ese momento (**Figura 51.7**). Por el contrario, el ánade real solo asociaría su imagen si avanzase lentamente hacia los cuatro y graznase constantemente.

¿Por qué tiene lugar la impronta? A nivel evolutivo, la principal hipótesis es que la prole debe aprender rápidamente a reconocer y responder a su madre para poder sobrevivir. Esta explicación es más relevante en especies que anidan en el suelo, como los patos y gansos. Las crías de patos y gansos son presa fácil de zorros, mapaches y otros predadores, así que las madres alejan a sus crías del nido hasta las cercanías de las aguas

FIGURA 51.7 La impronta tiene lugar en algunas especies de aves y dura de por vida. Los gansos identifican como su madre al primer objeto en movimiento que ven, en este caso las botas del investigador Konrad Lorenz.

más seguras de forma inmediata. En estas especies de aves la habilidad de reconocer un objeto que se mueve y seguirlo inmediatamente debería incrementar la eficacia de la prole.

Lorenz también pudo establecer que la impronta tiene lugar solo en la vida temprana del animal, durante un intervalo corto llamado **periodo crítico** o **sensible.** Además, su investigación mostró que la impronta dura de por vida y puede establecer no solo la identidad de la madre, sino también la identidad de su especie.

Las características clave de la impronta (que es rápida e irreversible y tiene lugar durante el periodo sensible) no son comunes a la mayoría de los tipos de aprendizaje. Investigaciones recientes han mostrado que la impronta y la adquisición del lenguaje humano tienen algunas características en común. Probablemente tengas alguna experiencia personal de lo rápido que aprenden los niños una lengua extranjera en comparación con los adultos. Esta observación sugiere que debe haber algo parecido al periodo crítico para el aprendizaje de la lengua. La observación de que los bebés aprenden la lengua de sus padres también es importante. Se piensa que los balbuceos que emiten los bebés son imitaciones de palabras y sonidos que sus padres pronuncian. Los niños que nacen sordos no pueden oír estos sonidos. Aprender a hablar una lengua oral puede ser casi imposible para estas personas, incluso con un entrenamiento intensivo posterior en la vida. Por el contrario, la gente que se vuelve sorda de adulta experimenta ligeros cambios relativos en su habla. Estos datos sugieren que la retroalimentación auditiva es importante durante el proceso de aprendizaje y que la adquisición de la lengua debería representarse, en cambio, hacia la izquierda de la gráfica de la Figura 51.2. Exploremos el tema del aprendizaje del lenguaje más detenidamente considerando las investigaciones de cómo aprenden los pájaros a cantar.

Tipos de aprendizaje más complejos: el canto de los pájaros

Las aves cantan para atraer al sexo opuesto y marcar los territorios en los que buscan comida y crían a su prole. En la

mayoría de los casos, el canto de un pájaro es exclusivo de su especie. ¿Aprenden los polluelos su canto o cantos específicos de sus padres, o es algo innato? Para responder esta pregunta, los biólogos realizan experimentos para controlar los estímulos de sonidos que los pájaros escuchan en el transcurso de su vida. Los protocolos de los experimentos implican tomar huevos de los nidos, incubarlos y criar a los individuos en el laboratorio, donde se controla el entorno sonoro.

El resultado de estos experimentos muestra que dependiendo de las especies el comportamiento de aprendizaje del canto disminuye en varios momentos en la continuidad del aprendizaje de la Figura 51.2. Por ejemplo, si las crías de pollo o papamoscas —pájaros que tienen una vocalización simple— se crían aislados de otros miembros de su especie y no escuchan nunca el canto específico de su especie, siguen produciendo el mismo sonido de adultos. El comportamiento de aprendizaje del canto es innato en estas especies y puede que esté muy estereotipado.

Al contrario, los gorriones de corona blanca que se crían aislados no tienen un canto normal a no ser que escuchen una grabación del canto específico de su especie durante los primeros meses de vida. En estas especies que poseen un canto complejo, el canto se aprende durante un periodo crítico. Incluso si los investigadores reproducen el canto de un gorrión u otro pariente de alguna especie cercana durante el periodo crítico de adquisición del lenguaje, los polluelos de gorrión de corona blanca no lo aprenden, en su lugar aprenden un canto anormal diferente del de su propia especie y del de la especie ajena introducida. En estas especies, la habilidad para aprender a cantar está restringida al canto de su propia especie (**Figura 51.8**).

Además el periodo crítico del aprendizaje del canto de los gorriones de corona blanca aumenta con la práctica que tiene lugar cuando el individuo es mayor. Los gorriones de corona blanca no empiezan a cantar hasta que tienen al menos un año de edad, en la primavera. Los individuos que empiezan a cantar producen un gorjeo llamado subcanto. Con la práctica, este subcanto se vuelve cada vez más organizado y progresivamente cercano al canto de un adulto. Finalmente desarrolla el canto de un adulto «cristalizado», es decir, que permanece invariable para el resto de la vida del individuo. Sin embargo, para que se dé esta mejora, el individuo tiene que escuchar su propio canto. Los individuos a los que se priva de hacerlo nunca llegan a cantar correctamente, aun si el mismo individuo se queda sordo después de haber desarrollado su canto adulto continúa haciéndolo perfectamente. Estos datos sugieren que los individuos tienen dos periodos críticos para el aprendizaje del canto durante su vida: uno en el nido, cuando tienen que escuchar el canto de su propia especie; y otro a la edad de un año cuando tienen que escucharse a sí mismos practicando.

Resumiendo, el canto de los gorriones de corona blanca está muy influenciado por el aprendizaje. Pero en estas especies, el aprendizaje está restringido a ciertos periodos de la vida y solo ocurre como respuesta a cierto tipo de estímulos.

Si los pollos están al final de la etapa de aprendizaje y los gorriones de corona blanca están en el medio, entonces las especies como las mainas, los sinsontes, las aves lira y otro tipo de loros ocupan el otro extremo. Los individuos de estas especies continúan aprendiendo nuevos cantos a lo largo de su vida imitando los sonidos de su entorno. Poseen pocas limitaciones relativas a la edad o específicas de la especie a la hora de aprender a cantar. Los sonidos que aprenden no son llamadas específicas de la especie de los loros, y la habilidad de usarlos no depende de escucharlos durante un periodo específico de su vida.

Uno de los grandes desafíos que queda para los investigadores sobre el aprendizaje del canto es explicar por qué hay tantas variaciones en la habilidad de este aprendizaje y el volumen de los repertorios. ¿Por qué es adaptativo para los pollos hacer unas cuantas llamadas innatas mientras las mainas conocen docenas de canciones que han aprendido? La investigación continúa.

¿Pueden pensar los animales?

Las investigaciones sobre el condicionamiento clásico, la impronta (asociación), y el aprendizaje del canto conllevan algunas reflexiones importantes: existen varios tipos de aprendi-

FIGURA 51.8 Los gorriones tienen un periodo crítico temprano para aprender a cantar. Para cantar de forma normal, los gorriones de corona blanca tienen que escuchar el canto de su propia especie mientras que son polluelos. También tienen que escucharse a sí mismos practicando su propio canto cuando empiezan a cantar a la edad de un año.

zaje, y la capacidad para aprender varía bastante entre especies. Está claro que los tipos de aprendizaje sencillos están bien extendidos entre los animales y que al menos algunas especies pueden aprender bastante por medio de la imitación y la práctica. ¿Pero pueden pensar los organismos que no sean humanos?

La **cognición** se define como la apreciación y manipulación de los hechos sobre el mundo, en combinación con la capacidad de formar conceptos y llegar a comprender. A diferencia de los resultados del condicionamiento clásico, la impronta y el aprendizaje del canto, los resultados de la cognición no pueden observarse directamente. En su lugar, para deducir si los animales están pensando, los investigadores deben diseñar situaciones experimentales que requieran que los animales manipulen hechos o información y que demuestren una capacidad para establecer compresiones o asociaciones nuevas. Como ejemplo del estudio sobre la cognición animal, consideremos recientes experimentos sobre la herramienta que utilizan los cuervos de Nueva Caledonia.

(a) Los palos rectos se usan para pescar o atisbar comida en las grietas.

(b) Los garfios se hacen rompiendo hojas.

(c) Se utilizan varios cortes y rasgaduras para fabricar los anzuelos.

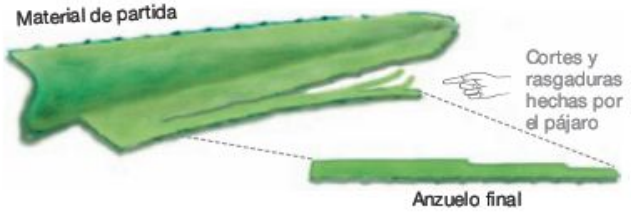


FIGURA 51.9 Los cuervos de Nueva Caledonia utilizan varios tipos de herramientas.

Estos pájaros fabrican y utilizan herramientas para encontrar comida en la naturaleza. Sostienen estas herramientas con el pico y las usan para extraer larvas de insectos y otros tipos de comida de los tallos de las plantas o grietas (**Figura 51.9a**). Los biólogos han documentado que los cuervos manufacturan los siguientes tipos de herramientas:

- Rompen y limpian palos rectos o curvos antes de usarlos. Se sabe que muchas otras especies —incluyendo uno de los pinzones de las Galápagos presentados en el Capítulo 41—, modifican palos o tallos de plantas para «pescar» insectos. Los chimpancés también fabrican este tipo de herramientas. Experimentos recientes de laboratorio han demostrado que los cuervos de Nueva Caledonia a los que se les presenta una selección de palos rectos con una pieza de comida dentro de un tubo de plástico transparente, seleccionan un palo cuyo ancho o largo sea apropiado para la anchura del tubo y la distancia de la comida desde el borde del tubo. Después los cuervos introducen el palo en el tubo para pescar la comida.
- Los garfios se hacen rompiendo hojas complejas en pedazos (**Figura 51.9b**).
- Los anzuelos se construyen por una serie de cortes y rasgaduras hechas con el pico en el borde de las hojas de pandanus (**Figura 51.9c**).

Estas observaciones apoyan la hipótesis de que los cuervos pueden pensar. Parece que los cuervos pueden entender realidades sobre el tamaño y forma de materiales y la localización de la comida. Los cuervos reconocen que si eligen o manipulan materiales de una forma determinada, pueden utilizar la estructura resultante como herramienta para adquirir comida. La idea es que la selección natural ha favorecido la evolución de la cognición de las especies porque los cuervos con la habilidad de manufacturar y manipular herramientas tienen una mayor eficacia biológica que los cuervos que carecen de este don.

Como muestra la **Figura 51.10** la hipótesis de que los cuervos pudiesen pensar estaba apoyada por los recientes experimentos con los cuervos de Nueva Caledonia en cautividad. El diseño del experimento consistía en un cubito que contenía comida en el fondo de un tubo transparente que estaba abierto por la parte superior, con el asa del cubo orientado hacia arriba. En un experimento inicial, se les dio a un cuervo macho y a otro hembra la posibilidad de elegir entre un alambre recto o doblado para retirar la comida del interior del tubo. El objetivo del experimento era probar la hipótesis de que los cuervos pueden distinguir las dos formas y asociar la forma curva con la habilidad de levantar el cubito y obtener la comida. Durante el quinto intento con el equipo y la elección de los dos alambres, el macho consiguió retirar el cubito con el alambre en forma de gancho de la zona. Aparentemente como respuesta, la hembra cogió el alambre recto con el pico, lo dobló y consiguió utilizarlo con éxito para levantar el cubito y obtener la comida.

Para confirmar la validez de esta observación, los investigadores le dieron a la pareja un alambre recto y les dejaron usarlo hasta que ambos consiguieron retirar la comida o sol-

Experimento

Pregunta: ¿Pueden pensar los cuervos?

Hipótesis: Los cuervos son capaces de usar herramientas para resolver problemas.
Hipótesis nula: Los cuervos no son capaces de usar herramientas para resolver problemas.

Diseño del experimento:

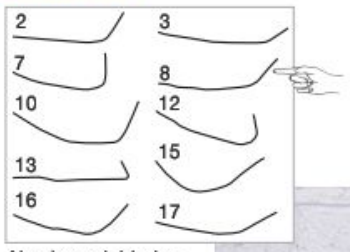
Observar a una hembra y a un macho con el equipo del experimento

NOTA: Anteriormente se había dotado a estos individuos de la posibilidad de elegir entre un alambre recto o doblado como herramienta para retirar el cubito de comida.

Predicción: Los cuervos averiguarán la forma de usar el alambre como herramienta para retirar el cubito del tubo.

Predicción de la hipótesis nula: Los cuervos no averiguarán la forma de retirar el cubito del tubo.

Resultados:



Alambres doblados por la hembra

En uno de los 17 intentos el macho usó un alambre recto para retirar el cubito

En nueve de los 17 intentos la hembra dobló el alambre y retiró el cubito. En el intento número ocho la hembra dobló el alambre pero se le cayó dentro del tubo

Conclusión: Las hembras de cuervo son capaces de usar herramientas para resolver problemas. También pueden fabricar herramientas a partir de materiales desconocidos.

FIGURA 51.10 Prueba experimental de que los cuervos de nueva Caledonia comprenden cómo fabricar herramientas. Antes de estos experimentos, los cuervos involucrados nunca habían visto el equipo experimental o el tipo de alambres que se puso a su disposición. El doblado de materiales para formar anzuelos no se observa en la naturaleza.

tar el alambre en el tubo siendo incapaces de conseguir la comida. Durante 17 intentos, uno de los dos soltó el alambre en el tubo 7 veces y fue incapaz de recuperarlo. El macho fue una vez capaz de levantar el cubito y obtener la comida usando solo el alambre recto y sin modificar. Pero fueron 9 las veces en las que la hembra dobló el alambre y lo utilizó para obtener la comida con éxito.

Estas observaciones no son nada sorprendentes. Implican que la hembra fue capaz de asociar la forma del alambre con la habilidad de levantar el cubito con éxito, y que también fue capaz de llegar a comprender que ejerciendo una fuerza sobre el alambre podía moldearlo con la forma necesaria. En términos más coloquiales, parecía que entendiese el tipo de herramienta que necesitaba y cómo fabricarla. Sin embargo, no tenía ningún modelo para fijarse cuando hacía sus anzuelos y tampoco tenía experiencia anterior doblando alambres. En su lugar parecía que estaba pensando.

¿Cuál es la importancia adaptativa del aprendizaje?

Los biólogos ven el aprendizaje como una adaptación que permite a los individuos cambiar su comportamiento como respuesta a un entorno impredecible y cambiante. Bajo esta hipótesis la habilidad de aprender varía entre especies, ya que algunas viven en medios que son mucho más impredecibles que otros.

Además el tipo de aprendizaje que tiene lugar en una especie determinada está relacionado con el tipo de medio impredecible en el que se encuentra. Por ejemplo, la rata común es extremadamente hábil recorriendo laberintos (**Figura 51.11**). Este animal vive en alcantarillas, muros u otros enclaves donde la habilidad para aprender trayectos es esencial para la supervivencia. La rata común también es especialmente buena aprendiendo a evitar comidas envenenadas. En la naturaleza se alimentan de una gran variedad de frutas, semillas e insectos. La disponibilidad de estos alimentos cambia con la estación y algunos de ellos son potencialmente tóxicos. De esta forma es lógico observar que las ratas probarán solamente pequeñas cantidades de alimentos nuevos y aprenden rápido cuáles son dañinos.

Por el contrario la charra de pelo rayado no es especialmente hábil recorriendo laberintos o aprendiendo a evitar alimentos, pero es excelente recordando dónde han escondido (guardado) semillas. En estas especies, el aprendizaje espacial y una

FIGURA 51.11 Diferentes especies son hábiles en diferentes tipos de aprendizaje. Muchas veces hay una fuerte relación entre el tipo de aprendizaje que se da en una especie determinada y los problemas que las especies deben resolver para sobrevivir y reproducirse.

PREGUNTA Los perros domésticos han sido entrenados por los humanos durante cientos de años y desarrollan habilidades a través del condicionamiento clásico. ¿Cuál es la relación entre estas observaciones?

buena memoria son fundamentales para la supervivencia. Además, las charras de pelo rayado aprenden cómo prevenir los robos. Esta especie vive en grupos sociales y no es de extrañar que algunos miembros del grupo roben comida que han escondido otros individuos. Los experimentos han demostrado que si un individuo que ha almacenado comida en el pasado, esconde la comida mientras es observado por otros congéneres, volverá solo más tarde para cambiar de lugar la comida.

Resumiendo, la habilidad para aprender y el tipo de aprendizaje que tiene lugar varía dentro y entre las especies. El aprendizaje es una adaptación que ayuda a los organismos a afrontar desafíos procedentes de su entorno.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las mismas especies de un animal pueden aprender de distintas formas, desde las más simples, como la impronta o el condicionamiento clásico, hasta la cognición.
- Es normal observar que un individuo es capaz de aprender solamente cierto tipo de cosas, como el canto específico de su especie, y a una edad determinada.

Deberías ser capaz de...

1) Definir el aprendizaje y dar ejemplos de al menos dos tipos distintos.
2) Analizar el valor adaptativo de la cognición.
3) Ofrecer una hipótesis para explicar por qué parece que la cognición es rara entre los animales.

51.3 Cómo actúan los animales: control hormonal y neuronal

La mayoría de los comportamientos se modifican, al menos de forma sutil, por algún tipo de aprendizaje, y la mayoría de los animales tienen respuestas de comportamiento que varían de muy estereotipadas a muy flexibles. En muchos casos se ha documentado el valor adaptativo del aprendizaje de varios tipos de comportamiento. Pero todavía hay que explorar una cuestión sobre las causas mecánicas en detalle. Para comprender cómo abordan los biólogos las cuestiones relativas al nivel mecánico, consideremos lo siguiente: cuando el comportamiento es flexible y dependiente de las condiciones, significa que un individuo tiene el potencial de comportarse de una variedad de formas. ¿Cómo ponen en práctica y controlan los cambios del comportamiento? Para responder, exploremos cómo se reproducen las lagartijas y cómo escapan las polillas de los murciélagos.

La actividad sexual de los anolis verdes

Anolis carolinensis viven en los bosques del sureste de EE.UU. Después de pasar el invierno bajo un leño o una roca, los machos salen en enero y establecen los territorios de cría (**Figura 51.12a**). Las hembras se ponen en activo un mes más tarde, y la estación de cría comienza en abril. Para mayo, las hembras están poniendo un huevo cada 10-14 días. Cuando ha terminado la estación de cría, tres meses después, los huevos producidos por una hembra habrán doblado su masa corporal. La **Figura 51.12b** representa esta serie de eventos junto a los correspondientes cambios observados en los sistemas reproductores de machos y hembras.

¿Qué provoca estos cambios drásticos por estación en el comportamiento? La respuesta está en las hormonas sexuales, la testosterona en los machos y el estradiol en las hembras. La testosterona se produce en los testículos de los machos, y el estradiol en los ovarios de las hembras. Las manifestaciones de los efectos de estas hormonas son directas. Las inyecciones de testosterona inducen un comportamiento sexual en machos castrados, mientras que las inyecciones de estradiol inducen actividad sexual en hembras cuyos ovarios han sido extirpados.

Sin embargo, este resultado deja algunas cuestiones clave sin resolver. Los anolis verdes tienen más éxito si se reproducen a principios de primavera. Durante la estación de la primavera sus reservas de comida aumentan y las serpientes y

(a) Demostración de cortejo de un macho de anolis verde.

(b) Cambios en los órganos sexuales a lo largo del año.

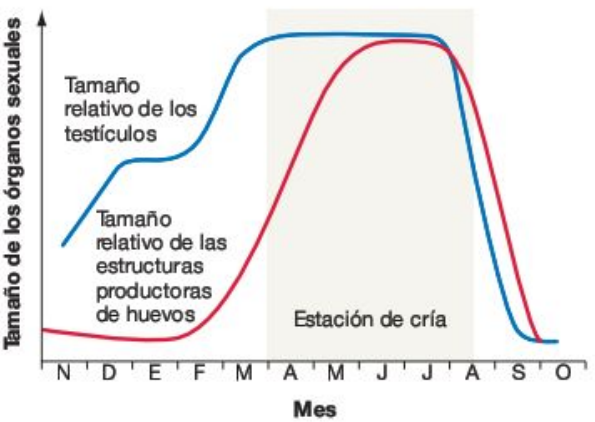


FIGURA 51.12 Comportamiento sexual de anolis verde.

otros predadores todavía no están cazando para alimentar a sus propias crías. Si los niveles de testosterona y estradiol inducen actividad sexual en los anolis verdes en el momento erróneo del año, sería un desastre para los individuos involucrados. Además, es crítico para todos los individuos de la población empezar su actividad sexual al mismo tiempo para que las hembras puedan encontrar machos que estén listos para reproducirse y viceversa. ¿Qué elementos del medio provocan la producción de hormonas sexuales a principios de primavera? ¿Cómo sincronizan los machos y las hembras de anolis verde su comportamiento sexual para que estén listos para producir gametos al mismo tiempo?

Para responder a estas preguntas un biólogo crió un gran grupo de lagartijas adultas sexualmente inactivas en el laboratorio durante el invierno y las dividió en cinco grupos de tratamiento. El entorno físico era exactamente el mismo en todos los tratamientos. Cada individuo ingirió la misma comida, y en todos los tratamientos las temperaturas máximas del día estaban seguidas de entornos nocturnos algo más bajos. El biólogo también continuó controlando las condiciones de las lagartijas que permanecían en los hábitats naturales de las cercanías.

Para probar la hipótesis de que los cambios en la duración de los días señalan la llegada de la primavera y provocan cambios iniciales en las hormonas sexuales, el biólogo expuso los cinco grupos de tratamiento del laboratorio a luz artificial que simulaba los días largos y noches cortas de la primavera. Para probar la hipótesis de que las interacciones sociales entre los individuos son las responsables del comportamiento de la sincronización sexual, el establecimiento social varió entre los grupos de tratamiento: (1) hembras solteras aisladas, (2) grupos de hembras, (3) pares de lagartijas (una hembra por cada macho), (4) hembras solteras, cada una con un grupo de machos castrados (no reproductivos), (5) hembras solteras, cada una con un grupo de machos no castrados (reproductivos).

Cada semana el investigador examinaba los ovarios de las hembras de cada grupo. También controlaba los ovarios de las hembras de los hábitats naturales cercanos, ya que aquellas hembras no estaban expuestas a las condiciones primaverales. Como muestra la **Figura 51.13,** las diferencias entre los sistemas reproductores eran pronunciadas. Las hembras que estaban expuestas a las condiciones primaverales comenzaron a producir huevos, las hembras del territorio que no estaban expuestas a tales condiciones no lo hicieron. Pero además, las hembras que estaban expuestas a machos activos comenzaron a producir huevos mucho antes que las que estaban en otros grupos de tratamiento. Estos resultados refuerzan la hipótesis de que son necesarios dos tipos de estímulos para provocar los cambios hormonales que desencadenan el comportamiento sexual. Las hembras necesitan experimentar la luz y temperatura primaveral *y* la exposición a machos activos.

¿Qué aspectos del comportamiento varonil provocan la diferencia en la producción femenina de huevos? Cuando los machos cortejan a las hembras, se inclinan arriba y abajo y extienden el parche de piel de color chillón llamado papada. Para probar que la estimulación visual desencadena los cambios en la producción de estradiol, el investigador repitió el experimento anterior pero añadió un factor nuevo: colocó algunas hembras con machos cuya papada estaba intacta, y otras hembras con machos cuya papada había sido extirpada quirúrgicamente. ¿El resultado? Las hembras agrupadas con machos sin papada mostraron una producción lenta de huevos, en realidad tan lenta como la de las hembras agrupadas en el primer experimento con machos castrados. Estas segundas hembras no fueron cortejadas en absoluto. El resultado sugiere que la papada es una señal visual clave. El experimento consiguió identificar con éxito los elementos del medio que

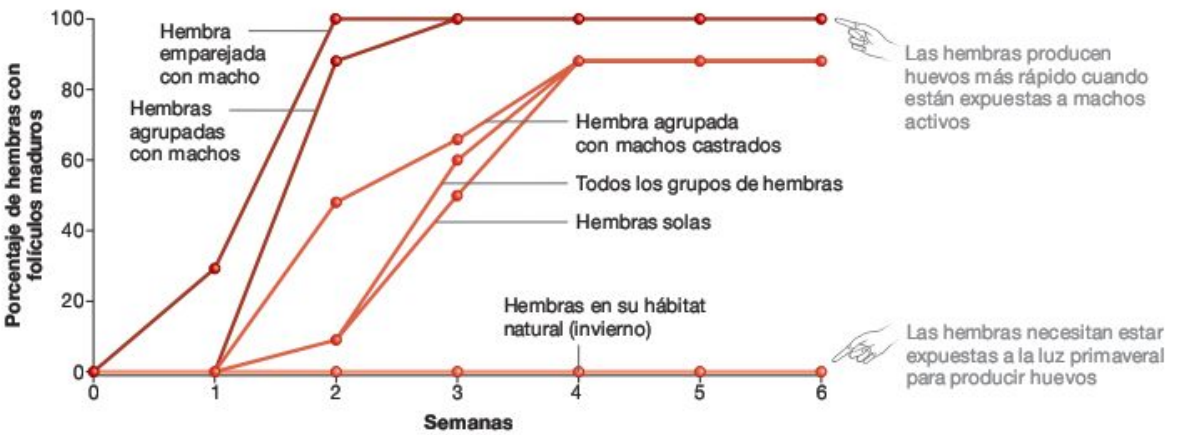


FIGURA 51.13 La exposición a condiciones primaverales y machos activos estimula a las hembras de lagartija a producir huevos. Porcentaje de hembras de lagartija con folículos maduros representado a lo largo del tiempo. Se expusieron cinco grupos de tratamiento a luz y temperatura primaveral; los datos de las hembras en su hábitat natural (invierno) también se recogieron. Cada punto de los datos representa el valor medio de un grupo de entre seis y diez hembras.

PREGUNTA Algunos críticos sostuvieron que las hembras que permanecieron en el exterior no representaban un control legítimo del experimento. ¿Qué condiciones supondrían un mejor control?

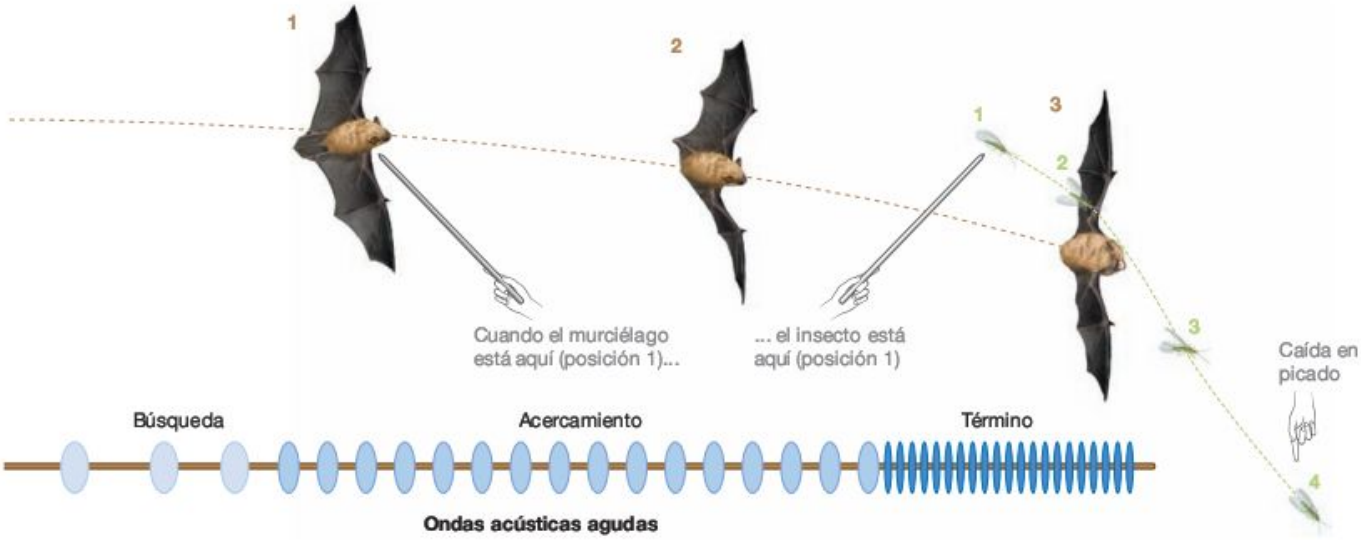


FIGURA 51.14 Los murciélagos cazan por medio de la ecolocación. Este dibujo muestra cómo las ondas acústicas cambian según la ubicación del murciélago más o menos próxima a la del insecto. Para leer este diagrama, pon un dedo en el murciélago en su posición 1 y otro en la posición 1 del insecto. Luego cambia tus dedos a las posiciones 2, posiciones 3, y observa cómo cambia la llamada del murciélago según el cambio de posición.

PREGUNTA ¿Cazó el murciélago al insecto?

provocaban la producción de hormonas y la aparición del comportamiento sexual.

Comportamiento de huida de las polillas nocturnas

Muchos murciélagos cazan insectos voladores nocturnos y para encontrarlos en la oscuridad, emiten una onda acústica aguda y escuchan el eco. Este proceso, llamado **ecolocación,** es bastante ingenioso. Si lanzas una piedrecita al aire, un murciélago que esté buscando comida la perseguirá, pero luego retrocederá en el último momento. Los murciélagos son capaces de apreciar la diferencia entre el eco de una piedra y el de un insecto.

Tal y como muestra la **Figura 51.14,** los murciélagos emiten una serie de ondas acústicas relativamente lentas cuando están buscando presas, y cuando se acercan a un insecto esta secuencia se vuelve más rápida a medida que se acerca. De esta forma consiguen progresivamente información detallada sobre la ubicación de la presa. Los sonidos que implica la ecolocación son caros en términos de energía, así que es razonable el cambio a una producción de sonidos rápida y de alto coste solo cuando sea posible obtener una recompensa.

Los seres humanos no pueden escuchar los sonidos que emiten los murciélagos, pero las polillas y otros insectos presa de los murciélagos sí. Cuando una polilla nocturna escucha a un murciélago en la distancia, se gira y echa a volar. Pero si este está muy cerca, la polilla se deja caer en picado como una piedra. La importancia adaptativa del comportamiento de caída es obvia. Pero a un nivel mecánico, ¿cómo detectan y evitan las polillas a los murciélagos?

Kenneth Roeder realizó estudios pioneros en este campo. Demostró que en cualquier parte de su cuerpo, las polillas tienen orejas constituidas por una membrana tímpatica adjunta a dos neuronas sensoriales. Cuando la membrana vibra en respuesta al sonido de un murciélago, las neuronas sensoriales generan acciones en potencia (véase Capítulo 46). Una de las neuronas es sensible a las ondas agudas de intensidad baja o moderada, mientras que la otra manda acciones potenciales solo en respuesta a ondas agudas de intensidad alta. Roeder sostuvo la hipótesis de que cuando las neuronas sensoriales mandan una secuencia muy rápida de acciones potenciales al cerebro de la polilla en respuesta a unos sonidos en aumento de intensidad de un murciélago acercándose, el cerebro de la polilla responde cerrando las neuronas que controlan los músculos de vuelo. El resultado es un vuelo caótico o una caída en picado, un comportamiento desesperado que puede salvar la vida de la polilla. En este caso, los investigadores han identificado y caracterizado las neuronas responsables de un ejemplo de comportamiento particularmente dramático. Aunque queda un gran número de animales sobre los que conocer sus bases hormonales y neuronales del comportamiento, los biólogos están haciendo buenos progresos. A medida que avanzan las técnicas para medir las concentraciones hormonales así como para encontrar y registrar acciones potenciales de las neuronas de los individuos, las bases mecánicas de los comportamientos complejos deberían llegar a comprenderse mejor paulatinamente.

51.4 Comunicación

El canto de un pájaro, la papada del macho de *Anolis carolinensis* y las frases de un texto tienen el mismo objetivo: comunicar. En Biología, la **comunicación** se define como cualquier proceso en el que una señal procedente de un individuo modifica el comportamiento de otro individuo receptor. Una

señal es cualquier comportamiento que contenga información. La comunicación es un elemento crucial del comportamiento animal, ya que crea un estímulo que solicita una respuesta.

Por definición, la comunicación es un proceso social. Para que tenga lugar, no es suficiente con que se mande una señal, sino que esta tiene que ser recibida y considerada. El zarandeo de la papada del anolis no se considera comunicación a no ser que otro individuo la vea y responda al mensaje. Además, algunos biólogos mantienen que para que un evento compute como comunicación la señal enviada debe estar destinada a serlo. De acuerdo a estos investigadores, predecir el comportamiento de una persona observando su lenguaje corporal no se considera comunicación. De forma similar, si los estudiantes se quedan dormidos sin querer en clase y el profesor cambia su comportamiento para despertarlos, el intercambio no se considera comunicación.

Formas de comunicación

La información que los organismos comunican puede estar codificada y comunicada de muchas formas. La comunicación puede ser acústica, como el cantar de grillos y pájaros; visual, como los colores de pájaros y peces; olfativa, como la marca territorial de perros y lobos; o táctil, como la comunicación de algunas arañas.

Una de las observaciones más generales sobre la comunicación es que el tipo de señal usada por un organismo corresponde con su hábitat. Por ejemplo, la luz se disipa muy rápido en los hábitats acuáticos, pero no así el sonido. Basándose en esta observación, es lógico que las ballenas jorobadas dependan de cantos para comunicarse a larga distancia. En algunos casos, sus cantos pueden viajar cientos de kilómetros. Los grupos de ballenas usan la comunicación acústica para permanecer juntos a medida que migran de las zonas donde se alimentan en verano, a las zonas de cría de invierno; y los machos cantan para atraer compañeras y advertir a los rivales. Las correlaciones entre el hábitat y la forma de comunicación también se observan en la comunicación visual, olfativa y táctil. Los animales que están activos durante el día y que viven en un hábitat abierto, o sin árboles, tienden a recurrir a la comunicación visual durante el cortejo y las defensas de territorio. Los murciélagos, lobos y otros animales nocturnos se comunican por sonidos o rastros; las hormigas y termitas que viven bajo el suelo usan la comunicación olfativa y táctil.

También es común observar varias formas de comunicación a la vez. Por ejemplo, el mirlo de alas rojas establece un territorio de cría en primavera, combinando una muestra de señales visuales y auditivas. La manifestación de los pájaros se basa en mostrar las plumas rojas cercanas a sus hombros y emitir una llamada intensa. Para probar la hipótesis de que ambos elementos son importantes, los investigadores han manipulado los dos. En un experimento, los biólogos usaron un altavoz para poner grabaciones del canto de uno de estos mirlos en territorios ya existentes (**Figura 51.15a**). Como respuesta, el macho propietario del territorio voló cerca del altavoz y parecía querer cazarlo. En un segundo experimento, los investigadores crearon un modelo rudimentario de macho de mirlo cosiendo parches rojos a un calcetín negro relleno de trapos. Cuando se colocó el modelo en el territorio establecido, el propietario se acercó y lo inspeccionó (**Figura 51.15b**). Pero si el modelo se presentaba con la grabación del canto de un mirlo, los machos autóctonos se dirigían a atacarlo (**Figura 51.15c**). Estos experimentos apoyan la hipótesis de que tanto la señal auditiva como la información visual son importantes para la delimitación de territorio de estos mirlos. Los datos indican

FIGURA 51.15 El experimento prueba que los estímulos visuales y auditivos son importantes en el comportamiento territorial. Los mirlos de ala roja propietarios de un territorio reaccionan de forma diferente a **(a)** un estímulo auditivo, **(b)** un estímulo visual, y **(c)** los dos al mismo tiempo. Los propietarios del territorio inspeccionan cada estímulo presentado en (a) y (b) pero atacan en la combinación de ambos (c).

EJERCICIO Los investigadores han recortado las plumas rojas a machos de mirlos de ala roja, y los han liberado en territorios. Predice la respuesta de los propietarios de los territorios ante estos individuos.

que mientras que cada tipo de estímulo por sí solo induce una respuesta, la combinación de los dos estímulos provoca un cambio de comportamiento mucho más potente.

Cada forma de comunicación tiene ventajas y desventajas. Aunque la comunicación acústica puede ser extremadamente efectiva en algunos hábitats, los cantos y llamadas tienen una vida corta. Las plumas del mirlo de alas rojas permanecen en su sitio durante al menos seis meses, pero cada llamada dura menos de tres segundos. Así, las llamadas y canciones tienen que repetirse para ser efectivas. La repetición frecuente de las mismas requiere una gran inversión en tiempo y energía. Además, se ha demostrado que la comunicación acústica atrae predadores. No es de sorprender que cuando un águila o halcón se acerque a una marisma habitada por mirlos de ala roja, todo se quede en calma. Los sistemas de comunicación se han ido perfeccionando por la selección natural para maximizar sus beneficios y minimizar los costes.

Sin embargo, las investigaciones sobre la comunicación animal han ido más lejos en la descripción de los tipos de comunicación y la documentación de las correlaciones entre las formas de comunicación y las características del hábitat. Para apreciar la variedad de cuestiones que se plantean los biólogos sobre la comunicación y cómo abordan su resolución, consideremos dos programas de investigación sobre las señales animales, una clásica y otra más reciente. El estudio clásico reveló un modo de comunicación destacable de la abeja, y el trabajo más reciente se centró en cómo y por qué mienten los individuos.

Caso histórico: la danza de la abeja

Las abejas son animales muy sociales que viven en colmenas. Dentro de la colmena el grupo de las trabajadoras cuidan los huevos que pone la reina, construyen y mantienen la colmena, y consiguen comida para ellas mismas y otros miembros de la colonia, compartiendo así néctar y polen de las flores.

Los biólogos se dieron cuenta de que parecía que las abejas reclutaban fuentes de comida, es decir, que si una abeja descubría una nueva fuente, otros individuos empezaban a ir a lo largo del tiempo. Esta observación inspiró la hipótesis de que las abejas que tenían éxito descubriendo nuevas fuentes, comunicaban la información cuando interaccionaban con otras abejas dentro de la colmena. Ya que las colmenas están completamente oscuras, Von Frisch intuyó que la comunicación era táctil.

En la década de 1930 Von Frisch comenzó a estudiar la comunicación de estos animales observando abejas que construían colmenas dentro de cámaras de cristal que él mismo había construido. Descubrió que si colocaba un contenedor con agua y azúcar cerca de una de esas colmenas de observación, algunas trabajadoras comenzaban a moverse según un patrón circular dentro de los muros de la colmena. Von Frisch nombró a este movimiento la «danza circular» (**Figura 51.16a**). Parecía que otras abejas trabajadoras seguían el progreso de la danza tocando a los individuos que la realizaban, como respuesta volaban fuera de la colmena en búsqueda de la fuente de alimento.

Para investigar la función de estos movimientos con más detalle, Von Frisch colocó varios contenedores a una distancia cada vez mayor. Usando esta técnica fue capaz de conseguir que las abejas visitaran contendores a una distancia de varios kilómetros. Capturando abejas en los contenedores y aplicándoles una pintura, pudo marcar con éxito a las descubridoras de la comida. Las siguientes observaciones en la colmena confirmaron que los individuos marcados bailaban cuando regresaban a la colmena. La posterior observación de estos individuos confirmó que volvían a los contenedores de comida con un número cada vez mayor de compañeros sin marcar. Para explicar estos datos, Von Frisch propuso que la danza circular contenía información sobre la ubicación de la comida y que las trabajadoras conseguían información del baile tocando a los bailarines y siguiendo los movimientos del baile.

FIGURA 51.16 Las abejas ejecutan dos tipos de danzas. **(a)** Durante la danza circular, las abejas que han encontrado comida se mueven en círculo. **(b)** Durante la danza del meneo, los individuos que han encontrado comida se mueven en círculo pero después hacen recorridos rectos a través del círculo. Durante estos recorridos rectos, los bailarines menean su abdomen.

Sin embargo, cuando Von Frisch colocó contenedores a mayores distancias descubrió que los individuos que habían descubierto los contenedores no repetían la danza circular. En su lugar, ejecutaban un nuevo tipo de movimiento. Llamó a estos movimientos «danza del meneo», ya que combinaba movimientos circulares con recorridos rectos (**Figura 51.16b**). Durante estos recorridos, la bailarina movía vigorosamente su abdomen de lado a lado.

Estas observaciones apoyaron la hipótesis de que tanto la danza circular como la danza del meneo comunicaban información sobre las fuentes de alimentos. Pero una observación clave permitió a Von Frisch llevar los resultados más allá. Notó que la orientación de la parte de la danza del meneo variaba y que la variación se correspondía con la dirección de la fuente de alimentos desde la colmena. Además observó que la longitud de los recorridos de meneo era proporcional a la distancia que había que recorrer para llegar a la fuente de alimento. Variando la ubicación de la fuente de comida y observando la orientación de la danza del meneo que indicaban las abejas, Von Frisch pudo confirmar que las abejas que bailaban estaban comunicando la ubicación de la comida en relación con la posición inmediata del sol. Por ejemplo, si colocaba comida alineada directamente con la posición del sol, las abejas marcadas hacían el meneo directamente hacia abajo (**Figura 51.17a**). Pero si la comida se encontraba en un ángulo de 90° con el sol, las abejas hacían el meneo hacia esa dirección (**Figura 51.17b**).

Basándose en estos experimentos Von Frisch concluyó que la diferencia entre la danza circular y la danza del meneo era una cuestión de distancia. La danza circular se usa para indicar la presencia de comida a 80-100 m a la redonda. La danza del meneo se usa para indicar la dirección y distancia de la comida a más de 100 m a la redonda.

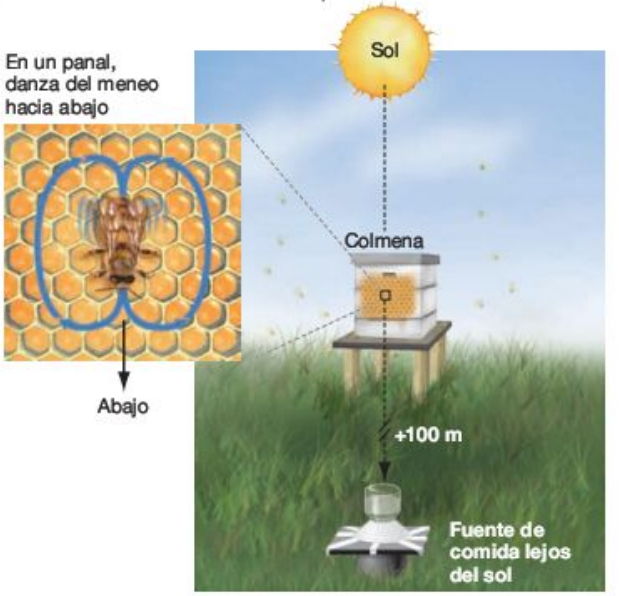
Estos resultados no son nada sorprendentes. Las abejas no tienen un gran cerebro, pero son capaces de utilizar un lenguaje simbólico. Lo que es más, son capaces de interpretar el ángulo de la danza del meneo llevada a cabo en una superficie vertical y responder volando horizontalmente según el ángulo correspondiente. Estudios más exhaustivos han confirmado que el lenguaje de la danza de las abejas incluye varias formas de comunicación. Además de la información táctil de los propios movimientos, las abejas emiten sonidos durante la danza, así como olores que indican la naturaleza de la fuente de alimentos.

¿Cuándo es falsa o cierta la comunicación?

Por lo que se sabe, las abejas son siempre sinceras. Dicho de otra forma, las danzas de las abejas siempre «dicen la verdad» sobre la ubicación de las fuentes de alimento. Esta observación es lógica, ya que las abejas que ocupan una colmena están emparentadas estrechamente y cooperan de cerca para criar a la prole. El resultado es que para un individuo resulta provechoso dar información precisa. Si una abeja diera una información imprecisa o falsa a sus compañeras, se criaría menos prole y de esa forma la eficacia de los buscadores de comida se reduciría.

Sin embargo, en muchos casos la selección natural ha favorecido la evolución de la comunicación falsa, o como se dice normalmente, las mentiras. Recientes investigaciones so-

(a) Los recorridos rectos pared abajo de la colmena indican que la comida está en dirección opuesta al sol.



(b) Los recorridos rectos hacia la derecha indican que la posición de la comida forma un ángulo de 90° con el sol.

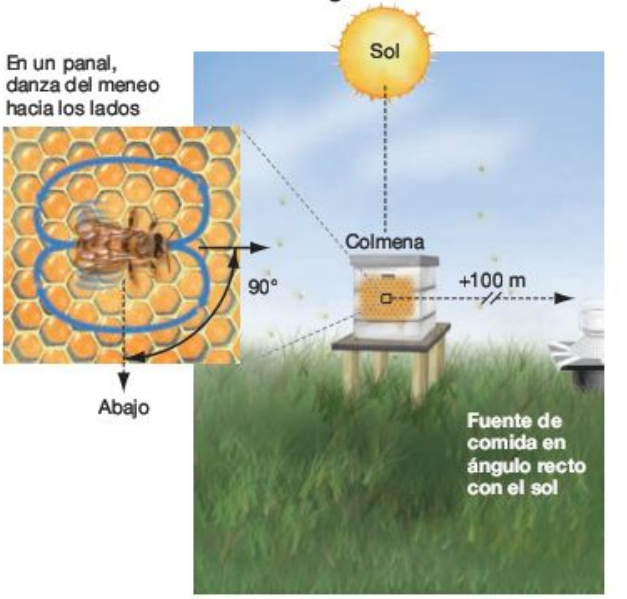


FIGURA 51.17 La dirección de la danza del meneo indica la localización relativa de la comida respecto al sol. La danza del meneo solo se ejecuta cuando la comida se encuentra como mínimo a 100 m de la colmena.

EJERCICIO La longitud del «paseíllo» de la danza del meneo indica la distancia relativa de la comida. Dibuja una danza del meneo que indique que la comida se halla en la dirección del sol y dos veces más lejana que las danzas representadas aquí.

(a) El rape usa un «cebo» para atraer a sus presas.

(b) Las hembras de la luciérnaga *Photirus* emiten la señal de cortejo de otras especies y después se comen a los machos que responden.

(c) Esta mariposa se asemeja a especies de mal sabor pero realmente saben bien.

FIGURA 51.18 La comunicación engañosa es común en la naturaleza.

bre la comunicación falsa han subrayado lo complejas que pueden ser las interacciones entre emisores y receptores. Unos cuantos ejemplos ayudarán a entender esto mejor.

Individuos engañosos de otras especies La **Figura 51.18** ilustra algunos de los cientos de ejemplos de comunicación falsa que se han registrado entre miembros de especies distintas. Muchos de los ejemplos mejor estudiados están presentes en la depredación:

- El rape de la Figura 51.18a tiene un apéndice que nace cerca de su boca y parece un pececillo. Si otro pez se acera a este «cebo» e intenta comérselo, el rape ataca.
- Los machos y hembras de luciérnagas emiten una señal específica de su sexo durante el cortejo. La luciérnaga predadora *Photuris* puede imitar el patrón de la emisión de las hembras de muchas otras especies. Una hembra de *Photuris* atrae machos de diferentes especies con la sucesión apropiada de emisiones para luego atacarlos y comérselos (Figura 51.18b).
- La mariposa mostrada en la Figura 51.18c es muy sabrosa para los pájaros y otros predadores. Sin embargo, no suele sufrir ataques ya que se parece mucho a unas especies de mariposas que contienen toxinas y que son desagradables al gusto. Este fenómeno, conocido como mimetismo, se analiza con más detalle en el Capítulo 53.

En cada uno de estos ejemplos los individuos potencian su capacidad ofreciendo información imprecisa o engañosa a los miembros de especies ajenas. La comunicación engañosa también se da en plantas que se reproducen por la polinización. Por ejemplo, varias especies de orquídeas tienen flores que se asemejan y huelen como las hembras de avispas y que logran la polinización confundiendo a los machos de avispas que intentan copular.

Individuos engañosos de la misma especie En algunos casos, la selección natural ha favorecido la evolución de rasgos o acciones que engañan a miembros de la misma especie. Por ejemplo, cuando la gamba mantis muda carece de cualquier protección externa y no puede usar sus grandes tenazas, por tanto es incapaz de defender las cavidades en las que vive. Pero si otro individuo se acerca con la intención de desalojarla, la gamba que está mudando salva la situación tirándose un farol. Levanta sus tenazas de la usual forma agresiva e incluso embiste al intruso.

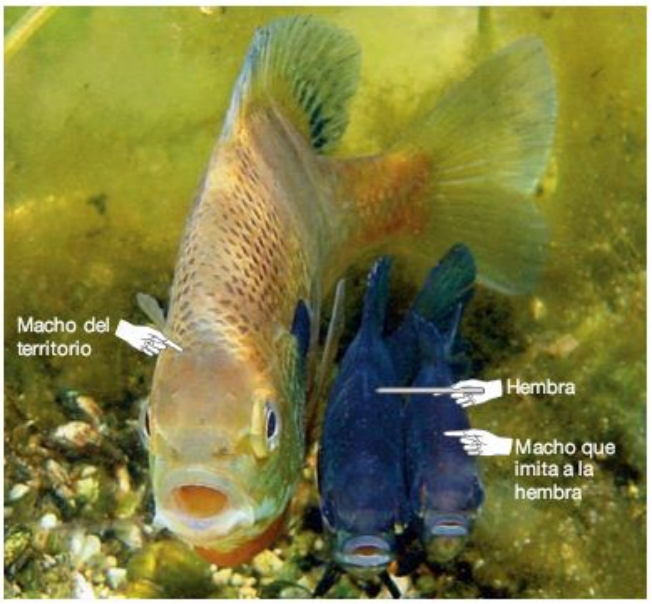


FIGURA 51.19 Entre las chopas criollas algunos machos se asemejan a las hembras y actúan como tales. Los machos que imitan a las hembras poseen testículos completamente normales y producen una gran cantidad de esperma.

Sin embargo, puede que el tipo de engaño animal mejor estudiado sea el sistema de emparejamiento de las chopas criollas. Los machos de este pez establecen territorios donde anidar en las aguas poco profundas en las orillas de los lagos, fertilizan los huevos puestos en su territorio, cuidan de los embriones abanicándoles con agua rica en oxígeno, y protegen a la recién eclosionada prole de los grandes predadores. Sin embargo, algunos machos hacen trampas al sistema imitando a las hembras. Para comprender cómo ocurre esto, analiza a la hembra, al macho normal, y al macho que imita a la hembra de la **Figura 51.19.** Los machos que imitan a las hembras se asemejan a estas, pero poseen órganos reproductores bien desarrollados que producen mucho esperma. Los imitadores también se comportan como hembras durante los movimientos de cortejo con los dueños del territorio. Incluso adoptan la postura propia de la puesta de huevos. Luego cuando las hembras normales se acercan al nido y comienzan el cortejo estos individuos hacen lo mismo. Los machos dominantes del territorio toleran a los impostores, parece que pensando que cortejan con éxito a dos hembras al mismo tiempo. Pero cuando la hembra de verdad comienza a poner huevos, el impostor responde liberando esperma y fertilizando algunos huevos para después salir como una flecha. En este sentido, los impostores son padres de parte de la prole pero no ayudan a cuidar de ella.

¿Como funcionan los engaños? Analizando la comunicación engañosa en las chopas criollas y otras especies, los investigadores señalan que, en la mayoría de los casos, las mentiras funcionan cuando son relativamente escasas. La lógica que se esconde tras esta hipótesis es que si los embustes se volvieran demasiado comunes, la selección natural favorecería mucho a los individuos que detectan y evitan o castigan a los mentirosos. Pero si los mentirosos son escasos, la selección natural favorece a los individuos que son engañados ocasionalmente pero que son comúnmente más recompensados respondiendo a las señales de forma normal. Por ejemplo, en las gambas mantis la muda tiene lugar tan solo una o dos veces al año. De esta forma la vasta mayoría de las luchas por los escondites involucra a individuos que poseen un exoesqueleto intacto y unas tenazas cualificadas como armas mortales. Como resultado, los intrusos se suelen beneficiar interpretando que las muestras de amenaza son honestas y respondiendo a los estímulos con la retirada. Si la muda fuese frecuente y el comportamiento de tirarse faroles común, los intrusos se beneficiarían desafiando a los propietarios del territorio, que tenderían a estar indefensos. Los estudios sobre los engaños y la honestidad en las situaciones comunicativas han sido extraordinariamente productivos y continúan a buen ritmo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La comunicación es un intercambio de información entre individuos.
- En la mayoría de los casos, las formas de comunicación animal maximizan la probabilidad de que la información se transmita de forma eficaz.
- La comunicación puede ser engañosa u honesta, dependiendo de la intención del emisor.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar la importancia adaptativa de las diferentes formas de comunicación (p. ej., auditiva, táctil, visual) y dar ejemplos de cada una.
2) Explicar por qué la selección natural favorece a los individuos que pueden detectar las señales falsas, y no a los individuos mentirosos para castigarlos.

51.5 Migración y navegación

En respuesta a muchos estímulos, los organismos se mueven. Las hormigas siguen los rastros de olor; las abejas vuelan hacia las fuentes de alimento. Un movimiento que deriva en un cambio de posición, como las rutas de vuelo de los murciélagos cazadores, las polillas que huyen, o las abejas que buscan comida, se llama **orientación.** La forma más simple de orientación se denomina **taxia,** e implica la posición del cuerpo, o parte de él, hacia o contra un estímulo. Una polilla atraída por la luz de un porche es un ejemplo de **fototaxia** (orientación hacia la luz) positiva. Una hembra de grillo que se acerca a un macho que está emitiendo una llamada es un ejemplo de **fonotaxia** (orientación hacia un sonido) positiva. Una persona que se retira de una sirena que suena a todo volumen es un ejemplo de fonotaxia negativa.

Los movimientos de orientación abarcan distancias bastante cercanas. Pero en algunos casos, los murciélagos y otras especies recorren miles de millas en busca de lugares donde alimentarse y criar. ¿Por qué?

¿Por qué los animales migran con el cambio de estación?

En Ecología, la **migración** se define como los movimientos a larga distancia de una población asociados a un cambio de estación. Algunos ejemplos ayudarán a entender la espectacularidad de los movimientos migratorios en cuanto a su extensión y desafío:

- El charrán ártico anida a lo largo de la costa atlántica de Norteamérica durante los meses cálidos, vuela al sur por la costa africana hasta la Antártida, y luego vuelve volando al norte por la costa este de Sudamérica. Las crías siguen a sus padres hacia el sur, pero el viaje de vuelta lo hacen por sí solas. En total, el viaje supone más de 32.000 km.
- La mariposa monarca, autóctona de Norteamérica, pasa el invierno en las montañas del centro de México o del suroeste de California. Se sabe que los individuos etiquetados han volado más de 3.000 km para llegar a zonas de hibernación. En primavera comienzan su viaje de regreso al norte. Sin embargo, no viven para terminar el viaje. En su lugar, el emparejamiento ocurre durante el camino, y las hembras ponen los huevos durante el viaje. Aunque los adultos mueren, la prole continúa hacia el norte. Después

de varios ciclos de generaciones de reproducción y muerte en los hábitats originales del norte, los individuos vuelven a migrar al sur para hibernar. El ciclo migratorio abarca varias generaciones.

- El salmón que eclosiona en los ríos de la costa pacífica de Norteamérica y el norte de Asia migra al océano cuando tiene unos meses o años de edad, dependiendo de la especie. Después de pasar varios años alimentándose y creciendo en el norte del océano Pacífico, regresa al río en el que eclosionó. Se reproduce y muere.

En la mayoría de los casos, es relativamente fácil generar hipótesis sobre por qué existe la migración a un nivel evolutivo. El charrán ártico se alimenta de los peces disponibles en las diferentes partes del mundo en distintas estaciones, de forma que los individuos que migran tienen más éxito reproductivo. Las mariposas monarcas pueden lograr un éxito reproductivo mayor migrando a zonas de hibernación y nuevos lugares en los que alimentarse, que intentando pasar el invierno en el norte. Los huevos de salmón y las crías están más seguros y sobreviven mejor en agua dulce que en el océano, pero los salmones adultos pueden encontrar mucha más comida en aguas saladas.

Sin embargo, a un nivel mecánico, la explicación de los movimientos migratorios suele ser extremadamente difícil. ¿Cómo encuentran su camino todas estas especies? ¿Qué pistas les guían en estos grandes viajes? La sorprendente respuesta es que en muchos o la mayoría de los casos los biólogos no lo saben.

¿Cómo encuentran su camino los animales?

Para organizar investigaciones sobre cómo encuentran los animales el camino durante los movimiento migratorios, los biólogos distinguen tres categorías de navegación: (1) el **pilotaje** es el uso de marcas familiares sobre el terreno, (2) la **orientación geográfica** es el movimiento que está orientado en una dirección específica, y (3) la **navegación directa** es la habilidad para localizar un punto específico en la superficie de la tierra. Un pequeño experimento te ayudará a entender estas categorías. Imagina que te criaste en las costas del lago Superior y que te transportaron hasta el medio de este gran lago. Tenías los ojos vendados y dieron un rodeo durante el trayecto, te encuentras desorientado y no tienes ni idea de dónde estás. Pero te dan una brújula magnética que te dice dónde está el norte, el sur, el este y el oeste. Por desgracia, esta información no te ayudará a encontrar tu casa, porque no sabes dónde te encuentras en relación con ella. Estás paralizado porque no tienes un mecanismo de navegación directa. Ahora imagina que te sobrevuela un helicóptero y te tira un mapa. En el mapa hay una X que marca tu posición actual y una C que marca tu casa, está hecho a escala y contiene una rosa de los vientos. Concluyes que tu casa está a 170 km hacia el oeste. El mapa ha resuelto tu problema de navegación, y la brújula el de la orientación. Ahora que ya sabes que vives al oeste, puedes usar la brújula para encontrar este punto cardinal y puedes remar hasta casa. Según te acercas a la orilla, reconoces marcas familiares. El pilotaje te lleva hasta casa.

Los animales no tienen brújulas magnéticas ni mapas impresos. ¿Cómo navegan? Aunque los biólogos saben poco acerca de la naturaleza del sentido del espacio animal, el pilotaje y la orientación geográfica se conocen cada vez mejor.

Pilotaje Una gran cantidad de datos sugiere que algunos animales que migran utilizan el pilotaje para encontrar su camino. En algunas especies de aves migratorias y mamíferos, la prole sigue a sus padres hacia el sur en otoño y hacia el norte en primavera. Parece ser que los individuos jóvenes memorizan la ruta. El pilotaje cumple una función incluso en especies que tienen habilidades de navegación más sofisticadas. Por ejemplo, las palomas mensajeras pueden encontrar el camino a su casa cuando se las libera en un terreno desconocido y lejano. Pero si se las equipa con lentes ahumadas de forma que ven el mundo a través de una neblina, regresan cerca de 2 km a la redonda a sus hogares sin llegar realmente a encontrarlos. Basándose en estos experimentos los investigadores han concluido que las palomas mensajeras utilizan el pilotaje para navegar durante la etapa final de su trayecto a casa.

Orientación geográfica ¿Cómo llevan a cabo la orientación geográfica los animales? Hasta la fecha, la mayoría de las investigaciones sobre la orientación geográfica se han realizado con aves migratorias. Para determinar dónde está el norte, parece que estos animales utilizan el sol durante el día, y las estrellas durante la noche. Consideremos cada tipo de orientación geográfica por separado, ya que funcionan de forma diferente.

Utilizar el sol para la orientación geográfica es difícil, ya que su posición cambia a lo largo del día. Se levanta por el este, está justo al sur a mediodía (en el hemisferio norte), y se esconde por el oeste. Para hacer uso de él, los animales deben tener un reloj interno que defina la mañana, el mediodía, y el atardecer. Por suerte, la mayoría de los animales lo tienen. El **reloj circadiano** que existe en los organismos mantiene un ritmo de 24 h de actividad química. El reloj está establecido por las transiciones de luz y oscuridad del día y la noche, e informa sobre el momento del día en el que pueden utilizar la luz del sol para encontrar el norte.

La situación es realmente más fácil en las noches claras, ya que las aves migratorias en el hemisferio norte pueden hacer uso de la estrella polar para encontrar el norte y seleccionar la dirección de la migración. Pero, ¿qué pasa si está nublado y no son visibles ni el sol ni las estrellas? Bajo estas condiciones, parece que las aves migratorias se orientan usando el campo magnético de la Tierra. La forma exacta en la que detectan este magnetismo está siendo debatida. Una hipótesis argumenta que las aves pueden detectar el magnetismo con la vista, a través de un mecanismo molecular desconocido. Otra hipótesis alternativa mantiene que los individuos tienen pequeñas partículas de hierro magnético —un mineral llamado magnetita— en sus cuerpos. Los cambios en la posición de las partículas magnéticas, en respuesta al campo magnético de la Tierra, podrían detectarse y facilitar información fiable para la orientación geográfica.

Aunque las investigaciones sobre los mecanismos de orientación geográfica continúan, hay algo claro: las aves, y quizá

otros organismos, tienen diversos mecanismos para encontrar la dirección geográfica. Al menos algunas especies pueden usar su brújula solar, su brújula nocturna y su brújula magnética. El sistema que utilizan depende del tiempo atmosférico y otras circunstancias.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Homing Behavior in Digger Wasps

51.6 La evolución del comportamiento altruista

Los tipos de comportamiento, repasando por encima, son: FAP, comportamientos aprendidos, comunicación honesta y engañosa, y migración. Todos tienen en común un elemento clave: ayudan a los individuos a responder a los estímulos del medio de forma que aumente su eficacia biológica. Sin embargo, hay un tipo de comportamiento que parece contradecir este patrón: el altruismo. El **altruismo** es el comportamiento que tiene un coste de eficacia para el individuo que lo manifiesta, y un beneficio de eficacia para el individuo receptor de este comportamiento. El altruismo disminuye la habilidad de un individuo de tener prole pero ayuda a otros a aumentarla.

Parece que la existencia del comportamiento altruista es paradójica, ya que si ciertos alelos hacen que un individuo tienda a ser altruista, esos alelos no deberían seleccionarse. ¿Por qué pasa esto?

Selección de linaje

Aunque no es posible que el comportamiento evolucione para el bien de las especies, el altruismo tiene lugar en la naturaleza. Por ejemplo, los perros de la pradera de cola negra presentan un comportamiento denominado llamada de alarma (**Figura 51.20**). Estos mamíferos de madriguera viven en grandes comunidades, llamadas colonias, por toda la región de las Grandes Llanuras de EE.UU. Cuando algún tejón, coyote, halcón u otros depredadores se acercan a una colonia, algunos perros de la pradera emiten una señal de alarma que alerta a otros individuos para que acudan a los montículos a avistar el peligro. Emitir estas llamadas es arriesgado. En muchas especies de ardillas y perros de pradera, los investigadores han mostrado que los individuos que emiten las llamadas canalizan la atención hacia ellos mismos y se exponen mucho más a ser atacados.

FIGURA 51.20 Los perros de la pradera de cola negra son muy sociales. Los perros de la pradera viven con su familia inmediata y extendida dentro de grandes grupos llamados colonias. Los individuos erguidos han avistado un intruso y puede que emitan una llamada de alarma.

¿Cómo puede favorecer la evolución del comportamiento altruista a la selección natural? William Hamilton respondió a esta pregunta creando un modelo matemático para calcular cómo un alelo que contribuye al comportamiento altruista podría incrementar su frecuencia en una población. Para sistematizar el destino de los alelos altruistas, Hamilton representó el coste de eficacia del acto altruista para el individuo que lo lleva cabo como C, y el beneficio de eficacia para el receptor como B. Tanto C como B se miden en unidades de prole producida. Su modelo mostró que el alelo podía expandirse si

$$Br > C$$

donde r es el coeficiente de parentesco. El **coeficiente de parentesco** es una medida de relación entre sujeto altruista y receptor. En concreto, r mide la fracción de alelos del altruista y beneficiario que son idénticos en la línea de descendencia, es decir, heredados del mismo ancestro (véase **Cuadro 51.2**).

El resultado se conoce como la **regla de Hamilton,** y demuestra que los individuos pueden pasar sus alelos a la siguiente generación no solo a través de su propia prole, sino también ayudando a que parientes cercanos tengan más prole. Dicho de otra manera, un altruista podría producir ligeramente menos prole debido a los sacrificios que hace para ayudar a los demás. Pero si esos sacrificios ayudan a parientes cercanos a producir mucha más prole que a estos individuos por sí solos, entonces las copias de los alelos altruistas aumentarán en frecuencia.

De acuerdo a la regla de Hamilton, si los beneficios de eficacia del comportamiento altruista son altos para los receptores, siendo estos parientes cercanos, y si el coste de eficacia para los altruistas es bajo, entonces los alelos asociados con el comportamiento altruista se verán favorecidos por una selección natural y se extenderán por toda la población. Las claves son que (1) los parientes cercanos tienden a tener copias del alelo altruista, y (2) la ayuda de los parientes cercanos permite que estos parientes produzcan más prole que sin ayuda. Los biólogos utilizan el término **selección de linaje** para referirse a la selección natural que actúa en beneficio de los parientes. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de dar el ejemplo de una especie para la cual debería ser importante la selección de linaje, y explicar por qué. También deberías ser capaz de explicar si la selección de linaje puede darse en las plantas.

¿Funciona la regla de Hamilton? ¿Realmente los animales favorecen a sus parientes cuando actúan de forma altruista? Para probar la hipótesis de la selección de linaje, un investigador estudió cuáles de los habitantes de una colonia de perros de la pradera tenderían a emitir señales de alarma. Dentro de

CUADRO 51.2 Cálculo del coeficiente de parentesco

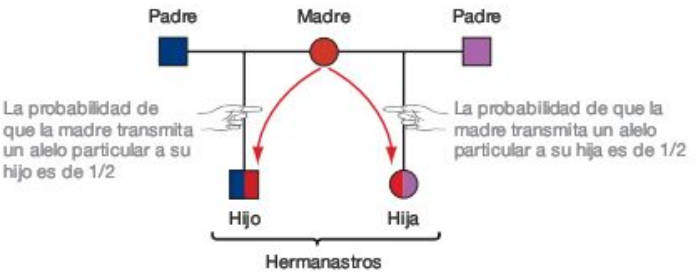
El coeficiente de parentesco, *r*, varía entre 0,0 y 1,0. Si dos individuos no poseen ningún alelo idéntico heredado del mismo ancestro, su valor de *r* es 0,0. Ya que cada alelo en parejas de gemelos es idéntico, su coeficiente de parentesco es 1,0.

¿Qué pasa con las demás relaciones? La **Figura 51.21a** muestra cómo se calcula *r* entre hermanastros. (Para repasar lo que significan los cuadros, círculos y líneas de linaje véase Figura 13.21). Los hermanastros comparten un progenitor. Así, *r* representa la probabilidad de que los hermanastros compartan alelos como resultado de la herencia de alelos de su progenitor común. Es importante darse cuenta de que, en cada unión entre progenitor-descendiente, la probabilidad de que cualquier alelo sea transmitido es de 1/2. Esto se debe a que la meiosis distribuye al azar alelos del genoma diploide de los padres a los gametos haploides. De esta forma, la mitad de los gametos producidos por un progenitor toma uno de los alelos presentes en cada gen, y la mitad de los gametos producidos, los otros alelos. Los hermanastros están conectados por dos uniones progenitor-descendiente. La probabilidad total de que dos hermanastros posean los mismos alelos por descendencia es 1/2 x 1/2 = 1/4. (Para repasar las reglas de combinación de probabilidades, véase **BioHabilidades 9**).

Para pensar sobre este cálculo de otra manera, céntrate en las líneas rojas de la Figura 51.21a. La línea izquierda representa la probabilidad de que la madre transmita un alelo particular a su hijo. La línea derecha representa la probabilidad de que la madre transmita el mismo alelo a su hijo. Ambas probabilidades son 1/2, así que la probabilidad de que la madre transmita el mismo alelo tanto a su hijo como a su hija es 1/2 x 1/2 = 1/4.

La **Figura 51.21b** muestra cómo se calcula *r* entre hermanos. El reto aquí es calcular la probabilidad de que dos individuos compartan el mismo alelo como resultado de la herencia a través de la madre o del padre. La probabilidad de que los hermanos compartan los alelos como resultado de la herencia de uno de sus padres es de 1/4. De esta forma la probabilidad de que los hermanos compartan alelos heredados tanto de su madre como de su padre es 1/4 + 1/4 = 1/2. (Para repasar las reglas de combinación de probabilidades, véase BioHabilidades 9). Si entiendes cómo calcular *r*, deberías ser capaz de trazar un linaje entre tres generaciones y calcular *r* entre dos individuos del diagrama.

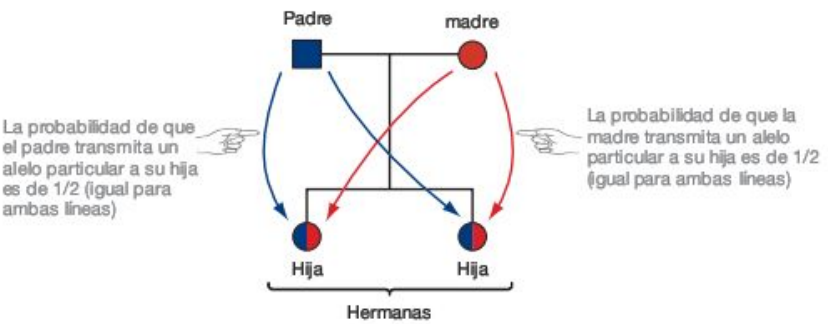
(a) ¿Cuál es el valor de *r* entre hermanastros?



¿Cuál es la probabilidad de que unos hermanastros hereden el mismo alelo de un progenitor común?

Respuesta: *r* entre hermanastros = 1/2 × 1/2 = 1/4

(b) ¿Cuál es el valor de *r* entre hermanos?



¿Cuál es la probabilidad de que unos hermanos hereden el mismo alelo de su padre o su madre?

Respuesta: La probabilidad de que hereden el mismo alelo del padre es = 1/2 × 1/2 = 1/4
La probabilidad de que hereden el mismo alelo de la madre es = 1/2 × 1/2 = 1/4
La probabilidad total de que hereden el mismo alelo = 1/4 + 1/4 = 1/2
r entre hermanos es = 1/2

FIGURA 51.21 El coeficiente de parentesco se calcula a partir de información del linaje.

PREGUNTA De acuerdo con la regla de Hamilton, ¿entre quién deberían ayudarse más, entre hermanos o hermanastros?

PREGUNTA ¿Cuál es el valor de *r* entre primos hermanos?

una colonia grande los individuos viven en pequeños grupos llamados corrillos que comparten la misma madriguera. Los miembros de cada corrillo defienden un territorio dentro de la colonia. Etiquetando prole que nació durante varias generaciones, el investigador identificó la relación genética entre los individuos de la colonia. Con más profundidad, el investigador determinó, dentro de cada corrillo, a cuál de las tres siguientes categorías pertenecía cada perro: (1) un individuo sin parientes en su corrillo; (2) un individuo sin parientes en el corrillo pero con al menos un hermano, primo, tío o sobrino; y (3) un individuo con al menos un descendiente o ancestro directo en el corrillo.

La hipótesis de la selección de linaje predice que los individuos que no tienen parientes genéticos cerca de ellos rara vez emitirán una llamada de alarma. Para evaluar esta predicción, el biólogo registró la identidad de los individuos que emitieron llamadas en 698 experimentos, en los que se arrastraba un tejón disecado con un trineo. ¿Tendieron los perros de la pradera con parientes próximos a emitir la llamada? ¿O el parentesco no tiene nada que ver con la probabilidad de la llamada de alarma? Los datos de la **Figura 51.22** muestran que los perros de la pradera tienden a emitir esta señal si viven en corrillos que incluyan parientes cercanos. Este mismo patrón —de favoritismo hacia los parientes— se ha observado en muchas otras especies de mamíferos y aves sociales. La mayoría de los casos de comportamiento altruista que han sido analizados hasta la fecha corroboran la regla de Hamilton y se supone que son el resultado de la selección de linaje.

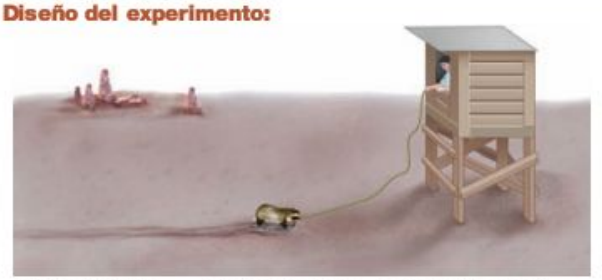
Experimento

Pregunta: ¿Los perros de la pradera prefieren ayudar a parientes cuando emiten una señal de alarma?

Hipótesis de la selección natural: Los individuos emiten una señal de alarma solo cuando hay parientes en las cercanías.

Hipótesis nula: La presencia de parientes no tiene ninguna influencia sobre la probabilidad de la señal de alarma.

Diseño del experimento:

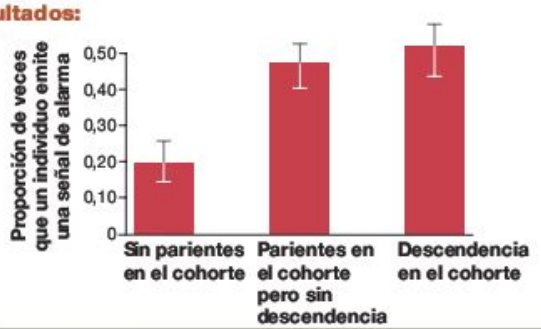


1. Determinar las relaciones entre los individuos del cohorte de perros de la pradera.
2. Tejón disecado arrastrado por el territorio de un cohorte.
3. Desde la torre de observación, se registran los miembros del cohorte que emiten una señal de alarma.
4. Se repite el experimento 698 veces. Cada individuo del cohorte se prueba 6-8 veces durante un periodo de tres años.

Predicción de la hipótesis de la selección natural: Existe una mayor probabilidad de que los individuos de los cohortes en los que hay parientes genéticos cercanos emitan una señal de alarma que los individuos de un cohorte en el que no tiene parientes.

Predicción de la hipótesis nula: La presencia de parientes en los cohortes no afectará a la probabilidad de las señales de alarma.

Resultados:



Conclusión: Normalmente, una señal de alarma tiene beneficios relativos.

FIGURA 51.22 Prueba experimental de que es más probable que los perros de la pradera emitan una señal de peligro si hay parientes cerca.

Altruismo recíproco

Durante estudios a largo plazo sobre animales muy sociales, como leones, chimpancés y murciélagos vampiros, los biólogos han observado que los individuos sin parentesco se ayudan entre ellos. Por ejemplo, ocasionalmente los chimpancés y otros primates pasan un tiempo considerable acicalando —lavando la piel y quitando parásitos— a individuos del mismo grupo social con los que no están emparentados. En los murciélagos vampiros, los individuos que han tenido éxito a la hora de encontrar comida regurgitan la sangre que han comido a individuos que no son de su linaje y que no han podido encontrar comida y están en peligro o hambrientos.

¿Cómo puede desarrollarse un comportamiento de autosacrificio como este si la selección de linaje no interviene? La hipótesis se basa en el **altruismo recíproco,** que es un intercambio de beneficios de eficacia que están separados en el tiempo. Los datos que han recolectado refuerzan esta hipótesis en algunos casos. Por ejemplo, entre los monos verdes es más común que un individuo acicale a otro con el que no guarda parentesco y que le haya acicalado a él en el pasado. De forma similar los murciélagos vampiro suelen donar raciones de sangre a individuos que no pertenecen a su linaje si estos han compartido previamente comida con ellos. También se apela al altruismo recíproco para explicar el comportamiento de cooperación y ayuda comúnmente observado entre seres humanos no emparentados.

Resumiendo, el comportamiento altruista aumenta la eficacia de los individuos favoreciendo al linaje o incrementando la posibilidad de recibir ayuda en el futuro de individuos ajenos al linaje. El altruismo es un comportamiento flexible, dependiente de las condiciones, que tiene lugar en una gran variedad de especies que viven en grupos sociales.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La regla de Hamilton sostiene que los alelos del comportamiento altruista incrementan su frecuencia si el coste de eficacia del comportamiento para el individuo es bajo, el beneficio de eficacia para el receptor es alto, y si tanto emisor como receptor son parientes cercanos.
- El altruismo recíproco se basa en el intercambio de beneficios de eficacia separados en el tiempo.

Deberías ser capaz de...

1) Usar la regla de Hamilton para describir situaciones en las que los perros de la pradera tienden, o no, a emitir una llamada de alarma.
2) Explicar por qué el altruismo recíproco se observa solo en especies cuyos individuos tienen buena memoria y viven en grupos sociales pequeños y longevos.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Después de describir un comportamiento, un biólogo persigue la explicación tanto de sus causas mecánicas como evolutivas, es decir, cómo sucede a un nivel genético y fisiológico, y cómo afecta a la eficacia biológica del individuo.

A nivel mecánico, los experimentos y observaciones se centran en comprender cómo los productos genéticos, la actividad neuronal, y las señales hormonales provocan el comportamiento. A nivel evolutivo, los investigadores persiguen la comprensión de la importancia adaptativa del comportamiento, o cómo permite sobrevivir y reproducirse a los individuos. Gracias a la combinación de las causas mecánicas y evolutivas, y el estudio de las bases genéticas del comportamiento, los biólogos son capaces de buscar una explicación compleja del cómo y porqué los animales hacen lo que hacen.

Deberías ser capaz de dar una explicación a un nivel mecánico y evolutivo de otro fenómeno biológico que no sea el comportamiento. Por ejemplo la respiración celular, la meiosis, el transporte del agua en las plantas o la acción potencial en las neuronas de los animales.

En una sola especie el comportamiento puede variar de respuestas muy estereotipadas e invariables, a respuestas muy flexibles y condicionadas; y de respuestas aprendidas, a no aprendidas.

Los FAP son ejemplos de comportamientos muy estereotipados y no aprendidos que se manifiestan por estímulos sumamente simples. La adquisición del lenguaje y la fabricación de herramientas son ejemplos de comportamientos muy dependientes del aprendizaje, la cognición y las condiciones del entorno percibidas por el individuo. La mayoría de los comportamientos observados en animales dependen de las condiciones, es decir, que un individuo tenga preparados los mecanismos genéticos, neuronales y hormonales para comportarse de una variedad de formas, y el comportamiento real observado dependen del entorno. La búsqueda de comida en los abejarucos de frente blanca, la elección de pareja en las golondrinas, el cambio de sexo en los peces de coral, y el comportamiento sexual en los anolis verdes son ejemplos de comportamientos flexibles, dependientes de las condiciones, que están desencadenados por un cambio de los estímulos procedentes del medio.

Deberías ser capaz de explicar por qué se considera que la migración de algunas aves depende de las condiciones, basándote en la observación de que algunas especies no migran si la gente les proporciona alimento en comederos.

Los tipos de aprendizaje, las formas de comunicación, orientación y navegación guardan una estrecha relación con su hábitat y con los retos a los que se enfrentan al intentar sobrevivir y reproducirse.

En general, los animales se comportan de forma que incremente su habilidad de sobrevivir y reproducirse en el medio en el que viven. La comunicación engañosa puede ser adaptativa, como cuando el rape despista a sus presas con el «cebo» que tiene anexo a su cabeza, o cuando las gambas mantis intentan tirarse un farol espantando a los intrusos de sus territorios.

Deberías ser capaz de predecir las consecuencias de la comunicación engañosa en la chopa criolla, si se pescaran los machos que poseyeran un territorio.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Homing Behavior in Digger Wasps

Cuando los individuos se comportan de forma altruista, suelen estar ayudando a parientes cercanos o a individuos de los que han recibido ayuda en el pasado.

Aunque el comportamiento de autosacrificio es normal en animales, la mayoría de ellos están dirigidos hacia parientes cercanos. Cuando este es el caso, los alelos que llevan al autosacrificio pueden incrementar la frecuencia debido a la selección de linaje. Además, algunos animales que viven en grupos sociales estrechamente emparentados entablan un altruismo recíproco, es decir, que intercambian ayuda a lo largo del tiempo.

Deberías ser capaz de describir las características de especies en las que se espera que el comportamiento altruista sea muy común.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿En qué se centran las explicaciones mecánicas del comportamiento?
   a. En cómo las demostraciones y otros tipos de comportamiento han cambiado, o evolucionado, a lo largo del tiempo.
   b. Los aspectos funcionales de un comportamiento, o su «importancia adaptativa».
   c. Los mecanismos genéticos, neurológicos y hormonales del comportamiento.
   d. Interpretaciones psicológicas del comportamiento, en especial la motivación.
2. ¿Qué evidencias sugieren que exista un periodo crítico para el aprendizaje del canto de algunas aves?
   a. En las mainas y los sinsontes, los individuos continúan produciendo nuevos cantos a lo largo de sus vidas.
   b. Normalmente los individuos no aprenden a cantar a menos que se les permita escucharse a sí mismos practicando.
   c. Los individuos que no escuchan nunca el canto específico de su especie son capaces de cantar con normalidad de adultos.
   d. Los pájaros que se quedan sordos nada más eclosionar del huevo nunca cantan con normalidad, pero los pájaros que se quedan sordos varios meses después pueden cantar sin problemas.
3. ¿Cuál es la diferencia entre el comportamiento de orientación y el pilotaje?
   a. Los movimientos de orientación son respuestas rápidas a estímulos auditivos o visuales, y el pilotaje es encontrar el camino usando las marcas sobre el terreno conocidas.
   b. La orientación es la habilidad de seguir un punto cardinal durante la navegación, y el pilotaje es la habilidad de usar la información de un mapa durante la navegación.
   c. La orientación se usa durante los desplazamientos a grandes distancias como las migraciones, y el pilotaje se usa en desplazamientos cortos involucrados en el regreso a casa.

d. La orientación es la habilidad de usar el sol o las estrellas como brújula, y el pilotaje es la habilidad de usar una brújula magnética.

4. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre la danza del meneo de la abeja es incorrecta?
   a. La longitud del paso del meneo es proporcional a la distancia entre la colmena y la fuente de alimento.
   b. Los sonidos y las esencias producidas por los bailarines facilitan información sobre la naturaleza de la fuente de alimento.
   c. El bailarín no utiliza elementos de la danza circular.
   d. La orientación del paseíllo del meneo proporciona información sobre la dirección de la comida en relación a la colmena y posición del sol.

5. ¿Por qué los biólogos están convencidos de que la testosterona es necesaria para una actividad sexual normal en los machos de anolis verde?
   a. Los machos de anolis verde con testículos más grandes cortejan a las hembras de forma más vigorosa que los machos con testículos más pequeños.
   b. Las moléculas de testosterona no se encuentran en las hembras de anolis verde.
   c. Los machos de anolis verde cuyas gónadas fueron extirpadas no desarrollaron papada.
   d. Los machos de anolis verde cuyas gónadas fueron extirpadas no cortejaron a las hembras.

6. ¿Qué especifica la regla de Hamilton?
   a. El porqué los animales hacen cosas «por el bien de las especies».
   b. El porqué el altruismo recíproco puede llevar a ganancias de eficacia para individuos no emparentados.
   c. Cómo los alelos que favorecen el comportamiento de autosacrificio incrementan en frecuencia a través de la selección de linaje.
   d. Las condiciones bajo las cuales se desarrollan comportamientos más complejos a partir de comportamientos más simples.

Respuestas: 1. c; 2. d; 3. a; 4. c; 5. d; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Realiza una gráfica similar a la Figura 51.2, con ejes que determinen el grado en el que se modifica un comportamiento en particular por el aprendizaje y el grado en el que un comportamiento es inflexible y estereotipado. Traza los siguientes comportamientos en la gráfica. El uso de herramientas en los cuervos de Nueva Caledonia, la exploración de laberintos de las ratas, el canto de los polluelos de los abejarucos de frente blanca y de las mainas, y el rubor de los seres humanos.
2. Analiza las causas mecánicas y evolutivas de los siguientes comportamientos: (a) el regreso al hogar de las langostas, (b) el comportamiento sexual de los anolis verdes, y (c) la respuesta del «salto hacia atrás» de las ratas canguro.
3. Formula una hipótesis nueva para explicar la importancia adaptativa de la herramienta que utilizan los cuervos de Nueva Caledonia. Recuerda que una hembra dobló un material desconocido formando un gancho. Explica por qué esta observación apoya la teoría de que de estas aves pueden pensar.
4. ¿Qué estímulos ambientales provocan cambios en los niveles de hormonas que desencadenan la puesta de huevos de los anolis verdes? Basándote en los datos presentados sobre el comportamiento sexual de los anolis verdes, formula una hipótesis para explicar las bases mecánicas del cambio de sexo en los peces de coral.
5. Para que un animal navegue, tiene que tener un «mapa» y una «brújula». Explica por qué ambos tipos de información son necesarios. Describe tres tipos de brújulas que puedan identificarse en especies migratorias o que vuelvan a sus hogares.
6. Compara y contrasta la selección de linaje y el altruismo recíproco. Asegúrate de identificar las condiciones bajo las que se espera que se desarrolle el comportamiento del autosacrificio en la selección de linaje frente al altruismo recíproco.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Las parejas establecidas de grullas presentan manifestaciones territoriales denominadas unísonas. Las grullas que se crían aisladas de otras emiten estas llamadas con normalidad, y la muestra se manifiesta de la misma forma cada vez. Tu amigo argumenta que las llamadas unísonas de las grullas no son FAP, ya que son estereotipadas y no están condicionadas por el aprendizaje. Otro amigo sostiene que solo son emitidas por parejas establecidas porque la tendencia para producirlas varía entre las parejas y con la época del año. (Algunas parejas son más agresivas que otras y emiten llamadas unísonas con más frecuencia en contextos territoriales). ¿Quién tiene razón?
2. Los hábitats tropicales son muy estacionales. Pero en lugar de alterarse la estación fría y cálida, se dan estaciones secas y lluviosas. La mayoría de las especies animales crían durante los meses húmedos. Si estuvieras estudiando una especie de *Anolis* nativa de los trópicos, ¿qué indicaciones medioambientales estimularías en el laboratorio para recrear las condiciones de cría? ¿Cómo simularías estos estímulos? Profundiza y piensa sobre los órganos sensoriales que usan los lagartos para detectar estos estímulos. ¿Son estos los mismos receptores que utilizan los *Anolis carolinensis* para reconocer que ha llegado la primavera en el suroeste de EE.UU.?
3. ¿Cuál es la importancia de la observación de que el producto del gen *for* en las moscas de la fruta está involucrado en el sistema de transducción? Formula una hipótesis para explicar por qué las larvas de la mosca de la fruta con el genotipo y fenotipo de «trotamundos» tienen mayor eficacia cuando la densidad de población es alta.
4. Una vez un biólogo declaró que estaría dispuesto a dejar su vida de lado para salvar a dos hermanos u ocho primos. Explica lo que quiso decir. Basándote en la teoría de la selección de linaje y el altruismo recíproco, predice las condiciones bajo las que se espera que la gente sea amable con los demás.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Ecología de poblaciones

52

Una bandada de pelícanos nada en un canal del río Mississippi. Este capítulo explora cómo y por qué la tasa de crecimiento de población cambia con el paso del tiempo.

CONCEPTOS CLAVE

- Las tablas de vida resumen la posibilidad de que los individuos de cada edad sobrevivan y se reproduzcan en una población.
- La tasa de crecimiento de una población puede calcularse con los datos de las tablas de vida o por la observación directa de los cambios del tamaño de población a lo largo del tiempo.
- Los investigadores advierten gran variedad de pautas cuando estudian los cambios del tamaño de una población con el paso del tiempo: desde crecimiento nulo, a ciclos regulares o a un crecimiento continuo independiente del tamaño poblacional.
- Los datos de los estudios sobre la ecología de las poblaciones ayudan a los biólogos a evaluar las perspectivas de las especies amenazadas y a diseñar estrategias de gestión efectivas.

Si le preguntas a un biólogo por dos de los problemas mundiales más urgentes a los que se enfrenta tu generación, te hablará del calentamiento global y la extinción de especies. Si te piden que nombres dos de los problemas generales más urgentes de tu ciudad, lo más probable es que contestes: el tráfico y el precio de la vivienda. Estos cuatro problemas tienen una causa común: incrementos recientes y drásticos en el tamaño de las poblaciones humanas.

Una **población** es un grupo de individuos de la misma especie que viven en la misma área al mismo tiempo. En ecología y en biología de la evolución, las poblaciones son unidades básicas de análisis. Los biólogos de la evolución estudian cómo cambian las características de las poblaciones a lo largo del tiempo; y los ecologistas estudian cómo interaccionan las poblaciones con su entorno, y, cada vez más, cómo se ven afectadas las especies por el crecimiento de las poblaciones humanas.

La **ecología de poblaciones** es el estudio de cómo y por qué el número de individuos de una población cambia con el tiempo. Los biólogos también analizan los cambios en la edad de una población, la proporción de sexos, y la distribución geográfica. Con la explosión de las poblaciones humanas por todo el planeta, la destrucción masiva de hábitats naturales, y las consecuentes amenazas a especies del ciclo de la vida, la ecología de poblaciones se ha convertido en un campo vital de las ciencias biológicas. Las herramientas matemáticas y analíticas que se presentan en este capítulo ayudan a los biólogos a predecir los cambios en el tamaño de la población y a diseñar estrategias de gestión para salvar especies en peligro.

En la ecología de poblaciones, los biólogos se preguntan sobre cómo se distribuyen los individuos en el espacio, cuáles son sus edades, qué posibilidades tienen de reproducirse o morir, la población crece, decrece, o permanece estable y por qué.

Para contestar estas preguntas, consideremos algunas de las herramientas básicas que los biólogos usan para estudiar las poblaciones, y sigamos con ejemplos de cómo los biólogos estudian los cambios del tamaño de las poblaciones humanas y de otras especies en el tiempo. El capítulo concluye preguntando cómo empastan todos estos elementos en esfuerzos por limitar el crecimiento de la población humana y salvar a las especies en peligro.

52.1 Demografía

El número de individuos de una población depende de cuatro eventos: nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones. Las poblaciones crecen gracias a los nacimientos, que aquí significan cualquier forma de reproducción; y con la **inmigración,** la cual tiene lugar cuando unos individuos entran en una población procedentes de otra distinta. Las poblaciones declinan a causa de las muertes y las **emigraciones,** que ocurren cuando los individuos abandonan una población para unirse a otra distinta. Analizar las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración es esencial para la **demografía,** ya que es el estudio de los factores que determinan el tamaño y estructura de las poblaciones con el paso del tiempo.

Sin embargo, para hacer pronósticos detallados sobre el futuro de una población, los biólogos deben conocer la composición de una población con más detalle. Si una población se compone básicamente de individuos jóvenes cuyos promedios de supervivencia y reproducción son altos, el tamaño de la población debería incrementarse con el tiempo. Pero si una población comprende principalmente individuos ancianos con promedios de reproducción y supervivencia bajos, es casi seguro que la población disminuya con el tiempo. Para predecir el futuro de una población, los biólogos necesitan saber cuántos individuos de cada edad están vivos, las posibilidades de cada uno de sobrevivir hasta el siguiente año, cuántos descendientes son producidos por las hembras de diferentes edades, y cuántos individuos de diferentes edades inmigran y emigran en cada **generación** —la media de tiempo entre el primer ciclo reproductivo de una madre y el de su hija—.

Los datos demográficos facilitan una herramienta importante para los biólogos encargados de diseñar los programas de gestión para las especies en peligro. Para comprender la naturaleza de estos datos y cómo se utilizan en los programas de conservación, examinemos una herramienta clásica para la descripción demográfica de una población.

Tablas de vida

Los análisis demográficos formales de las poblaciones se basan en un tipo de disposición de datos dispuestos y llamados tabla de vida. Una **tabla de vida** resume la probabilidad de que un individuo sobreviva y se reproduzca en cualquier año dado a lo largo del curso de su vida. Las tablas de vida fueron inventadas hace casi 2.000 años, en la antigua Roma se usaban para predecir las necesidades de comida. En los tiempos modernos, las tablas de vida han sido el dominio de las compañías de seguros de vida, quienes tienen un gran interés financiero en predecir la posibilidad de que una persona muera a una edad determinada. En la actualidad, los biólogos emplean las tablas de vida para estudiar las demografías de las especies en peligro.

Para entender cómo utilizan los investigadores las tablas de vida, consideremos la lagartija *Lacerta vivipara* (**Figura 52.1**). Esta lagartija reside en hábitats abiertos y herbosos de Europa occidental. Como sugiere su nombre, la mayoría de las poblaciones de las especies son ovovivíparas (véase Capítulo 32) y

FIGURA 52.1 *Lacerta vivipara* es nativa de Europa. Traducido literalmente, *vivipara* significa «vivir-parir». En la mayoría de las poblaciones las hembras paren jóvenes vivos, aunque las hembras de las poblaciones del norte de España y sur de Francia ponen huevos.

dan a luz a los jóvenes. Los investigadores se propusieron estimar la tabla de vida de una población de baja altitud en los Países Bajos, cuyo objetivo final era comparar los resultados con los datos obtenidos en otras investigaciones sobre poblaciones de *Lacerta vivipara* en las montañas de Austria y Francia, y en tierras bajas del Reino Unido y Bélgica. Los investigadores querían saber si en las poblaciones que viven en diferentes entornos varían las características demográficas básicas.

Para completar el estudio, los investigadores visitaron el lugar de estudio a diario durante los siete meses en los que esta lagartija está activa a lo largo del año. Cada día, los investigadores capturaban y marcaban tantos individuos como podían. Este programa de control diario duró siete años y los biólogos fueron capaces de documentar el número de jóvenes producidos por cada hembra en cada año de su vida. Si al año siguiente no se volvía a capturar un individuo marcado, se asumía que había muerto en algún momento del año previo. Estos datos permitieron a los investigadores calcular el número de individuos que sobrevivían cada año en cada grupo particular de edad y cuánta prole producía cada hembra. ¿Qué revelaron los datos?

Supervivencia La **supervivencia** es un componente clave de la tabla de la vida y está definida como la proporción de prole producida que sobrevive, de media, hasta una edad concreta. Por ejemplo, supongamos que nacen 1.000 *Lacerta vivipara* en un año concreto. Estos individuos representan un **cohorte,** un grupo de la misma edad que puede seguirse a lo largo del tiempo. ¿Cuántos individuos sobrevivirán a la edad de uno, dos, tres años y así sucesivamente?

Como muestra la **Tabla 52.1,** los biólogos calculan que en la población de los Países Bajos, la supervivencia desde el nacimiento hasta la edad de un año fue de 0,424. Si 1.000 hembras nacieron en un año en particular en esta población, solo 424 seguirían vivas al año siguiente. La supervivencia desde el nacimiento hasta la edad de dos años fue de 0,308, es decir, una media de 308 lagartijas hembras sobrevivirían a los dos años.

Para reconocer las pautas generales de supervivencia y hacer comparaciones entre poblaciones de especies, los biólogos

TABLA **52.1** **Tabla de vida de *Lacerta vivipara* en los Países Bajos**

Año	Individuos vivos	Supervivencia	Fecundidad	Supervivencia × fecundidad = número medio de prole producida por hembra nacida
0	1.000	1,000	0,00	0,00
1	424	0,424	0,08	0,03
2	308	0,308	2,94	0,91
3	158	0,158	4,13	0,65
4	57	0,057	4,88	0,28
5	10	0,010	6,50	0,07
6	7	0,007	6,50	0,05
7	2	0,002	6,50	0,01

Datos de: H. Strijbosch y R.C.M. Creemers, 1988. *Comparative population demography of sympatric population of* Lacerta vivipara *and* Lacerta Agilis. Oecologia 76: 20-26.

trazan el logaritmo del número de supervivientes en base a la edad, cuya gráfica se llama **curva de supervivencia.** Estudios sobre una gran variedad de especies indican que existen tres tipos generales de curvas de supervivencia (**Figura 52.2a**). Los seres humanos tienen lo que llamamos tipo I de curva de supervivencia. En este patrón, la supervivencia a lo largo de la vida es alta, y la mayoría de los individuos se acercan a la esperanza de vida máxima. Por el contrario, los pájaros cantores experimentan una mortalidad relativamente constante durante sus vidas desde que abandonan el nido, resultando una curva de supervivencia de tipo II. Muchas plantas tienen curvas de supervivencia de tipo III, ya que la tasa de mortalidad de las semillas y semilleros es muy alta. La **Figura 52.2b** facilita una gráfica para que traces la supervivencia de *Lacerta vivipara*.

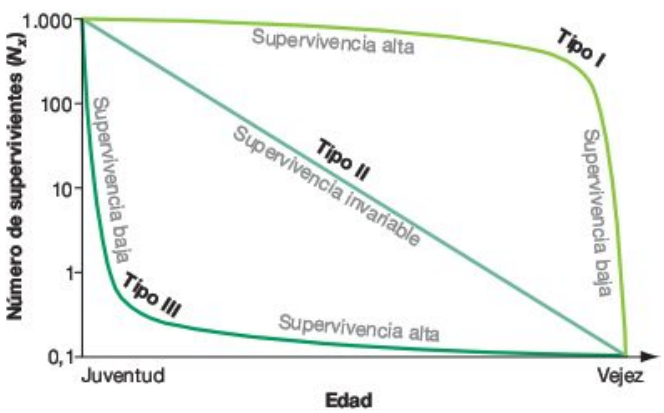
Las curvas de supervivencia son importantes para el trabajo de conservación, ya que establecen con precisión la etapa de la vida en la que las especies en peligro tienen una supervivencia particularmente baja. Así, los biólogos pueden tomar medidas para proteger a los individuos durante dicho periodo. Por ejemplo, cuando los árboles o las plantas herbáceas son muy jóvenes, se pueden proteger de la sequía germinándolas en un cultivo protegido; y de los predadores poniendo una jaula de alambre sobre los semilleros.

Fecundidad La cantidad de prole producida por cada hembra en la población se denomina **fecundidad.** (En la mayoría de los casos los biólogos solo siguen rastreando a las hembras cuando calculan los datos de la tabla de vida, ya que solo las hembras producen descendencia). Los investigadores documentaron la producción reproductiva de las mismas hembras de *Lacerta vivipara* año tras año y de esa forma fueron capaces de calcular una cantidad llamada **fecundidad específica por edad,** que se define como el número medio de hembras descendientes producidas por otra hembra del grupo de edad x. Un **grupo de edad** es un conjunto de individuos de una edad específica, por ejemplo todas las hembras de lagartija entre 4 y 5 años. Como muestra el **Cuadro 52.1,** los datos de la supervivencia y la fecundidad permiten, a los investigadores calcular la tasa de crecimiento de la población. ¿Cómo son los datos de la supervivencia y fecundidad en las poblaciones de los Países Bajos en comparación con las poblaciones de diferentes tipos de hábitat?

El papel de la historia

Los datos de la tabla de vida de la Tabla 52.1 son interesantes, ya que contrastan con los resultados de otras poblaciones

(a) Los tres tipos generales de curvas de supervivencia.



(b) Ejercicio: curva de supervivencia de *Lacerta vivipara*.

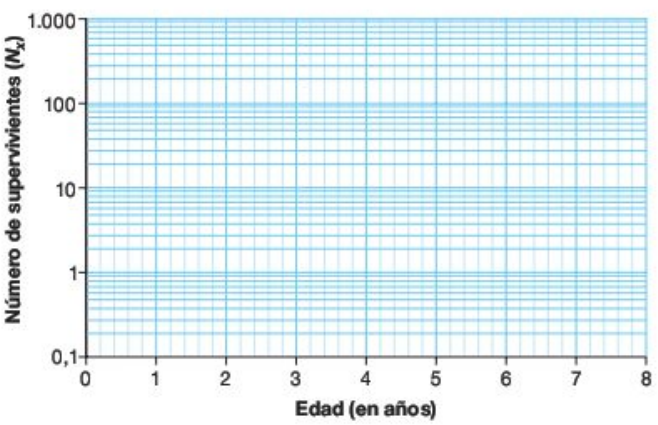


FIGURA 52.2 Las curvas de supervivencia identifican cuándo la tasa de mortalidad es baja, invariable o alta.

EJERCICIO Completa la gráfica del apartado (b) con los datos de la supervivencia de *Lacerta vivipara* dados en la Tabla 52.1. Compara la forma de la curva con las curvas generales de la gráfica del apartado (a).

CUADRO 52.1 Utilización de las tablas de vida para calcular la tasa de crecimiento de una población

Si se ignoran la inmigración y la emigración, los datos de una tabla de vida se pueden utilizar para calcular la tasa de crecimiento de una población. Esto es lógico porque la supervivencia y la fecundidad son formas de expresar tasas de mortalidad y natalidad, los otros factores que influyen en el tamaño de la población. Para ver cómo se estima la tasa de crecimiento de una población desde los datos de la tabla de vida, hay que mirar cada componente de dicha tabla con más detalle.

La supervivencia se simboliza como l_x, donde x representa el grupo de edad considerado. La supervivencia para el grupo de edad x se calcula dividiendo el número de individuos en ese grupo de edad (N_x) por el número de individuos que existían como descendientes (N_0):

$$l_x = \frac{N_x}{N_0} \qquad \textbf{(Ec. 52.1)}$$

La fecundidad específica por edad se simboliza con m_x, donde x vuelve a representar el grupo de edad considerado. La fecundidad específica por edad se calcula como el número total de descendientes producidos por hembras de una edad concreta, dividido por el número total de hembras que ese grupo de edad contiene. Representa la media de descendientes producidos por una hembra de edad x.

Documentar la fecundidad y la supervivencia específica por edad permite a los investigadores calcular la tasa neta de reproductividad, R_0, de una población:

$$R_0 = \sum_{i=0}^{x} l_x m_x \qquad \textbf{(Ec. 52.2)}$$

La **tasa neta de reproducción** representa la tasa de crecimiento de una población por generación. La lógica tras esta ecuación para R_0 es que la tasa de crecimiento de una población por generación equivale al número medio de hembras descendientes que cada hembra produce durante el curso de su vida. En cambio, la reproducción media de la vida de una hembra es una función de supervivencia y fecundidad en cada grupo de edad. En la Tabla 52.1, R_0 es la suma de los valores de la supervivencia × fecundidad en la columna adecuada.

Si R_0 es mayor que 1, el tamaño de la población está aumentando. Si R_0 es menor que 1, la población está disminuyendo. Si entiendes estos conceptos, deberías ser capaz de usar los datos de la Tabla 52.1 para calcular R_0 en la población de *Lacerta vivipara* de los Países Bajos[1]; determinar cuántas descendientes hembras produce de media una hebra de *Lacerta vivipara* a lo largo de su vida[2], y describir si la población está creciendo, permanece invariable o declina[3]. Las respuestas están abajo.

[1] $R_0 = 2{,}0$; [2] $2{,}00$; [3] La población crece de forma rápida.

de *Lacerta vivipara*. Por ejemplo, casi ninguna hembra de un año se reproduce en los Países Bajos. Pero en el Reino Unido y Francia el 50 por ciento de las hembras de un año se reproducen. Ambas situaciones contrastan con los datos de las hembras de las montañas de Austria. En las poblaciones que viven en altitudes altas, las hembras no empiezan a criar hasta que no tienen cuatro años. Además, la mayoría de la población de Austria vive mucho más años que las poblaciones de tierras bajas de Francia y Países Bajos. Cuando se comparan estos tres sitios, queda claro que la fecundidad es alta, pero la supervivencia es baja en el Reino Unido. Al revés sucede en Austria, donde la fecundidad es alta pero la supervivencia baja. La población en los Países bajos es intermedia respecto a ambos parámetros.

¿Por qué no es posible que las hembras de *Lacerta vivipara* posean tanto una fecundidad como una supervivencia alta? Los biólogos han resuelto esta cuestión usando el concepto de **compensación de eficacia** (véanse Capítulos 24 y 41). La compensación de eficacia se da porque cada individuo tiene una cantidad restringida de tiempo y energía a su disposición, es decir, que sus recursos son limitados. Si una hembra de lagartija dedica gran cantidad de energía a alimentar a mucha prole durante su desarrollo, no es posible que dedique la misma energía a su sistema inmunitario, crecimiento, reservas de nutrientes, u otros aspectos que incrementen la supervivencia. (Pregúntate a ti mismo si una mujer que tiene diez hijos viviría más o menos que otra que tiene dos). Una hembra puede maximizar su fecundidad, maximizar su supervivencia, o conseguir un equilibrio entre las dos. La **historia de la vida** de un organismo consiste en cómo un individuo distribuye los recursos para el crecimiento, la reproducción y las actividades o estructuras relacionadas con la supervivencia.

Las compensaciones de la historia de vida son universales. Para entenderlo mejor, la **Figura 52.3** representa la media de huevos puestos (una medida de fecundidad) en diez especies de pájaros, en contraposición con la probabilidad de que una hembra de esa especie sobreviva al siguiente año. No hay puntos en la esquina superior derecha de la gráfica porque no es posible tener la supervivencia y la fecundidad altas. No hay puntos en la esquina inferior izquierda porque las especies con supervivencia baja y fecundidad baja tienen una población pequeña y se extinguen.

En la mayoría de los casos, los biólogos ven que la historia de vida se forma por la selección natural de forma que maximice la eficacia de un individuo en su medio. Por ejemplo, el Capítulo 41 proporcionó una evidencia experimental de que hay una compensación de eficacia entre el tamaño de los huevos y el número de ellos en U*ta stansburiana*, y que las hembras en el estudio de población alcanzaban un equilibrio entre tamaño y número de huevos que es óptimo para su hábitat.

Para darle sentido a los datos de la historia de vida de las poblaciones de *Lacerta vivipara*, los biólogos argumentan que las hembras que viven mucho tiempo pero que maduran tarde y tienen poca prole cada año, tienen una gran eficacia en hábitats fríos y elevados. Por el contrario, las hembras que tienen vidas cortas pero que maduran pronto y tienen un

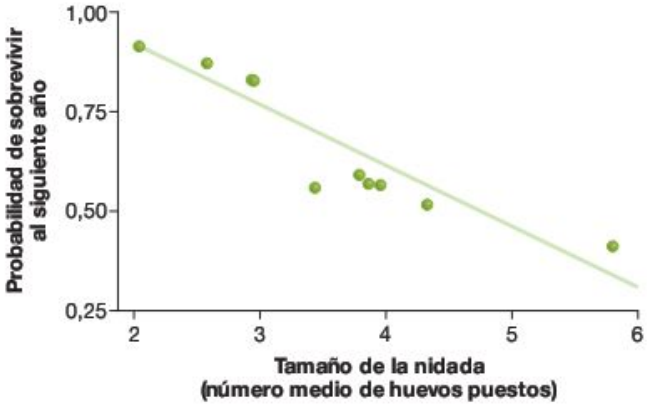


FIGURA 52.3 Hay una compensación entre supervivencia y reproducción. Gráfica de contraste entre la supervivencia y la fecundidad. Cada punto de los datos representa una especie de ave diferente. Se usó un análisis estadístico llamado regresión para crear «una línea de mejor ajuste» de estos datos.

PREGUNTA Para estudiar la compensación entre reproducción y supervivencia entre las especies de aves, los investigadores añadieron o sustrajeron al azar huevos de las nidadas. Prevé qué pasará con la supervivencia de las hembras que criaron huevos de más, en comparación con las que vieron reducida su prole.

gran número de prole cada año tienen mayor eficacia en hábitats cálidos y poco elevados. Si entiendes el concepto de compensación de eficacia, deberías ser capaz de (1) prever las diferencias entre la supervivencia y la fecundidad en su hábitat más cálido (sudoeste de Francia y norte de España) de *Lacerta vivipara*, y (2) comentar por qué las hembras de estas poblaciones ponen muchos huevos en lugar de parir las crías.

En general, los organismos con alta fecundidad suelen crecer rápido, madurar pronto, y producir muchos huevos o semillas pequeñas. Por ejemplo, la planta de la mostaza *Arabidopsis thaliana* germina y se desarrolla hasta la madurez sexual en 4-6 semanas. En esta especie los individuos suelen vivir unos pocos meses pero llegan a producir casi 10.000 pequeñas semillas. Por el contrario, los organismos de alta supervivencia suelen crecer despacio e invertir recursos en aspectos que reducen el daño procedente de los enemigos e incrementar su propia capacidad para competir por el agua, la luz o la comida. Por ejemplo, el cocotero *(Cocos nucifera)* puede tardar en alcanzar la madurez sexual una década, pero vive entre 60 y 70 años y produce prole cada año. El cocotero invierte recursos en producir un tallo robusto que le permita crecer alto, con un sistema de raíces relativamente extenso, grandes frutos (cocos), moléculas tóxicas contra los herbívoros, y enzimas que reduzcan las infecciones micóticas. Estos aspectos aumentan la supervivencia tanto de los brotes como de los adultos, pero disminuyen la fecundidad.

Una planta de *Arabidopsis thaliana* y un cocotero representan los extremos de un extenso continuo de características de la historia de vida (**Figura 52.4**). Incluso dentro de las especies de *Lacerta vivipara*, los análisis de las tablas de vida muestran una variación considerable en los aspectos de la historia de vida.

La investigación también ha documentado que dentro de las poblaciones, los aspectos de la historia de vida pueden

FIGURA 52.4 Aspectos del continuo de la historia de vida. Cada organismo puede ubicarse en alguna parte de este continuo. La ubicación de una especie es más significativa cuando se considera en relación con especies emparentadas.

EJERCICIO Ubica a *Arabidopsis thaliana* y al cocotero en el continuo. Enumera los tipos de aspectos que esperarías ver a la izquierda, en el medio, y a la derecha del continuo para las plantas. Incluye el hábito de crecimiento (herbáceo, arbusto o árbol) así como la habilidad de lucha contra enfermedades y predadores, el tamaño de las semillas, el número de las semillas, tamaño del cuerpo, y la inversión en raíces y brotes.

cambiar si las condiciones lo hacen. Por ejemplo, supongamos que una serie de años lluviosos producen una abundancia de alimentos para las lagartijas. Las hembras sobrevivían mejor o adelantarían a una edad más temprana la cría o producirían más prole a una determinada edad. Tales cambios podrían afectar directamente a la tasa de crecimiento de una población. ¿Cómo analizan los biólogos las tasas de crecimiento de las poblaciones? ¿Qué factores hacen que la tasa de crecimiento incremente o disminuya?

52.2 Crecimiento poblacional

La cuestión primordial que se plantean los biólogos sobre las poblaciones hace referencia al crecimiento o decrecimiento del número de individuos. Para los conservacionistas, analizar y predecir los cambios en el tamaño de una población es esencial para gestionar las especies en peligro.

Recuerda que hay cuatro eventos que afectan al tamaño de una población: los nacimientos y la inmigración suman individuos a una población, y las muertes y las emigraciones los sustraen. Se deduce que la tasa de crecimiento total de una población es una función de la tasa de natalidad, la de mortalidad, la de inmigración y la de emigración. En esta sección consideramos solo el impacto de los nacimientos y muertes en el crecimiento de la población. La Sección 52.4 incluye un análisis de los movimientos migratorios.

La tasa de crecimiento poblacional es el cambio en el número de individuos de una población (ΔN) por unidad de tiempo (Δt). Si no se dan migraciones, la tasa de crecimiento es igual al número de individuos (N) de la población por la diferencia entre la tasa de natalidad por individuo (b) y la tasa de mortalidad por individuo (d). La diferencia entre la tasa de natalidad y la de mortalidad por individuo se llama **tasa de incremento per cápita**, y se representa con r. (Per cápita significa «por cada individuo»). Si la tasa de natalidad per cápita es mayor que la tasa de mortalidad per cápita, r será positivo y la población crece. Pero si la tasa de mortalidad per cápita comienza a exceder la tasa de natalidad per cápita, r se vuelve ne-

gativa y la población declina. Dentro de las poblaciones, r varía con el tiempo y puede ser positiva, negativa o igual a cero.

Cuando las condiciones son óptimas para una especie en particular, es decir que las tasas de natalidad per cápita son lo más altas posibles y las tasas de mortalidad per cápita lo más bajas posibles, entonces r alcanza un valor máximo llamado **tasa intrínseca de crecimiento,** r_{max}. Cuando esto sucede el crecimiento de una población se expresa como

$$\Delta N/\Delta t = r_{max} N$$

En especies como *Arabidopsis* y la mosca de la fruta, que crían a una edad temprana y producen bastante prole cada año, la r_{max} es alta. Por el contrario, la r_{max} es baja en especies como los pandas gigantes o los cocoteros, a los que les lleva años madurar y producen poca prole cada año. Dicho de otra forma, la r_{max} es una función de los aspectos de la historia de vida de una especie.

Una especie con una cierta historia de vida tiene una r_{max} característica que no cambia. Pero en cualquier momento específico, cada población de esa especie tiene una tasa de crecimiento instantánea, o una tasa de crecimiento per cápita representada por r. La tasa de crecimiento instantánea de una población en un momento determinado tiende a ser mucho más baja que la r_{max}. El valor de r para una población también tiende a ser diferente de los valores de r para otras poblaciones de la misma especie y cambia con el tiempo.

Crecimiento exponencial

La gráfica de la **Figura 52.5** traza los cambios en el tamaño poblacional para varios valores de r, bajo la condición conocida como crecimiento exponencial. El **crecimiento poblacional exponencial** tiene lugar cuando r no cambia con el tiempo. El punto clave sobre el crecimiento exponencial es que la tasa de crecimiento no depende del número de individuos de la población. Los biólogos dicen que este tipo de crecimiento poblacional es **independiente de la densidad.**

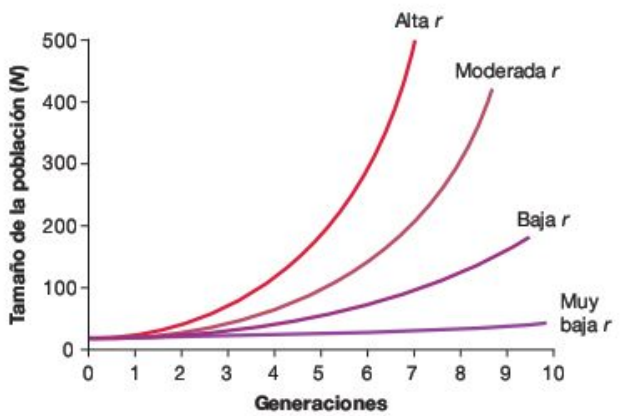


FIGURA 52.5 El crecimiento exponencial es independiente del tamaño de la población. Cuando la tasa de crecimiento per cápita r no cambia con el tiempo, se da el crecimiento exponencial. El tamaño de la población puede aumentar de forma lenta o rápida, dependiendo del valor de r.

PREGUNTA Considera una especie de la parte izquierda del continuo de la historia de vida de la Figura 52.4 (alta fecundidad, baja supervivencia) en contraposición a una especie de la parte derecha (baja fecundidad, alta supervivencia). Bajo condiciones ideales, ¿qué especie tendrá mayor r? Explica tu respuesta.

Es importante enfatizar que el crecimiento exponencial añade un número paulatino de individuos según el número total de individuos, N, aumenta. Como ejemplo extremo, una r de 0,02 al año en una población de mil millones añade más de 20 millones de individuos al año. La misma tasa de crecimiento en una población de 100 añade solo 2 individuos por año. Incluso si r es constante, el número de individuos añadido a la población es una función de N.

En la naturaleza se observa el crecimiento exponencial cuando unos pocos individuos encuentran una nueva población en un nuevo hábitat, o cuando una población ha sido devastada por una catástrofe y luego empieza a recuperarse. Pero no es posible que el crecimiento exponencial continúe indefinidamente. Si una población de *Arabidopsis* crece exponencialmente durante un largo periodo de tiempo, realmente llenaría todo hábitat disponible. Cuando la **densidad de población,** el número de individuos por unidad de área, es muy alta, cabría esperar que la tasa de natalidad per cápita disminuyera, y que la tasa de mortalidad per cápita aumentara, haciendo que r declinase. Dicho de otra forma, el crecimiento en el mundo natural suele ser más **dependiente de la densidad.**

Crecimiento logístico

Para analizar lo que pasa cuando el crecimiento depende de la densidad, los biólogos utilizan un parámetro llamado capacidad de carga. La **capacidad de carga, *K*,** se define como el número máximo de individuos de una población que puede sustentarse en un hábitat particular durante un periodo de tiempo sostenido. La capacidad de carga de un hábitat depende de un gran número de factores: comida, espacio, agua, calidad del suelo, lugares donde descansar o anidar, y la intensidad de las enfermedades y depredación. La capacidad de carga puede cambiar de un año a otro, dependiendo de las condiciones.

Si una población de tamaño N está bajo su capacidad de carga K, la población debería seguir creciendo. Es decir, que la tasa de crecimiento poblacional debería ser proporcional a $(K - N)/K$:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r_{max} N \left(\frac{K - N}{K}\right)$$

Esta expresión se llama ecuación del crecimiento logístico. En la expresión $(K - N)/K$, el numerador define el número de individuos adicionales que pueden acomodarse en un hábitat con capacidad de carga K; dividiendo $K - N$ por K resulta este número de individuos proporcional. Así, $(K - N)/K$ describe la proporción de «recursos y espacio sin utilizar» en el hábitat. Puede interpretarse como la resistencia del medio al crecimiento. Cuando N es pequeño, entonces $(K - N)/K$ es grande y la tasa de crecimiento debería ser alta. Pero a medida que N aumenta, $(K - N)/K$ se iguala a cero y el crecimiento para. De esta forma, a medida que una población alcanza la capacidad de carga de su hábitat, su tasa de crecimiento se ralentiza.

La ecuación del crecimiento logístico describe el **crecimiento logístico poblacional,** o los cambios en la tasa de crecimiento que ocurren en función del tamaño de la población.

CUADRO 52.2 En detalle: desarrollo y aplicación de las ecuaciones de crecimiento poblacional

Para saber con más detalle cómo cambian los modelos de los biólogos del tamaño poblacional, consideremos los datos de las grullas blancas, que son aves grandes, nativas de los humedales de Norteamérica (**Figura 52.6**). La grulla blanca puede vivir más de 20 años en la naturaleza, pero es normal que las hembras tengan seis o siete años la primera vez que se reproducen. Las hembras ponen solo dos huevos al año y crían normalmente un polluelo. Basándose en estas características de la historia de vida, cabría esperar que la tasa de crecimiento de la grulla blanca sea sumamente baja.

Los conservacionistas controlan estas especies de cerca, ya que la caza y la destrucción de su hábitat ha reducido el número total de individuos en el mundo a unos veinte a mediados de la década de 1940. Desde entonces, los esfuerzos intensivos de conservación han resultado en una población actual total de unos 518 individuos. Esa cifra incluye un grupo de 237 individuos que crían en el Parque Nacional del Búfalo de los Bosques en Canadá. Además de esta población, recientemente se han establecido otras dos nuevas poblaciones de grullas blancas liberando individuos criados en cautividad. Uno de estos grupos vive cerca de la costa atlántica de Florida durante todo el año, y el otro grupo migra de las áreas de cría, al norte de Wisconsin, a las zonas de hibernación de la costa del golfo de Florida.

De acuerdo a los biólogos que están gestionando su recuperación, la especie dejará de considerarse en peligro cuando las dos nuevas poblaciones establecidas tengan 25 parejas de cría, es decir, unos 125 individuos cada una; y cuando la población no necesite complementarse con individuos criados en cautividad. ¿Cuánto tiempo llevará esto?

Crecimiento discreto

Las grullas blancas crían una vez al año, así que la forma más simple de expresar la tasa de crecimiento de este animal es comparando el número de individuos al comienzo de la estación de cría con el número de individuos al comienzo de la siguiente estación de cría.

Cuando una población cría durante estaciones discretas, su tasa de crecimiento puede calcularse como la de las grullas blancas. Para crear una expresión general de cómo crecen las poblaciones durante un intervalo de tiempo discreto, los biólogos usan N para representar el tamaño de la población. N_0 es el tamaño de la población en el momento cero (el punto de partida), y N_1 el tamaño de la población un intervalo de cría posterior. En forma de ecuación, la tasa de crecimiento se da como:

$$N_1 = N_0\lambda \qquad \textbf{(Ec. 52.3)}$$

El parámetro λ (landa) se denomina la **tasa de incremento finita.** (En matemáticas, una *tasa finita* se refiere a una tasa observada durante un periodo de tiempo dado. Un parámetro es una variable que afecta a la forma de una función pero no así a su naturaleza general). El total actual en Búfalo de los Bosques es de 237. Supongamos que se cuentan 248 grullas en la época de cría el año que viene. La tasa de crecimiento poblacional podría calcularse como 248/237 = 1,046 = λ. Dicho de otra manera, la población habrá crecido a un ritmo del 4,6 por ciento por año. Reformulando la expresión de la Ecuación 52.3 da:

$$N_1 = N_0\lambda \qquad \textbf{(Ec. 52.4)}$$

Dicho de forma más general, el tamaño de la población al final del tiempo t vendrá dada por:

$$N_1 = N_0\lambda^t \qquad \textbf{(Ec. 52.5)}$$

Esta ecuación resume cómo crecen las poblaciones durante la época de cría estacional. El tamaño de una población en el momento t es igual al tamaño inicial por la tasa de incremento finita multiplicada por sí misma t veces. En cierto sentido, λ funciona como la tasa de interés de un banco. Para las especies que crían una vez al año, el «interés» sobre la población se compone anualmente. Una cuenta de ahorro con el 5 por ciento de interés anual incrementa en un factor de 1,05 por año. Si una población está creciendo, entonces su λ es mayor que 1,0.

Si la estructura de edad de una población es estable, significa que la proporción de hembras de cada grupo de edad no cambia con el tiempo, y entonces su tasa de incremento finita también tiene una relación simple con su tasa reproductiva neta: $\lambda = R_0/g$, donde g es el tiempo de la generación. Esencialmente la división de la tasa de reproducción neta por el tiempo de generación da una tasa discreta.

Crecimiento continuo

Los parámetros λ y r (la tasa de incremento finita y la tasa de crecimiento per cápita) guardan una relación matemática sencilla. La mejor forma de entender esta relación es recordar que λ representa la tasa de crecimiento poblacional durante un intervalo discreto de tiempo. Por el contrario, r muestra la tasa de crecimiento per cápita en cualquier momento dado. Esto es por lo que r también se denomina tasa de incremento instantánea. La relación entre estos dos parámetros viene dada por:

$$\lambda = e^r \qquad \textbf{(Ec. 52.6)}$$

donde e es la base del logaritmo natural, o aproximadamente 2,72. (Para obtener ayuda con el uso de logaritmos, véase **BioHabilidades 5.** Nótese que la relación entre cualquier tasa finita y cualquier tasa instantánea viene dada por la tasa finita $= e^{\text{tasa instantánea}}$).

(Continúa en la página siguiente)

FIGURA 50.6 Las grullas blancas han sido el centro de atención de los esfuerzos intensivos de conservación.

(Continuación)

La sustitución de la Ecuación 52.6 en la Ecuación 52.5 resulta en

$$N_t = N_0 e^{rt} \qquad \textbf{(Ec. 52.7)}$$

Esta expresión resume cómo crece la población cuando cría constantemente, como lo hacen los seres humanos y las bacterias, en lugar de hacerlo a intervalos definidos. Para las especies que crían continuamente, el «interés» sobre la población se compone de forma continua. Sin embargo, cuando la tasa de crecimiento λ y r son equivalentes, las diferencias entre continuo y discreto son insignificantes.

Debido a que r representa la tasa de crecimiento en un momento dado, y ya que r y λ están tan estrechamente relacionadas, los biólogos calculan r de forma rutinaria para las especies que crían estacionalmente. En el ejemplo de la grulla blanca, $\lambda = 1{,}046 = e^r$. Para resolver r, toma el logaritmo natural de ambas partes. (BioHabilidades 5 explica cómo hacerlo con la calculadora). En este caso $r = 0{,}045$.

La tasa de incremento instantánea, r, también está directamente relacionada con la tasa de reproducción neta, R_0, introducida en el Cuadro 52.1. En la mayoría de los casos, r se calcula como R_0/g, donde g es el tiempo de generación. De esta forma, r se puede calcular a partir de los datos de la tabla de vida. Es una medida de tasa de crecimiento más útil que R_0, ya que r es independiente del tiempo de generación.

Resumiendo, los biólogos han desarrollado varias formas de calcular y expresar la tasa de crecimiento poblacional. La tasa de crecimiento expresada como λ tiene la ventaja de entenderse fácilmente, y R_0 tiene la ventaja de calcularse directamente a partir de los datos de la tabla de vida. Aunque r es un concepto algo más difícil, es la expresión más útil para la tasa de crecimiento, porque es independiente del tiempo de generación y es relevante para especies que crían estacional y continuamente.

Aplicación de los modelos

Para tener una mejor idea de r y de la Ecuación 52.7, consideremos la siguiente serie de preguntas sobre la grulla blanca. La clave para contestarlas es darse cuenta de que la Ecuación 52.7 tiene solo cuatro parámetros. Dados tres de ellos, puedes calcular el cuarto. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de resolver estos cuatro problemas:

1. Si en 1941 había 20 individuos vivos, y en 2007 518, ¿cuál es el valor de r? Aquí $N_t = 518$, $N_0 = 20$, y $t = 66$ años. Sustituye estos valores en la Ecuación 52.7 y calcula r. Luego comprueba tu respuesta con la solución al final de este cuadro[1].
2. En los informes más recientes de los biólogos sobre el programa de recuperación de la grulla blanca, se estima que las bandadas deberían ser capaces de sostener una r de 0,046 en el futuro inmediato. Si la bandada actual contiene 237 individuos, ¿cuánto tardará la población en doblarse? Aquí $N_0 = 237$, $N_t = 2 \times 237 = 474$. En este caso, tienes que resolver t en la Ecuación 52.7. Comprueba tu respuesta[2].
3. En 2002 una pareja de aves de la bandada que vive en Florida todo el año crió prole con éxito (nueve años después de que se introdujeran las primeras grullas). En 2003 otra pareja de aves de esta población volvió a conseguirlo. Si el número de parejas que crían continúa doblándose cada año, ¿cuánto se tardará en llegar a 25 parejas que críen? (Recuerda que $l = 2{,}0$ si una población se dobla cada año). Si $N_0 = 2$ y $N_t = 25$, calcula t y comprueba tu respuesta[3].
4. La bandada de grullas blancas que migra entre Wisconsin y Florida se fundó en 2001. Si el desarrollo es como el de la bandada residente en Florida, el primer intento con éxito de cría tendrá lugar en 2010, nueve años después de la introducción inicial. Supongamos que la tasa de crecimiento instantáneo para el número de parejas que crían en esta población será del 0,05. ¿En qué año la población que cría alcanzará las 25 parejas? Ese es el año en que la grulla blanca dejará de estar en la lista de especies amenazadas. Aquí $N_0 = 1$, $N_t = 25$, y $r = 0{,}05$. Calcula t, y suma ese número de años a 2010, luego comprueba tu respuesta[4].

[1] $r = 0{,}049$; [2] $t = 15$ años; [3] $t = 3{,}64$ años; [4] 2074

Así como el crecimiento exponencial era independiente de la densidad de población, el crecimiento logístico depende ella. El **Cuadro 52.2** explora con más detalle los modelos de crecimiento poblacional y cómo se aplican.

La **Figura 52.7a** ilustra la dependencia del crecimiento en la densidad de una población hipotética. Nótese que la gráfica tiene tres secciones. Inicialmente el crecimiento es exponencial, es decir, que r es constante. Con el tiempo, N incrementa hasta el punto donde empiezan a surgir la competición por los recursos u otros factores dependientes de la densidad. Como resultado, la tasa de crecimiento empieza a disminuir y finalmente se iguala a cero. Cuando la población se encuentra en la capacidad de carga del hábitat, la gráfica del tamaño poblacional en relación con el tiempo es una recta.

La **Figura 52.7b** muestra los datos del crecimiento logístico de poblaciones de laboratorio de dos especies de protistas ciliadas (véase Capítulo 29): *Paramecium aurelia* y *P. caudatum*. En este experimento, un investigador colocó 20 individuos de una de las especies en 5 ml de una solución. Creó muchas réplicas de estos medios de 5 ml para cada especie por separado. Mantuvo las condiciones lo más constantes posible añadiendo igual número de células bacterianas de comida cada día, limpiando la solución cada dos días, y manteniendo el pH en 8,0. Como muestra la gráfica, ambas especies exhibieron un crecimiento logístico en ese medio. Sin embargo, la capacidad de carga difirió entre las dos especies. La densidad máxima media de *P. aurelia* fue de 448 individuos por ml, pero la de *P. caudatum* fue de 128 individuos por ml.

En ambas especies de *Paramecium* de este experimento, el crecimiento exponencial solo pudo mantenerse durante cinco días. El crecimiento exponencial suele tener una vida corta. Cuando el tamaño de la población aumenta, la tasa de crecimiento poblacional tiene que disminuir. ¿Por qué? ¿Qué factores hacen que las tasas de crecimiento cambien?

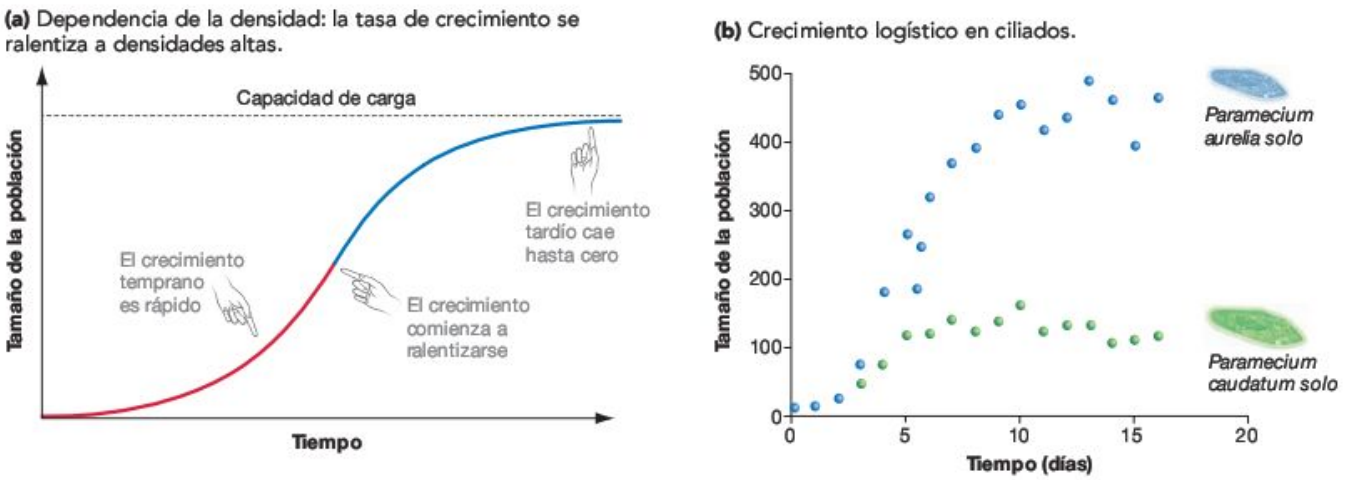


FIGURA 52.7 El crecimiento logístico depende del tamaño de la población. (a) Curva hipotética que ilustra el patrón predicho por la ecuación del crecimiento logístico. Este patrón suele darse cuando un número pequeño de individuos coloniza un hábitat sin ocupar. Inicialmente, *r* es alta porque la competencia por los recursos es baja o inexistente. La capacidad de carga depende de calidad del hábitat y puede variar con el tiempo. **(b)** Datos procedentes de los experimentos en el laboratorio con dos especies de *Paramecium*.

EJERCICIO En el apartado (b), dibuja líneas discontinuas rectas que indiquen la capacidad de carga para cada especie.

¿Qué limita la tasa de crecimiento y el tamaño de la población?

El tamaño de la población cambia como resultado de dos tipos de factores generales: (1) factores independientes de la densidad y (2) factores dependientes de la densidad. Los factores independientes de la densidad alteran las tasas de natalidad y mortalidad independientemente del número de individuos de la población. Los cambios independientes de la densidad suelen estar provocados por cambios en el medio abiótico, como variaciones en los patrones del tiempo o eventos catastróficos tipo huracanes, olas de frío, erupciones volcánicas o sequías. Por el contrario, los factores dependientes de la densidad suelen ser bióticos, y cambian de intensidad en función del tamaño de la población. Por ejemplo, la depredación media de los ciervos puede incrementar cuando la población es grande, o la competencia por la comida y la hambruna se vuelven más comunes. Cuando hay muchos árboles, estos disponen de menos agua, nutrientes y luz del sol, y así producen menos semillas. La tasa de mortalidad puede aumentar, y la de natalidad decrecer cuando hay una densidad de población alta.

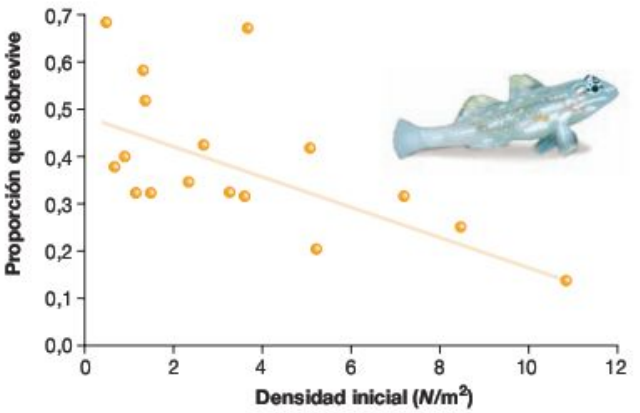
Para entender mejor el estudio de los factores dependientes de la densidad que afectan al tamaño de la población, consideremos los datos de la **Figura 52.8:**

- La gráfica de la Figura 52.8a presenta los resultados de un estudio experimental sobre unos peces de coral llamados gobios. Cada punto representa un arrecife artificial idéntico, construido por un investigador a partir de restos de un arrecife de coral real. La densidad inicial, trazada a lo largo del eje horizontal, es el número de peces marcados que se liberaron en cada arrecife artificial al comienzo del experimento. La proporción que sobrevivió, trazada en el eje vertical, es el número de estos individuos introducido que todavía vive en el arrecife dos meses y medio después. Esta gráfica muestra una fuerte dependencia en la densidad por parte de la supervivencia.
- La gráfica de la Figura 52.8b procede de un estudio a largo plazo del gorrión cantor de la isla Mandarte, en la Columbia británica. Cada punto representa un año diferente. La densidad de hembras, trazada a lo largo del eje horizontal, es el número de hembras que criaron en la isla; el tamaño de la nidada, trazado en el eje vertical, es el número medio de huevos puesto por cada hembra. Esta gráfica indica una fuerte dependencia en la densidad por parte de la fecundidad.

Los cambios en la supervivencia y la fecundidad dependientes de la densidad provocan un crecimiento poblacional logístico. De esta forma, los factores dependientes de la densidad definen la capacidad de carga de un hábitat en particular. Si hubiera muchos gobios, morirían o emigrarían. Si hubiera muchos gorriones, el número medio de huevos producidos disminuiría.

Sin embargo, es importante reconocer que *K* varía entre especies y poblaciones, y que esta variación afecta tanto a las tasas de crecimiento como al tamaño de la población. *K* varía porque para cualquier especie en particular algunos hábitats son mejores que otros dadas las diferencias en la disponibilidad de alimentos, la abundancia de predadores, y otros factores dependientes de la densidad. En otras palabras, *K* varía en el espacio. También varía con el tiempo, según las condiciones sean mejores en unos años que en otros. Además, la misma región puede tener una capacidad de carga muy diferente para distintas especies. La misma zona tenderá a sostener muchos más individuos de especies pequeñas que de especies grandes, simplemente porque los individuos grandes necesitan más espacio y recursos. Estas sencillas observaciones ayudan a explicar la variación en el tamaño total de la población que existe entre especies y entre poblaciones de la misma especie.

(a) La supervivencia disminuye con las densidades de población altas.



(b) La fecundidad disminuye con las densidades de población altas.

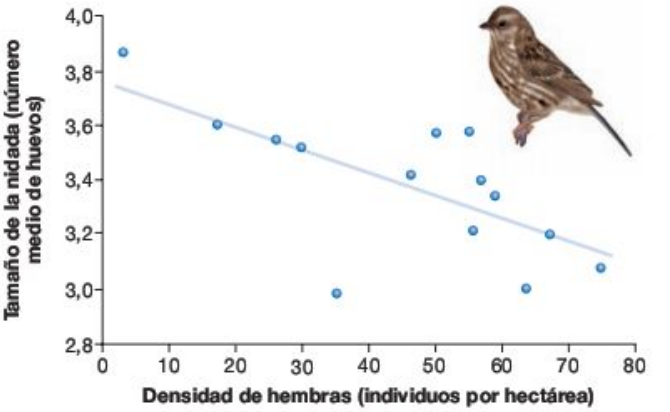


FIGURA 52.8 El crecimiento dependiente de la densidad resulta de los cambios en la supervivencia y la fecundidad. **(a)** Cuando los gobios se agrupan en densidades poblacionales diferentes en arrecifes artificiales, la supervivencia es mayor a menores densidades. **(b)** En la población de gorriones cantores de la isla de Mandarte, existe una fuerte correlación negativa entre densidad de población en un año particular y el número medio de huevos (tamaño de nidada) producido por las hembras.

PREGUNTA Cuando las poblaciones de gorriones cantores poseen una densidad alta y se proporciona comida extra a las hembras de forma experimental, el tamaño medio de la nidada es mucho mayor que el esperado en los datos del apartado (b). Basándote en estos datos, formula una hipótesis para explicar por qué el tamaño medio de la nidada declina a densidades altas.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las poblaciones crecen exponencialmente a menos que se ralentice la dependencia de la densidad.
- Los factores dependientes de la densidad que influyen en las tasas de crecimiento poblacional incluyen depredación, enfermedades, y la competencia por los recursos como comida y luz solar.

Deberías ser capaz de...

1) Proponer un factor dependiente de la densidad que limite el crecimiento de *Paramecium aurelia* y diseñar un experimento para probar esa hipótesis.
2) Formular una hipótesis para explicar por qué la capacidad de carga de *P. caudatum* de la Figura 52.7 es mucho más baja que la capacidad de carga de *P. aurelia* y diseñar un experimento para probar esta hipótesis.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Modeling Population Growth

52.3 Dinámicas poblacionales

Las herramientas presentadas en las dos secciones anteriores proporcionan un fundamento para indagar en el estudio de las **dinámicas poblacionales,** es decir, en los cambios de las poblaciones en el tiempo. Las investigaciones sobre las dinámicas poblaciones han destapado una gran variedad de pautas en la naturaleza, aparte del crecimiento exponencial y logístico.

Como ejemplo inicial del cambio en el tamaño de una población con el tiempo, consideremos los datos del experimento más largo de la historia de la biología: el experimento de Park Grass en Rothamsted, Reino Unido. En 1856 los investigadores establecieron una serie de solares de entre 0,1 y 0,2 ha en una pradera de heno que tenía un suelo de características y vegetación uniformes. Desde entonces, algunos de los enclaves han recibido regularmente tratamientos fertilizantes o cal (una mezcla de calcio y óxidos de magnesio), y otros se han vigilado sin aplicarles tratamiento. Cada año los investigadores registraban las especies de plantas que había en cada enclave como índice del tamaño poblacional.

El clima era el mismo en todos los enclaves, ambos regímenes de fertilización eran constantes, y todos los enclaves estaban expuestos a las mismas enfermedades y a los mismos predadores. Incluso así, se dieron varios cambios drásticos en el tamaño de la población. Cuando se analizaron los datos desde 1920 a 1979, surgieron cuatro patrones principales entre las 43 especies presentes. Diez de las especies mostraron una cresta de abundancia seguida de una disminución durante un periodo de 60 años (**Figura 52.9a**). Cinco especies aumentaron su abundancia, y luego se estabilizaron (**Figura 52.9b**). Cinco especies disminuyeron regularmente, y 21 no mostraron ningún cambio perceptible (**Figura 52.9c**).

En muchos casos, las pautas de cambio a lo largo del tiempo parecían guardar alguna relación con los aspectos de la historia de vida. Por ejemplo, las especies que mantuvieron un tamaño de población constante durante 60 años tienen esperanzas de vida mayores y una r_{max} menor que otras especies del lugar. Para interpretar estas observaciones los biólogos sugirieron que estas especies asignaban más energía y recursos a la capacidad competitiva que a la reproducción. En consecuencia, estas especies eran capaces de mantener una abundancia durante un mayor periodo de tiempo. Por el contrario, las especies que aumentaban su abundancia y luego disminuían o se mantenían, tenían una r_{max} mayor, una edad más temprana en su primera reproducción y esperanzas de vida

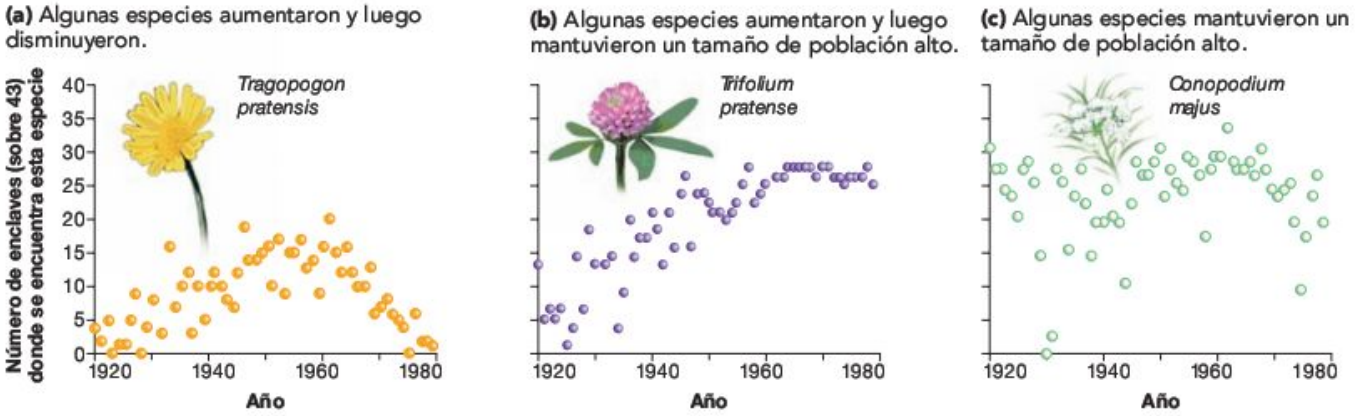


FIGURA 52.9 Distintos patrones de cambios a largo plazo en las poblaciones de especies de heno. Las gráficas muestran algunos de los diferentes patrones de las dinámicas poblacionales desde 1920 hasta 1979 entre especies del experimento de Park Grass, que comenzó en 1856.

más cortas que las especies que mantenían un tamaño poblacional constante. Los investigadores todavía están estudiando por qué algunas de estas especies permanecían constantes con el tiempo mientras otras disminuían.

¿Cómo cambian las metapoblaciones con el tiempo?

Si hojeas una guía de árboles, pájaros o mariposas, probablemente encuentres mapas que indiquen que la mayoría de las especies ocupan un área extensa. Sin embargo, en realidad las preferencias de hábitat de muchas especies son limitadas, y los individuos ocupan solo pequeñas parcelas aisladas dentro de un área extensa. Los prados ocupados por la mariposa *Melitaea cinxia* (una especie en peligro nativa de las islas de Aland de las costas finlandesas, **Figura 52.10**) son un ejemplo muy estudiado de este patrón.

Si los individuos de una especie ocupan muchas parcelas pequeñas de hábitat, de manera que forman muchas poblaciones independientes, se dice que presentan una **metapoblación.** *Melitaea cinxia* existen de forma natural como metapoblaciones. Pero, ya que los humanos están reduciendo grandes y contiguas áreas de bosques y praderas para aislar parcelas o reservas, cada vez se obliga a más especies a agruparse en metapoblaciones.

Estudios recientes sobre *Melitaea cinxia* de Ilkka Hanski y sus colaboradores, ilustran las consecuencias de la estructura metapoblacional para especies amenazadas. El trabajo comenzó con un reconocimiento de los hábitats de prado de las islas. Ya que las orugas de *Melitaea cinxia* se alimentan solo de dos tipos de planta huésped, *Plantago lanceolata* y *veronica spicata*, el equipo fue capaz de ubicar con exactitud hábitats potenciales para las mariposas. Estimaron el tamaño poblacional dentro de cada parcela contando los nidos de larvas. De los 1.502 prados que contenían las plantas huésped, 536 albergaban *Melitaea cinxia*. Las parcelas variaban de 6 m^2 a 3 ha de superficie. La mayoría solo tenían un par de adultos y un grupo de larvas, pero las poblaciones más grandes contenían cientos de parejas adultas y 3.450 larvas.

FIGURA 52.10 *Melitaea cinxia* vive en parcelas de prados. Esta mariposa se ha extinguido en muchas de sus montañas iniciales, ahora solo se encuentra en las islas de Aland, cerca de Finlandia.

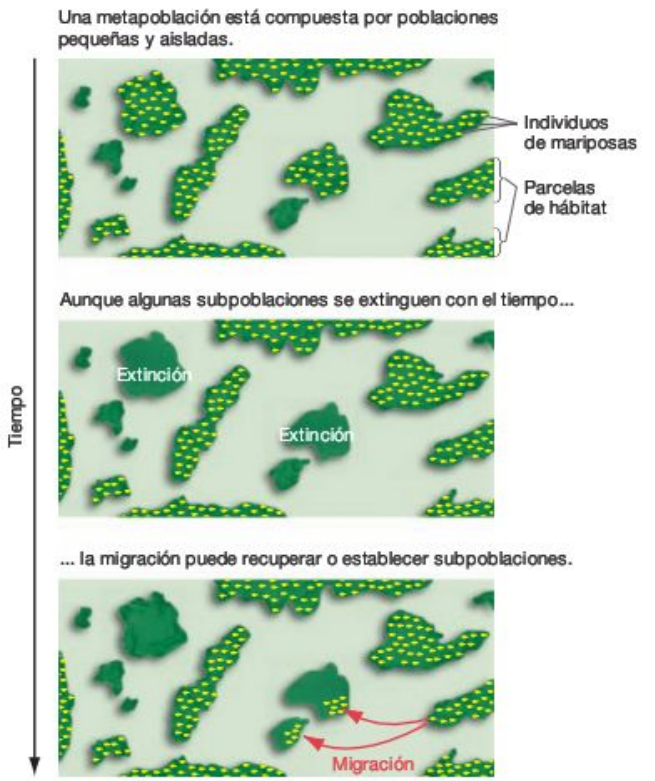


FIGURA 52.11 Las dinámicas de las metapoblaciones dependen de la extinción y la recolonización. El tamaño total de la población permanece relativamente estable incluso si alguna subpoblación se extingue. Estas poblaciones pueden recuperarse por las migraciones, y los hábitats sin ocupar pueden colonizarse.

La **Figura 52.11** ilustra cómo cabe esperar que una metapoblación como esta cambie con el paso de los años. Dado un tiempo suficiente, se espera que cada población dentro de una metapoblación más grande se extinga. El motivo puede ser una catástrofe, como una tormenta o un vertido de petróleo; también puede ser el brote de una enfermedad, o una afluencia repentina de depredadores. Sin embargo, la migración procedente de poblaciones cercanas puede restablecer las poblaciones en estos fragmentos de hábitat vacíos. De esta forma, hay un equilibrio entre extinción y recolonización. Aunque las subpoblaciones son intermitentes a lo largo del tiempo, la población total se mantiene en un número estable de individuos.

¿Este modelo de metapoblación describe las dinámicas poblacionales correctamente? Para responder a esta pregunta, el grupo de Hanski llevó a cabo un estudio de marcaje y recaptura. (El **Cuadro 52.3** de la página 1.188 da más detalles de cómo se realizó este estudio). De las 1.731 mariposas que los biólogos marcaron y liberaron, se volvieron a capturar 741 durante el verano. De estos individuos, el 9 por ciento se encontraba en parcelas que no estaban ocupadas previamente. Esta tasa de migración es lo suficientemente alta como para sugerir que las parcelas donde la población se ha extinguido pueden recolonizarse. Repitieron el reconocimiento dos años después de su censo inicial. Tal como predice el modelo metapoblacional, algunas poblaciones se habían extinguido y se habían creado otras nuevas. De media, las mariposas se perdieron en 200 parcelas cada año; 144 parcelas sin ocupar se colonizaron y repoblaron cada año. El tamaño total de la población era relativamente estable incluso aunque la población integrante fuera inestable.

Resumiendo, la historia y futuro de una metapoblación está determinada por los nacimientos y las muertes de las poblaciones constituyentes, tal y como las dinámicas de una población aislada lo hace por los nacimientos y muertes de los individuos. Como mostrará la sección final de este capítulo, estas dinámicas son muy importantes para la recuperación de especies amenazadas.

¿Por qué algunas poblaciones son cíclicas?

Uno de los patrones más sorprendentes de las dinámicas poblacionales también ha sido uno de los más difíciles de comprender. Los **ciclos poblacionales** son fluctuaciones regulares de tamaño que presentan las poblaciones de algunos animales. La **Figura 52.12** muestra un caso clásico de ciclo poblacional: las poblaciones de liebre americana y lince en el norte de Canadá. Las liebres americanas son herbívoras y son la presa principal del lince.

La mayoría de las hipótesis para explicar los ciclos poblacionales giran en torno a algún tipo de factor dependiente de la densidad de población. La idea es que la depredación, las enfermedades, o la carestía de alimento se intensifican de forma drástica a altas densidades de población y hacen que el nú-

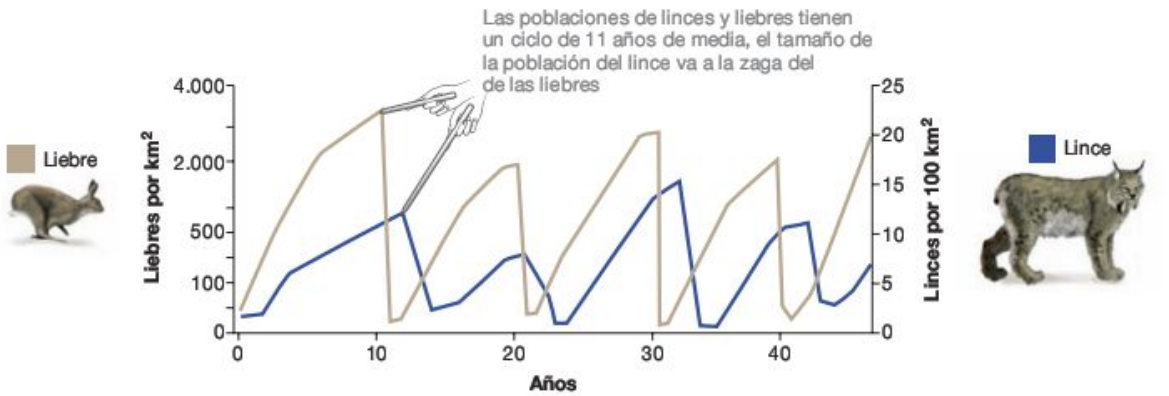


FIGURA 52.12 Las poblaciones de liebres y linces tienen un ciclo sincrónico. Para que sea más fácil de leer, el eje vertical izquierdo, que indica la densidad de liebres, no es lineal.

mero de habitantes caiga en picado. Sin embargo ha sido extremadamente difícil documentar una relación entre los ciclos poblacionales y factores como la intensidad de la depredación, los brotes de enfermedades, o la disponibilidad de alimento.

Aunque el ciclo de los linces y liebres se documentó a principios del siglo XX, no se comprendió bien. Se propusieron dos hipótesis para explicar estas dinámicas poblacionales:

1. Las liebres agotan toda su comida cuando su población alcanza una densidad alta y luego se mueren de hambre; en respuesta, los linces también se mueren de hambre.
2. Las poblaciones de linces alcanzan una densidad alta en respuesta a aumentos en la densidad de las liebres. A gran densidad, los linces comen tantas liebres que la población de presas cae en picado.

Dicho de otro modo, o las liebres controlan el tamaño poblacional de los linces, o los linces controlan el tamaño poblacional de las liebres.

Para probar estas hipótesis de forma rigurosa, los investigadores establecieron una serie de solares de estudio de 1 km^2 en hábitats de bosque boreal (**Figura 52.13**). Se dejaron tres solares sin manipular. Se cercó un solar con una verja eléctrica, y con una malla de forma que no permitía el acceso de linces pero sí el de liebres. En dos solares, se suministraba alimento extra para las liebres durante todo el año. Otro solar disponía de una valla que impedía la entrada de linces, donde también se suministraba alimentos extra para las liebres. Luego, los biólogos controlaron el tamaño de las poblaciones de liebres y linces durante un periodo de 11 años, o lo que es lo mismo, el tiempo suficiente para que se complete un ciclo de ambas poblaciones.

Como muestran los datos de la Figura 52.13, los solares en los que no había predadores manifestaron poblaciones mayores de liebres en los picos de los ciclos que los solares sin controles. Este resultado apoya la hipótesis de que la depredación por parte de los linces merma las poblaciones de

Experimento

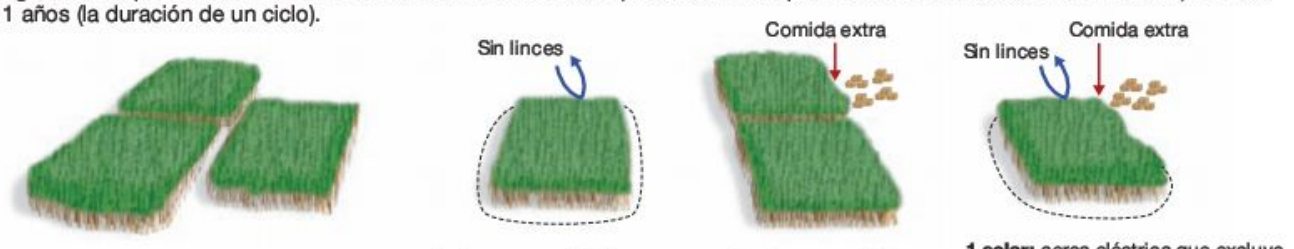
Pregunta: ¿Qué factores controlan los ciclos poblacionales de las liebres y los linces?

Hipótesis: La depredación, la disponibilidad de alimentos, o una combinación de ambos factores controla dicho ciclo.

Hipótesis nula: Tal ciclo no está determinado ni por la depredación, ni la disponibilidad de alimentos, ni la combinación de ambos factores.

Diseño del experimento:

Registro de la población de liebres en siete solares de estudio (hábitats de bosque boreal similares, cada uno de 1 km^2) durante 11 años (la duración de un ciclo).



3 solares: controles sin manipulación humana

1 solar: cerca eléctrica que excluye a los linces pero permite el acceso de liebres

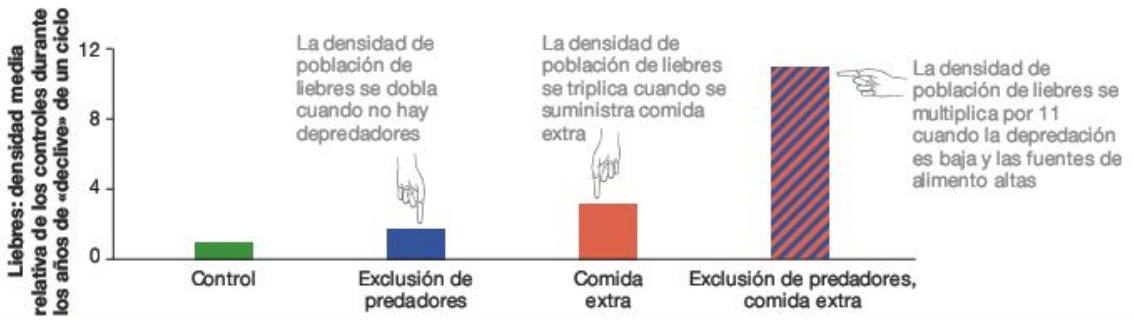
2 solares: suministro de comida extra para liebres

1 solar: cerca eléctrica que excluye a los linces pero que permite el acceso de liebres; suministro de comida extra para estas últimas

Predicción: Las poblaciones de liebres en al menos un tipo de solar manipulado será mayor que la población media de los solares sin manipular.

Predicción de la hipótesis nula: Las poblaciones de liebres serán iguales en todos los solares.

Resultados:



Conclusión: Las poblaciones de liebres están limitadas tanto por la depredación como por la disponibilidad de alimentos. Cuando la limitación de la depredación y la comida tienen lugar al mismo tiempo, tienen un mayor efecto que cualquiera de los factores por separado.

FIGURA 52.13 Evidencia experimental de que la depredación y la disponibilidad de alimentos dan lugar al ciclo poblacional entre linces y liebres.

PREGUNTA Formula una hipótesis para explicar por qué la combinación de la falta de depredación con el incremento de comida tiene un efecto tan importante en el tamaño de la población de liebres.

liebres. Sin embargo, los solares con comida extra tenían picos poblacionales incluso mayores, y los solares con comida extra y exclusión de depredadores tenían poblaciones de liebres más de 11 veces mayores que el resto.

Estos datos apoyan las hipótesis de que las poblaciones están limitadas por la disponibilidad de comida, así como por la depredación, y que la disponibilidad de alimento y la depredación intensifican la relación, es decir, el efecto conjunto de la comida y depredación es mucho mayor que su impacto aislado. La investigación sobre el porqué continúa. Mientras, el estudio ilustra el poder de un experimento bien diseñado para resolver grandes controversias en Biología.

¿Cómo afecta la estructura por edad al crecimiento poblacional?

Como muestra la tabla de vida de la Sección 52.1, la edad tiene un efecto decisivo en la probabilidad de que un individuo se reproduzca y sobreviva al siguiente año. Pero el análisis de estos datos excluyen un punto crítico sobre las edades de los individuos de una población: la **estructura por edad** de una población ejerce una importante influencia en el crecimiento de la población con el tiempo. Para ver cómo afectan a las dinámicas poblacionales los cambios en la estructura por edad, consideremos dos casos en los que se han registrado cambios en la estructura por edad. Uno de los ejemplos concierne a una planta floral, y el otro se centra en nuestra propia especie.

Estructura por edad de una *Primula vulgaris* Conocida como primavera, fotografiada en la **Figura 52.14a,** crece en los bosques de Europa occidental. Estas plantas crecen en el suelo del bosque y pueden germinar, madurar y producir prole solo en entornos relativamente bien iluminados creados cuando un árbol alto cae y abre un agujero en la bóveda del bosque. No obstante, estos espacios o huecos soleados tienen una vida corta, ya que tanto los árboles jóvenes como los maduros de alrededor crecen y rellenan el hueco. Mientras crecen, los niveles de luz en el hueco declinan y el medio se vuelve, de forma paulatina, inhabitable para especies como *Primula vulgaris*.

Hace poco, los biólogos se propusieron documentar cómo respondían las poblaciones de esta planta a estos medios boscosos efímeros. Los investigadores se plantearon la hipótesis de que las poblaciones en los nuevos huecos y en huecos con mayor disponibilidad solar experimentarían altas tasas de reproducción y una estructura por edad caracterizada por un gran número de jóvenes. Los investigadores también se plantearon la hipótesis de que según disminuyen los niveles de luz en un espacio en particular debido al crecimiento de los árboles contiguos, la reproducción de *Primula vulgaris* disminuiría. Como resultado, la estructura por edad de las poblaciones en los huecos más antiguos debería estar caracterizada por una gran proporción de individuos de etapas adultas.

Para probar estas hipótesis, los investigadores seleccionaron ocho poblaciones comunes de *Primula vulgaris* creciendo en una variedad de niveles de luz. El equipo estableció solares de estudio de 1 m^2 dentro de cada hueco y estudió aproximadamente 350 individuos por población. A cada individuo se le asignó una de cinco edades: brote, joven, o adulto en alguna de las tres clases de tamaño. Como muestra la **Figura 52.14b,** los datos apoyaron la hipótesis de que en los huecos con nivel alto de luz, las poblaciones tenían una mayor proporción de jóvenes que en los huecos con menor nivel de luz. Además, la proporción de individuos jóvenes disminuyó con el tiempo en todos los espacios según mermaba el nivel de luz. De estos datos se averiguaron tres aspectos primordiales sobre las dinámicas de las poblaciones de *Primula vulgaris:*

1. Las poblaciones que están dominadas por jóvenes deberían experimentar un crecimiento rápido. Sin embargo, después el tamaño de la población debería disminuir con el tiempo debido a un factor independiente de la densidad: la sombra de los árboles.

(a) *Primula vulgaris* viven en espacios soleados de bosques.

(b) La estructura por edad de la población de *Primula vulgaris* varía con la edad del hueco.

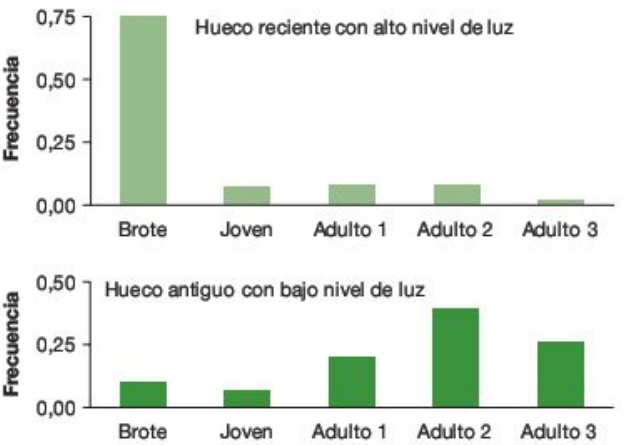


FIGURA 52.14 La estructura por edad de la población de *Primula vulgaris* cambia con el tiempo. En las gráficas, los individuos de «adulto 1», «adulto 2» y «adulto 3» poseen un tamaño y edad cada vez mayor.

EJERCICIO Crea una tercera gráfica que muestre la distribución por edad de un hueco completamente cubierto donde los niveles de luz sean tan bajos como antes de que existiese el hueco.

2. La trayectoria a largo plazo de la población total de *Primula vulgaris* en un espacio puede que dependa de la frecuencia y severidad de las tormentas de viento que derriban árboles y crean huecos de luz. Si es así, significa que las dinámicas de las poblaciones de *Primula vulgaris* se rigen por un factor abiótico independiente de la densidad.
3. En una gran extensión de bosque, la población de *Primula vulgaris* consistirá en un gran número de subpoblaciones, algunas de las cuales suelen ser muy pequeñas. Cada una de ellas surge, crece y se extingue con el tiempo. Recordemos que los biólogos dicen que un grupo de poblaciones pequeñas y aisladas como estas representan una metapoblación. *Primula vulgaris* tiene una estructura metapoblacional.

Estructura por edad en poblaciones humanas Consideremos al ser humano como otro ejemplo de la influencia de la estructura por edad en las dinámicas poblacionales. En países donde el desarrollo industrial y tecnológico sucedió hace ya varias décadas, la supervivencia ha sido alta y la fecundidad baja desde entonces. Como resultado, estas poblaciones no crecen rápido. Cuando los investigadores crean una gráfica con barras horizontales que representan el número de hombres y mujeres de cada grupo de edad de una población como esta, obtienen una pirámide de edad como la de la **Figura 52.15a.** El patrón más sorprendente de estos datos es que el número de individuos de cada grupo de edad es similar. Esta uniformidad se debe a que todos los años nace el mismo número de niños y la mayoría sobreviven hasta la vejez. De esta forma, el análisis de una pirámide de edad puede proporcionar información importante sobre la historia de una población.

El estudio de las distribuciones por edad también ayuda a los investigadores a predecir el futuro de una población. Por ejemplo, no se espera que las poblaciones de países industrializados crezcan especialmente rápido, ya que tan solo un número reducido de individuos alcanzará la madurez sexual en un futuro cercano. Las líneas blancas y las barras más claras de la Figura 52.15a muestran las expectativas de estructura por edad de un país desarrollado (Suecia) en el año 2050. Desde el año 2000 solo se han producido cambios modestos en la distribución por edad porque la supervivencia ha aumentado mientras que la fecundidad ha permanecido estable. Las expectativas hacen un llamamiento a las políticas públicas que concierne a países como este: cómo preocuparse por una población cada vez más anciana.

Por el contrario, en la distribución por edad en los países menos desarrollados, como muestra la **Figura 52.15b,** los jóvenes predominan en la población. Este tipo de distribución por edad se da cuando las poblaciones han sufrido un crecimiento rápido con un mayor número de niños nacidos que individuos más ancianos. Debido a las mejoras decisivas en la sanidad, la mayoría de los individuos nacidos ahora pueden sobrevivir hasta la madurez sexual. En la Figura 52.15b, la distribución por edad esperada para el 2050 en Honduras se basa en una supervivencia alta continua y en un patrón que tienen lugar reiteradamente en el mundo: cuando la mortalidad infantil disminuye en un país, la tasa de fecundidad empieza a reducirse en una o dos generaciones. Las líneas blancas y las barras claras de la Figura 52.15b son relativas incluso para las edades entre 0 y 55 —es decir que el crecimiento rápido ha parado— ya que se espera que la fecundidad sea relativamente baja y la supervivencia alta. Los datos de las expectativas también ilustran políticas públicas que conciernen a estos países: las facilidades de educación y trabajo para un grupo enorme de jóvenes que alcanzarán la edad adulta.

Los datos de la Figura 52.15b señalan otro tema importante: debido al rápido crecimiento en los países en vías de desarrollo, el tamaño total de la población incrementará drásticamente en estas naciones. Gran parte de este incremento se

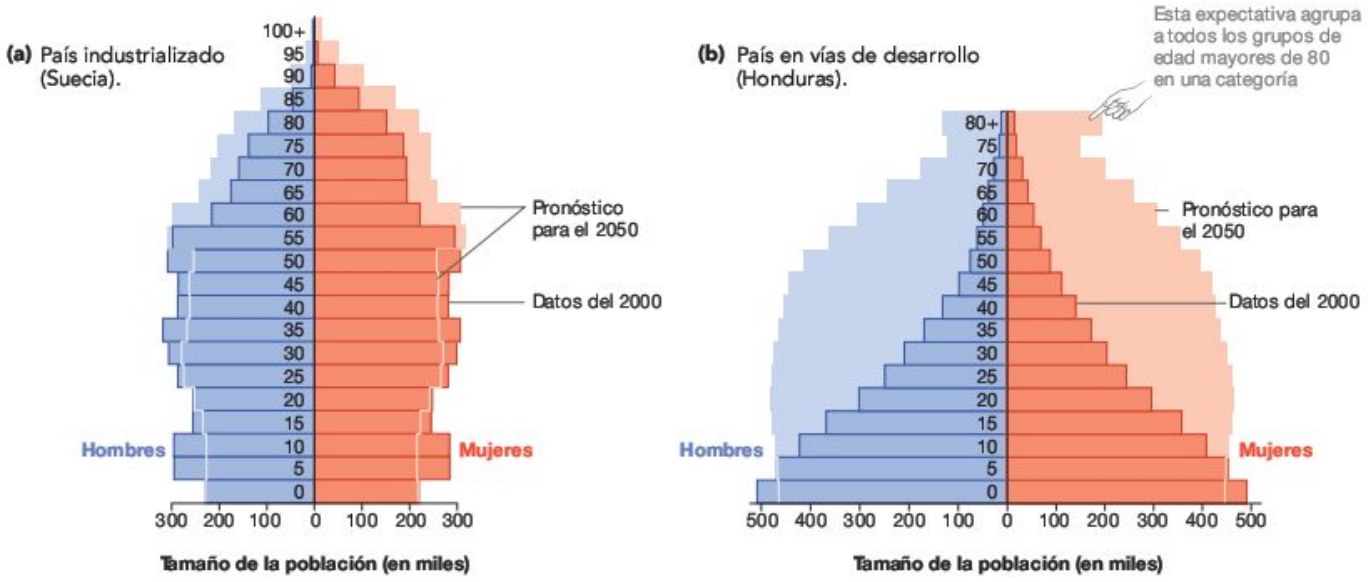


FIGURA 52.15 La estructura por edad de las poblaciones de seres humanos varía drásticamente. La distribución por edad muestra que el número de hombres y mujeres de 5 años aumenta de 0 a 100.

CUADRO 52.3 Estudios de marcaje y recaptura

Para estimar el tamaño de la población de organismos sedentarios (inmóviles en gran parte), los investigadores muestrean los hábitats apropiados contando los individuos que encuentran dentro de los transectos o de solares rectangulares —llamados cuadratines— establecidos en lugares al azar en el hábitat. Estas contabilizaciones pueden extrapolarse a la superficie entera del hábitat para estimar el tamaño total de la población. Además, pueden compararse con censos posteriores para registrar tendencias con el tiempo.

Por el contrario, la estimación del tamaño total de la población de los organismos que se mueven y que no se congregan en manadas es un reto mucho mayor. En especies como *Melitaea cinxia*, la población dentro de los cuadratines muestreados o a lo largo de los transectos cambia constantemente según los individuos entran y salen. Es más, puede ser difícil determinar si un individuo en particular ya ha sido contado.

Sin embargo, si se puede capturar individuos y etiquetarlos de alguna manera, el tamaño total de la población puede estimarse usando un acercamiento llamado marcaje y recaptura. Para comenzar el estudio de marcaje y recaptura, los investigadores capturan individuos y los marcan con cintas en las patas, orejas, o algún otro medio de identificación. Después se libera a los individuos, permitiéndoles mezclarse con los animales sin marcar en la población durante un periodo de tiempo. Luego se realiza un segundo esfuerzo de captura, y se registra el porcentaje de individuos que poseían alguna marca.

Para estimar la población total a partir de estos datos, los investigadores asumen que el porcentaje de individuos marcados y recapturados es igual al porcentaje de individuos marcados sobre la población total. Esta suposición debe ser válida cuando no exista un sesgo respecto a los individuos capturados en cada intento para la muestra. Es importante que los individuos no aprendan a evitar las trampas después de haber sido capturados una vez y que no emigren o mueran como consecuencia de ello.

La relación entre los individuos marcados y sin marcar puede expresarse de forma concisa mediante el álgebra:

$$\frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N}$$

En esta ecuación, m_2 es el número de animales marcados en el segundo muestreo (la recaptura), n_2 es el número total de animales (marcados y sin marcar) en el segundo muestreo, n_1 es el número de animales marcados en el primer muestreo, y N es el tamaño total de la población. Conociendo los valores de m_2, n_2 y n_1 los investigadores pueden estimar N.

Si entiendes cómo estimar el tamaño de la población en un estudio de marcaje y recaptura, deberías ser capaz de hacerlo con este ejemplo: supongamos que los investigadores marcaron a 255 animales y que después pudieron atrapar un total de 162 individuos de la población, de los cuales 78 estaban marcados. ¿Cuál es la estimación del tamaño total de la población? Despeja N y comprueba tu respuesta.[1]

[1] $N = 530$

deberá al aumento de la supervivencia. Pero también se espera que el número de descendientes nacidos cada año permanezca alto, aunque se prevé que la fecundidad disminuya de forma significativa. Este resultado parece paradójico, pero se basa en una observación clave: ahora hay tantas mujeres jóvenes en estas poblaciones que el número total de nacimientos permanecerá alto aunque el número medio de hijos por mujer sea mucho menor que en la generación anterior. Para llegar a esta conclusión, los biólogos dicen que estas poblaciones tienen una velocidad o inercia. En combinación con una supervivencia alta, las pirámides de población como estas hacen que sean inevitables los incrementos continuos del tamaño de la población.

Como muestran estos ejemplos, la comprensión de la estructura por edad es un elemento clave del análisis de las dinámicas poblacionales en seres humanos y otras especies. Ahora, veamos con más detalle los recientes cambios y expectativas de la población humana mundial.

Análisis de los cambios en la tasa de crecimiento de poblaciones humanas

Los estudios sobre los cambios de las grullas blancas en las poblaciones de Park Grass durante periodos de 60 años son de un valor extraordinario. Pero seis décadas parecen poco en comparación con los datos disponibles de las dinámicas poblacionales humanas.

Se han usado datos arqueológicos y antropológicos para estimar el tamaño de las poblaciones humanas en los últimos 250 años (**Figura 52.16**). Aunque la forma de la curva se asemeja en cierto grado a los ejemplos del crecimiento exponencial de la Figura 52.5, la tasa de crecimiento para los seres humanos realmente ha incrementado con el tiempo desde 1750, dejando una curva de incremento abrupta.

Resulta difícil recalcar solo el incremento de población durante los últimos 250 años. La **Tabla 52.2** representa los datos que te permitirán calcular cuánto tiempo ha llevado a cada aumento en mil millones en esta población, y a determinar

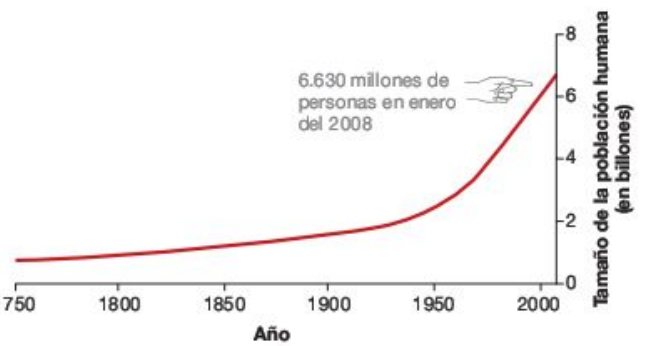


FIGURA 52.16 La población humana ha crecido rápidamente. La gráfica se basa en estimaciones de los datos históricos y del censo.

TABLA 52.2 **Hitos del crecimiento de la población humana**

Fecha	Población humana (en cientos de millones)
1420	375
1720	750
1800	1.000
1875	1.500
1927	2.000
1961	3.000
1974	4.000
1987	5.000
1999	6.000
Número de años necesarios para añadir 1.000 millones de personas:	
Número de años necesarios para que la población se doble:	

EJERCICIO Usando los datos facilitados, completa con el número correcto de años en las celdas en blanco de la tabla. Para calcular el tiempo necesario para que la población humana alcance mil millones, asume que el *Homo sapiens* se originó hace 150.000 años.

cuántas veces se ha doblado la población humana (desde el punto de partida en el año 1420 d.C.) y cuántos años ha tardado en doblarse en cada ocasión. Para ver tus cálculos de tiempo con cierta perspectiva, consideremos que hasta la generación de tus abuelos, ningún individuo ha vivido lo suficiente como para ver doblarse la población humana. Pero muchos miembros de la generación nacida a principios de la década de 1920 han vivido para ver *triplicarse* la población. Y para entender el impacto de este hecho, consideremos lo siguiente: si te diesen un céntimo el uno de enero, luego 2 el día 2 de enero, 4 el 3 de enero, y así sucesivamente, el 31 de enero habrías reunido 10.737.418 €.

Cuando este libro entró en imprenta, la población mundial se estimaba en 6.600 millones. Cada año aumenta unos 77 millones de personas, el equivalente a la población actual de Egipto.

No es posible exagerar las consecuencias de los incrementos actuales de la población humana. Además de ser el motivo principal de pérdida de hábitat y extinción de especies, analizadas en el Capítulo 55, los investigadores asocian la sobrepoblación con el descenso de la calidad de vida, los movimientos masivos de personas, la inestabilidad política, y con la escasez aguda de agua, combustible, y otros recursos básicos en muchas partes del mundo.

La tendencia esperanzadora de los datos es que la tasa de crecimiento de la población humana ya ha alcanzado su cima y empieza a declinar. Las tasas de crecimiento más altas se registraron entre 1965 y 1970, cuando las poblaciones aumentaron una media de 2,04 por ciento al año. Entre 1990 y 1995, la tasa total de crecimiento de la población humana era del 1,46 por ciento al año. En los humanos, r puede experimentar su primer declive de la historia a largo plazo. La pregunta es: ¿se estabilizará la población humana, o empezará a disminuir con el tiempo para prevenir el daño global y potencialmente irreversible?

¿La población humana alcanzará su valor máximo durante tu vida? La División de Población de las Naciones Unidas realiza pronósticos regulares sobre cómo cambiará el tamaño de la población humana hasta 2050.

Los pronósticos de la ONU se basan en cuatro escenarios, que dependen de los diferentes valores de tasas de fertilidad, es decir, el número medio de niños que tiene cada mujer. Actualmente la media mundial es de 2,7; lo que representa una reducción enorme desde la tasa de fertilidad de la década de 1950, que era de 5,0 hijos por mujer. La **Figura 52.17** muestra cómo se espera que el tamaño total de la población cambie para el 2050 si la fertilidad media continúa descendiendo y llega a 2,5 (alta), 2,1 (media), 1,7 (baja) hijos por mujer. El valor medio, 2,1, es la **tasa de sustitución,** por la que cada mujer produce exactamente la prole necesaria para reemplazarse a sí misma y a la prole de su padre. Cuando se mantiene esta tasa de fertilidad durante una generación ($r = 0$) se da el **crecimiento poblacional cero** (**ZPG**).

La Figura 52.17 debería convencerte de que los cuatro escenarios posibles son completamente diferentes. Si la fertilidad media mundial permanece en su nivel actual, la población mundial alcanzará los 12.000 millones cuando te jubiles, lo que supone casi el doble de la población actual. Para darte cuenta de lo que esto significa, imagina cómo serían el tráfico o el precio de la vivienda en tu ciudad si el doble de gente necesitara usar las calles y tener una casa.

El pronóstico de la «fertilidad alta» asume que la tasa de fertilidad continúa cayendo pero hasta una media de 2,5 hijos por mujer durante este intervalo. Este modelo predice que la población mundial en el 2050 casi alcanzará los 11.000 millones (un incremento del 75 por ciento respecto a la actual), sin llegar a su valor máximo. En contraste, el pronóstico de la fertilidad baja predice que la población humana total en el 2050 sería de unos 7.400 millones y ya habría llegado a su valor máximo.

Las gráficas señalan algo importante: el futuro de la población humana depende de la tasa de fertilidad, de cuántos hijos decidan tener las mujeres que viven hoy en día. En cambio, estas decisiones dependen de varios factores, incluyendo la libertad de las mujeres para elegir el tamaño de su familia,

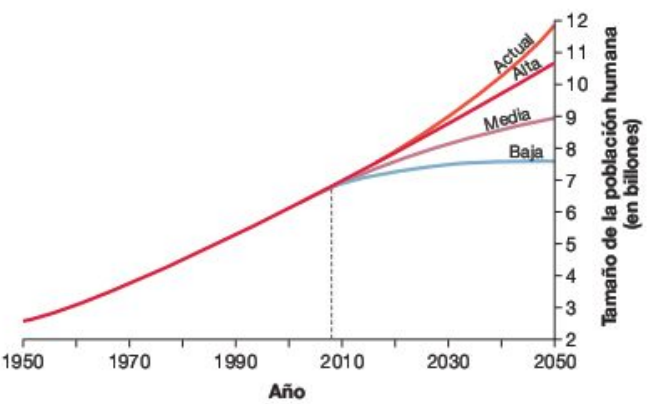


FIGURA 52.17 Pronóstico del crecimiento de la población humana para el año 2050. Las etiquetas de «actual», «alta», «media» y «baja» se refieren las tasas de fertilidad.

y la educación a la que acceden estas mujeres. Cuando se permite que las mujeres se instruyan, tienden a retrasar el nacimiento de su primer hijo y a tener una familia de menos miembros. El acceso a la educación y unos controles responsables de los nacimientos (véase Capítulo 48), además del desarrollo económico global, el acceso a una salud pública adecuada, y otros temas como el curso de la epidemia del sida (véase Capítulo 35) son decisivos a la hora de determinar cómo cambiará la población mundial.

Resumiendo, los humanos pueden estar acercándose al final de un periodo de crecimiento rápido que ha durado 500 años. El tiempo en que disminuirán las tasas de crecimiento rápidas y cuál será el tamaño real de la población estarán determinados por la tasa de fertilidad.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Human Population Growth and Regulation

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los biólogos usan datos de observación, como los de la historia de vida de especies del experimento de Park Grass, o experimentos, como la manipulación de la alimentación y depredación en las poblaciones de liebres, para formular hipótesis sobre los cambios en el tamaño de las poblaciones a lo largo del tiempo.
- En muchos casos, la comprensión de las dinámicas poblacionales depende de la comprensión de los cambios en la estructura por edad de una población.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué la estructura por edad de la población humana difiere entre naciones industrializadas y en vías de desarrollo.
2) Explicar por qué los cambios en las tasas de fertilidad tienen un impacto tan drástico sobre los pronósticos del total de la población humana para 2050.

52.4 ¿Cómo puede ayudar la ecología de las poblaciones a las especies amenazadas?

Los conservacionistas extraen muchos conceptos y técnicas de la ecología de las poblaciones cuando diseñan programas para salvar a especies en peligro de extinción. A medida que la destrucción de los hábitats y las especies invasoras hacen que disminuya el número de especies en el mundo, el estudio de las tasas de crecimiento poblacional y las dinámicas poblacionales ha adquirido más importancia.

Para ilustrar cómo se aplican la teoría y los resultados presentados en este capítulo, analicemos su aportación a las acciones conservacionistas, la comprensión de los datos de las tablas de vida y la estructura geográfica.

Pronósticos poblacionales a partir de las tablas de vida

Los datos demográficos como la supervivencia y fecundidad específica de una edad son importantes para salvar especies en peligro. Para entender por qué, supongamos que estuvieses a cargo de reintroducir una población de lagartijas en una reserva natural, y que ese estudio llevado a cabo cuando esa especie vivía previamente en ese lugar registró los datos de la supervivencia y la fecundidad. Tu plan inicial es liberar en el hábitat a 1.000 hembras jóvenes procedentes de un centro de cría. ¿Tenderá esta población a establecerse y crecer? ¿O tendrás que seguir introduciendo prole criada en cautividad?

Para responder estas preguntas, necesitas usar los datos de la tabla de vida de la **Figura 52.18a** y calcular (1) cuántos adultos sobrevivirán dentro de cada grupo de edad cada año y (2) cuánta prole producirá cada grupo de edad adulto cada año tras el curso de varios años. La **Figura 52.18b** empieza estos cálculos por ti. El destino de las 1.000 hembras originales está indicado en rojo. Al siguiente año, solo han sobrevivido 330 de estos individuos, y quedan 40, de tres años de edad.

¿Cuánta prole produjo esta generación? Como acabamos de decir, después de un año quedaban 330 de las 1.000 hembras originales. Como indica el primer número violeta de la Figura 52.18b, estas supervivientes tienen una media de 3 hembras descendientes cada una, con lo que contribuyen con 990 nuevos jóvenes a la población. Al segundo año, las 200 hembras que quedaban tuvieron una media de 4 hembras descendientes cada una y contribuyeron con 800 nuevos jóvenes. En su tercer año, las 40 hembras supervivientes tuvieron una media de 5 descendientes cada una y contribuyeron con 200 nuevos jóvenes.

La **Figura 52.18c** desarrolla los cálculos mostrando lo que pasó según la prole de las hembras originales empezaba a criar. Su prole se muestra en verde. Añadiendo las subsiguientes generaciones y continuando el análisis, deberías ser capaz de predecir si la población permanecerá igual, descenderá o aumentará con el tiempo. De esta forma, los datos de la tabla de vida pueden usarse para predecir el futuro de las poblaciones.

Parte del valor del pronóstico de una población basado en datos de una tabla de vida (como el de la Figura 52.18) es lo que permite a los biólogos alterar los valores de supervivencia y fecundidad en edades concretas y evaluar las consecuencias. Por ejemplo, supongamos que una serpiente predadora comienza a cazar lagartijas jóvenes. De acuerdo al modelo de la Figura 52.18, ¿cuál sería el impacto del cambio en la tasa de mortalidad juvenil? Análisis como estos permiten determinar qué aspectos de la supervivencia y la fecundidad son especialmente sensibles. Los estudios realizados hasta la fecha facilitan algunas conclusiones generales:

- Las grullas blancas, las tortugas de mar, los búhos manchados y otras muchas especies amenazadas poseen una alta mortalidad juvenil, una baja mortalidad adulta y baja fecundidad. En estas especies, el destino de una población es muy sensible a los incrementos de mortalidad adulta. Basándose en estas observaciones, los conservacionistas han comenzado una campaña intensiva para reducir la

(a) Tabla de vida.

Edad (x)	Supervivencia (l_x)	Fecundidad (m_x)
0 (nacimiento)	----	0,0
1	0,33	3,0
2	0,2	4,0
3	0,04	5,0

(b) Destino de las hembras de la primera generación.

Año	0 (Recién nacidas)	1 año de edad	2 años de edad	3 años de edad	Tamaño total de la población (N)
1.º	1.000 (recién introducidas)				1.000
2.º	990 (= 330 · 3,0)	330 (= 1.000 · 0,33)			1.320 (= 990 + 330)
3.º	800 (= 200 · 4,0)		200 (= 1.000 · 0,20)		
4.º	200 (= 40 · 5,0)			40 (= 1.000 · 0,04)	
5.º					

(c) Destino de la primera y la segunda generación de hembras.

Año	0 (Recién nacidas)	1 año de edad	2 años de edad	3 años de edad	Tamaño total de la población (suma entre todas las filas)
1.º	1.000				1.000
2.º	990	330			1.320
3.º	800 + 981 (981 = 327 · 3,0)	327 (= 990 · 0,33)	200		2.308 (= 800 + 981 + 327 + 200)
4.º	200 + 792 (792 = 198 · 4,0)		198 (= 990 · 0,20)	40	
5.º	195 (195 = 39 · 5,0)			39 (= 990 · 0,04)	

FIGURA 52.18 Los datos de la tabla de vida pueden utilizarse para pronosticar el futuro de una población. **(a)** Tabla de vida que facilita la supervivencia y fecundad específicas por edad para una población hipotética de lagartijas. **(b)** El destino pronosticado para 1.000 hembras de un año introducidas en un hábitat justo antes de la «estación de cría». El número de individuos en este cohorte se muestra en rojo, el número de prole que producen cada año se indica en violeta. **(c)** Extensión de los datos en el apartado (b), que indican cuánta prole, de la que produjeron las hembras originales del primer año, sobrevivió a los siguientes años (en violeta), y cuánta prole produjeron en cada año sucesivo (en verde).

EJERCICIO Asume que todas las hembras de cuatro años murieron después de producir tres descendientes. Completa la tabla del 4º y 5º año.

pérdida de hembras adultas de tortugas marinas en las redes de pesca. Anteriormente, la mayoría de las campañas de conservación se centraban en la protección de huevos y lugares donde anidar.

- En los seres humanos y otras especies de alta supervivencia en la mayoría de grupos de edad, las tasas de crecimiento poblacional son muy sensibles a los cambios en la fecundidad específica de una edad. Por ello, los programas para controlar el crecimiento poblacional humano se centran en dos aspectos: la disminución de las tasas de fertilidad a través del control de la natalidad, y el retraso en la edad de la primera reproducción por la mejora del acceso a la educación para las mujeres.

Sin embargo, en algunos o la mayoría de los casos, los pronósticos sobre la población hechos a partir de las tablas de vida pueden ser demasiado simples para utilizarlos. Por ejemplo, los conservacionistas pueden necesitar expandir los modelos demográficos básicos para ofrecer una explicación a las alteraciones ocasionales como fuegos, tormentas, o brotes de enfermedades. ¿Y qué pasa con las especies en las que las dinámicas poblacionales se rigen por una estructura metapoblacional?

Preservación de metapoblaciones

Décadas de trabajo han convencido a los biólogos de que las conclusiones sobre las dinámicas de las metapoblaciones presentadas en la sección anterior son correctas, y que se está forzando a un número de especies cada vez mayor a tener una estructura metapoblacional.

La destrucción de los ecosistemas provocada por la suburbanización y otras actividades humanas hacen que queden aisladas pequeñas poblaciones en partes de hábitat intacto.

Los trabajos sobre *Melitaea cinxia* y otras especies han mostrado que es probable que una población pequeña y aislada, incluso una dentro de una reserva natural, no sobreviva a largo plazo. En *Melitaea cinxia* los datos recogidos por el grupo de Hanski identificaron los atributos de las subpoblaciones que tienen más probabilidad de persistir: son grandes, ocupan extensas zonas geográficas, y están más cerca de otras poblaciones vecinas (por consiguiente, es más probable que puedan colonizarse). Los datos también indican que las poblaciones de estas mariposas con diversidad genética pobre, que probablemente se deba a la endogamia, suelen extinguirse antes que las poblaciones de mayor diversidad genética.

Resultados como estos transmiten valiosa información:

- Las zonas protegidas para las especies amenazadas deberían ser lo suficientemente grandes como para sostener grandes poblaciones de difícil extinción en un futuro cercano.
- Cuando no es posible preservar grandes extensiones de tierra, una alternativa es establecer sistemas de parcelas más pequeñas que estén conectadas por pasillos de hábitat para que la migración sea posible.
- Si las especies que están amenazadas se estructuran en metapoblaciones, es crucial preservar al menos algunos solares de hábitat sin ocupar para facilitar enclaves para la inmigración. Si una población se pierde de una reserva, el hábitat debería continuar siendo protegido para que pueda colonizarse en el futuro.

Estas conclusiones conllevan una importante reflexión: aunque los modelos de crecimiento poblacional tradicionales, como el exponencial y el logístico, son simples, los factores que ignoran (inmigración y emigración) son cruciales para comprender las dinámicas de la mayoría de las poblaciones. Ya que la estructura metapoblacional es común, los biólogos deben de utilizar modelos más sofisticados para predecir el destino de las poblaciones.

Análisis de viabilidad poblacional

Un **análisis de viabilidad poblacional** (**PVA**) es un modelo que estima la probabilidad de que una población evite la extinción para un periodo de tiempo dado. En la mayoría de los casos, un PVA intenta combinar modelos demográficos básicos para especies con datos sobre la estructura geográfica y la tasa y severidad de alteraciones en el hábitat. Normalmente se considera que una población es viable si el análisis predice que tiene un 95 por ciento de probabilidades de sobrevivir durante al menos 100 años. Los gestores de los recursos naturales están utilizando actualmente el PVA para evaluar los efectos de la explotación forestal, la suburbanización, y otras prácticas sobre la gestión del territorio para las especies sensibles y para evaluar las ventajas de los planes de recuperación alternativa para especies en peligro.

Un estudio reciente, centrado en el marsupial en peligro *Gymnobelideus leadbeateri*, ilustra el valor de un PVA llevado a cabo con cuidado. Este marsupial (**Figura 52.19a**) habita en los bosques del sureste australiano y depende de los árboles muertos para hacer sus madrigueras. El objetivo del PVA era evaluar los efectos que podría tener la explotación forestal de estos hábitats en la viabilidad de esta especie. La pregunta era si la explotación forestal reducía la capacidad de los marsupiales de migrar a nuevos hábitats, ¿cuál sería el impacto en la población?

(a) *Gymnobelideus leadbeateri*.

(b) Análisis de la viabilidad de la población (PVA).

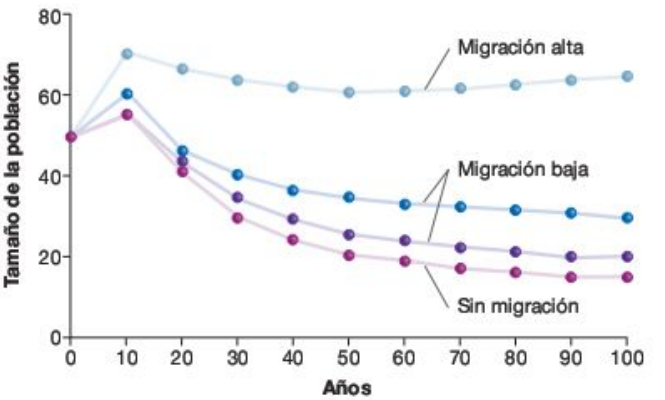


FIGURA 52.19 Un PVA puede predecir las consecuencias de la pérdida y fragmentación de un hábitat. (a) *Gymnobelideus leadbeateri*, un marsupial que cría en los bosques del sureste de Australia. **(b)** Resultados del PVA: el destino de la población de *Gymnobelideus leadbeateri* para cuatro tasas de migración entre las parcelas de hábitat. Las tasas varían desde el caso en el que las parcelas están aisladas y no existe migración, hasta el caso en el que el 5 por ciento de los individuos migran cada año. El escenario de la ausencia de migración simula lo que podría pasar si se diera la deforestación extensiva y crease parcelas de bosque aisladas.

Es difícil conseguir los datos de la tabla de vida de *Gymnobelideus leadbeateri* ya que esta especie es rara, vive en árboles, y es nocturna. Sin embargo, había suficientes datos disponibles procedentes de estudios de campo para permitir el cálculo de una estimación de la supervivencia y fecundidad media específica de una edad por hembra y año. Los biólogos utilizaron estos datos para hacer pronósticos sobre la población mientras variaba la configuración de las parcelas de hábitat. El análisis permitió a los investigadores evaluar el impacto de la migración y simular los efectos de la explotación forestal, fuegos, tormentas y otras alteraciones. La **Figura 52.9** ilustra los resultados de los investigadores. Cada punto representa una población en un año determinado. Las cuatro curvas describen los cambios del tamaño de la población pronosticados, basados en diferentes asunciones sobre las tasas migratorias entre grupos. Cuando la migración es alta, se prevé que la población total se estabilice en unos 65 individuos. Cuando la migración es inexistente, se prevé que la población final tenga unos 20 individuos. Basándose en estos resultados, los biólogos concluyeron que la tala excesiva de árboles supondría una seria amenaza para la especie. El PVA mostró que reduciendo el tamaño y número de parcelas de bosque, se reduciría la posibilidad de migración y llevaría a una rápida disminución de la población.

Aunque como todos los análisis basados en simulaciones, un PVA asume muchas cosas sobre los eventos futuros, y solo es tan preciso como lo sean los datos que se hayan tenido en cuenta. En concreto, la utilidad de los PVA se han puesto en tela de juicio porque los datos de la fecundidad y supervivencia específicos de una edad y otras informaciones demográficas básicas carecen de documentación o esta es muy pobre en muchas especies en peligro.

Sin embargo, un grupo de biólogos defendió recientemente el acercamiento analizando 21 estudios a largo plazo que se habían completado sobre poblaciones de animales amenazados. Para hacer su análisis, los investigadores dividieron cada uno de los 21 estudios en dos. Los datos de la primera mitad de cada estudio se usaron para dirigir un PVA de cada una de las 21 especies. Después de comparar las predicciones de los PVA con los datos reales de la segunda mitad de cada estudio, los investigadores descubrieron que casi se correspondían. Estos resultados refuerzan la confianza en los PVA como buenos métodos de predicción para los gestores de tierras.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Una población es un grupo de individuos de la misma especie que ocupa la misma superficie al mismo tiempo. La ecología de poblaciones es el estudio de cómo y por qué el número de individuos de una población cambia con el tiempo. El tamaño de una población cambia en respuesta a los cambios en las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. Los biólogos utilizan varias herramientas matemáticas y analíticas para estudiar la ecología de las poblaciones.

Las tablas de vida resumen la tendencia de supervivencia y reproducción de un individuo de determinado grupo de edad.

Las tablas de vida son una herramienta básica de la demografía, el estudio de los patrones de los nacimientos y defunciones en las poblaciones. Cuando se comparan las tablas de vida de diferentes especies o poblaciones, queda claro que los individuos tienen diferentes formas de distribuir la energía y los recursos para las actividades que promueven la supervivencia y las que promueven la reproducción. Ya que los recursos disponibles para un individuo son siempre limitados, cualquier aumento de los recursos destinados a la supervivencia y la capacidad competitiva supone un descenso de los destinados a la reproducción. Esta compensación entre supervivencia y reproducción es el aspecto más importante de la historia de vida de una especie.

Deberías ser capaz de explicar por qué una tabla de vida es relevante solo para una población particular en un momento determinado, y predecir cómo las primeras tablas de vidas, realizadas en la antigua Roma, difieren de la tabla de vida actual de la población de la muestra.

La tasa de crecimiento de una población puede calcularse a partir de los datos de la tabla de vida o de la observación directa de los cambios en el tamaño de una población a lo largo del tiempo.

Una de las características básicas de una población es la tasa de crecimiento. El crecimiento exponencial tiene lugar cuando la tasa de crecimiento per cápita, r, no cambia con el tiempo. Sin embargo, la realidad es que las poblaciones que crecen se acercan a la capacidad de carga de su medio. Cuando esto ocurre, se da el crecimiento logístico.

Los estudios de laboratorio y de campo han confirmado la existencia del crecimiento exponencial y logístico en especies como la grulla blanca o *Paramecium*. Los estudios de campo han documentado que según aumenta la densidad de una población, la fecundidad y la supervivencia pueden disminuir, derivando en un aumento de la tasa de mortalidad y una disminución de la tasa de natalidad. La dependencia en la densidad por parte del crecimiento de una población se debe a la competición por los recursos, las enfermedades, la depredación, u otros factores que incrementan su intensidad cuando una población es grande.

Deberías ser capaz de trazar una curva de crecimiento logístico para una población humana hipotética, describir cómo cambiará r en su recorrido, y sugerir factores responsables de cada cambio de r.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Modeling Population Growth

Se observan muchos patrones cuando los investigadores rastrean los cambios en el tamaño de una población a lo largo del tiempo, desde el crecimiento nulo, a los ciclos regulares o el crecimiento continuo independiente del tamaño de la población.

Los experimentos han mostrado que los factores que dependen de la densidad derivan en los ciclos poblacionales regulares observados en algunas especies. En el caso de las poblaciones de liebres y linces, tanto las interacciones predador-presa, como la disponibilidad de alimento afectan a los ciclos sincronizados de estas especies.

Los cambios en los tamaños de las poblaciones a lo largo del tiempo pueden sucederse por los cambios en la estructura por edad de las poblaciones. Una población con escasez de jóvenes y muchos adultos que han pasado la edad reproductiva, como las poblaciones humanas de los países industrializados, puede que decline o se estabilice con el paso del tiempo. Por el contrario, una población con una gran proporción de jóvenes tenderá a aumentar rápidamente su tamaño. La población humana actual de los países en vías de desarrollo presenta esta distribución por edad.

El número total de la población humana ha incrementado de forma rápida desde 1750 y actualmente se cifra en 6.6 billones de personas. En los países donde la supervivencia ha aumentado debido a los avances médicos, la fecundidad ha disminuido. Basándose en varios supuestos de fertilidad media por mujer, la población total humana para 2050 se estima entre 7.000 y 11.000 millones.

Deberías ser capaz de explicar por qué se prevé que la población humana mantenga un crecimiento rápido, aunque la tasa de fertilidad decrezca.

Web Animation en www.masteringbio.com

Human Population Growth and Regulation

Los datos de los estudios sobre ecología de poblaciones ayudan a los biólogos a evaluar las perspectivas para las especies en peligro y a diseñar estrategias de gestión efectivas.

La actividad humana está aislando poblaciones en metapoblaciones que ocupan hábitats más pequeños fragmentados. Las dinámicas de una metapoblación se rigen por los nacimientos y defunciones de las poblaciones. La migración entre parcelas de hábitat es esencial para la estabilidad de una metapoblación, así que los conservacionistas intentan preservar parcelas de hábitat sin ocupar y establecer pasillos que conecten estas parcelas.

Los datos demográficos son la base de los pronósticos para una población, que son fundamentales para el análisis de la viabilidad de las poblaciones (PVA). La mayoría de los PVA intentan modelar los efectos que las diferentes estrategias de gestión pueden tener sobre las poblaciones de especies amenazadas. Un PVA estima la probabilidad de que una población persista un número determinado de años bajo cierto conjunto de condiciones demográficas y medio.

Deberías ser capaz de explicar por qué una población pequeña y aislada está prácticamente condenada a la extinción, pero por qué el tamaño de la población puede ser estable en especies constituidas por un gran número de poblaciones pequeñas y aisladas.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuál es el aspecto que define el crecimiento exponencial?
   a. La población crece muy deprisa.
   b. La tasa de crecimiento es constante.
   c. La tasa de crecimiento incrementa rápidamente con el tiempo.
   d. La tasa de crecimiento es muy alta.
2. ¿Cuáles son los cuatro factores que definen el crecimiento poblacional?
   a. La tasa específica de edad de natalidad y mortalidad, la estructura por edad y la estructura metapoblacional.
   b. La supervivencia, la mortalidad específica por edad, la fecundidad y la tasa de mortalidad.
   c. El marcaje y la recaptura, el censo, el muestreo de cuadratines y los transectos.
   d. Los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración.
3. ¿En qué poblaciones es posible que se dé un crecimiento exponencial?
   a. En poblaciones que colonizan nuevos hábitats.
   b. En poblaciones que experimentan una competición intensa.
   c. En poblaciones que experimentan una alta depredación.
   d. En metapoblaciones.
4. ¿Cuál de las siguientes no es una razón por las que el crecimiento poblacional declina según el tamaño de la población alcanza su capacidad de carga?
   a. El clima se vuelve hostil.
   b. Aumento de la competencia por los recursos.
   c. Incremento de la tasa de depredación.
   d. Aumento de las enfermedades.
5. Si la mayoría de los individuos de una población son jóvenes, ¿por qué la población tiende a crecer rápido en el futuro?
   a. Porque la tasa de mortalidad será baja.
   b. Porque la población tiene una distribución por edad distorsionada.
   c. Se pueden ignorar la inmigración y la emigración.
   d. Porque pronto empezarán a reproducirse muchos individuos.
6. ¿Por qué los biólogos de las poblaciones se han empezado a interesar particularmente en las dinámicas de las metapoblaciones?
   a. Porque la humanidad es una metapoblación.
   b. Porque las grullas blancas son una metapoblación.
   c. Porque muchas poblaciones están siendo restringidas a pequeñas parcelas de hábitat.
   d. Porque las metapoblaciones explican los motivos por los que las poblaciones que ocupan superficies más grandes y continuas son vulnerables a la extinción.

Respuestas: 1. b; 2. d; 3. a; 4. a; 5. d; 6. c.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Explica con palabras las Ecuaciones 52.3 y 52.5.
2. Traza en una gráfica con ejes definidos una curva de supervivencia de tipo I, de tipo II y de tipo III. Explica por qué la tasa de crecimiento de la especie con una curva de tipo I depende sobre todo de la tasa de fertilidad. Explica por qué la tasa de crecimiento de la especie con curva de supervivencia de tipo III es extremadamente sensible a los cambios en la supervivencia de los adultos.
3. Formula una hipótesis para explicar por qué los seres humanos experimentaron un crecimiento casi exponencial durante más de 500 años. ¿Por qué el crecimiento exponencial continúa siendo indefinido? Describe dos ejemplos documentados de factores dependientes de la densidad que influyen en el crecimiento poblacional de poblaciones en la naturaleza.
4. Compara y contrasta las dinámicas de una población que reside en un hábitat extenso y contiguo con las dinámicas de una metapoblación. Asegúrate de considerar los factores de dependencia e independencia de la densidad por parte de las tasas de mortalidad y natalidad, y la importancia de la inmigración y la emigración. Asume que la cantidad total de la superficie ocupada es la misma en ambas poblaciones.
5. Realiza un esquema de la distribución por edad en países industrializados en contraposición a países en vías de desarrollo, y explica la importancia de las diferencias. ¿Cómo afecta el sida, que es una enfermedad de transmisión sexual, a la distribución por edad en países a los que apenas afecta esta epidemia?
6. Compara los pros y los contras de usar R_0, l, y r para expresar las tasas de crecimiento. ¿Cuál es la diferencia entre r (la tasa de incremento per cápita) y r_{max} (tasa intrínseca o máxima de crecimiento)?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Cuando se talan poblaciones de plantas salvajes, o se pescan o cazan animales, solo suelen perecer los animales más viejos. ¿Cuál es el impacto en la estructura por edad de las hambrunas? ¿Cómo podría afectar la hambruna a la tasa de crecimiento poblacional o a la estructura por edad de una población?
2. Diseña un sistema de reserva natural para una especie en peligro de escarabajos cuyas larvas se alimenten solo de una especie de girasol. Los girasoles suelen encontrarse en parcelas pequeñas dispersas en hábitats secos de praderas. Explica la racionalidad de tu proposición.
3. Se prevé que la población de EE.UU. incremente drásticamente durante los próximos 50 años, aunque la tasa de fertilidad está solo por encima del nivel de sustitución y la distribución por edad es muy estable. ¿Cómo es posible?
4. En la mayoría de las especies el índice de masculinidad es o está cerca de 1,00, es decir que hay aproximadamente el mismo número de hembras que de machos. Sin embargo, en China hay una preferencia dominante por los hijos varones. De acuerdo con el censo de 2000 el índice de masculinidad de los recién nacidos es de 1,7; es decir que nacen cerca de 117 varones por cada 100 niñas. Basándose en estos datos, los investigadores prevén que pronto habrá 50 millones de hombres más que mujeres en edad casadera. Analiza cómo la distorsión de este índice de masculinidad podría afectar a la tasa de crecimiento en China.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

53 Ecología de comunidades

CONCEPTOS CLAVE

- Las interacciones entre las especies, como la competencia y el consumo, tienen dos consecuencias: (1) afectan a la distribución y abundancia de especies que interactúan, y (2) son agentes de la selección natural, por lo que afectan a la evolución de las especies. La naturaleza de las interacciones entre especies cambia con frecuencia a lo largo del tiempo.
- El ensamblaje de las especies que se encuentran en las comunidades biológicas cambia con el tiempo, y está condicionado en función del clima y de los eventos históricos fortuitos.
- La diversidad de especies es alta en los trópicos y baja hacia los polos. El mecanismo responsable de esta pauta todavía se investiga.

Este capítulo explora cómo las especies que viven en los arrecifes de coral y otras comunidades interactúan entre sí, y cómo cambian las comunidades con el tiempo.

El Capítulo 52 se centró en las dinámicas poblacionales, en cómo y por qué crecen o disminuyen y cómo cambian en el tiempo y espacio. Ese capítulo consideraba cada población como una entidad aislada. Pero en realidad, las poblaciones de diferentes especies constituyen ensamblajes llamados comunidades. Una **comunidad** biológica consiste en especies que interactúan, que suelen vivir dentro de una superficie definida.

El concepto de comunidad biológica se presentó en el Capítulo 50. Cada uno de los biomas analizados en aquel capítulo representa una gran cantidad de grupos de comunidades de plantas. El objetivo de ese capítulo era describir las características generales de los biomas seleccionados y analizar las extensas correlaciones entre el clima de una región y el tipo de bioma presente en ella.

La tarea de este capítulo es analizar las dinámicas de las comunidades biológicas, cómo se desarrollan y cambian con el paso del tiempo. Los biólogos quieren conocer el funcionamiento de las comunidades. ¿Cómo interactúan las especies de una comunidad y cuáles son las consecuencias a largo plazo? ¿Qué pasa en las comunidades cuando sufren alteraciones como incendios o inundaciones, y por qué el número de especies es mayor en algunas zonas? Profundicemos en el asunto.

53.1 Interacciones entre especies

Las especies de una comunidad interactúan constantemente. Los miembros de las diferentes especies se comen unos a otros, se polinizan, intercambian nutrientes, compiten por los recursos y proporcionan hábitat. Como consecuencia, el destino de la población de una especie en particular puede estar estrechamente ligado a las otras especies con las que comparte su hábitat.

Para estudiar la interacción entre especies, los biólogos se centran en el análisis de los efectos sobre la eficacia de los individuos involucrados. Recuerda del Capítulo 24 que la **eficacia** se define como la habilidad de sobrevivir y tener prole. ¿La relación entre dos especies supone un beneficio de eficacia para los miembros de una especie (interacción positiva «+») pero daña a miembros de otra especie (interacción negativa «–»)? ¿O la asociación no tiene efectos en la eficacia de

un participante (interacción nula «0»)? En este capítulo se analizan tres grandes categorías de interacciones: la relación –/–, conocida como competencia, la interacción +/–, llamada consumo y parasitismo, y la asociación +/+, denominada mutualismo. Existe una cuarta categoría de interacción, el **comensalismo,** definida como una asociación +/0. Un ejemplo son los pájaros que siguen a los grupos de hormigas que se mueven en los trópicos. Según avanzan las hormigas por el suelo del bosque, cazan insectos y pequeños vertebrados. A medida que lo hacen, los pájaros siguen y recogen especies presa que vuelan o se interponen en el camino de las hormigas (**Figura 53.1**). Los pájaros son comensales que se benefician de la asociación (+) pero no tienen un efecto apreciable sobre las hormigas (0).

Además de presentar el abanico de herramientas que utilizan los biólogos para estudiar la competencia, el consumo y el mutualismo, esta sección se centra en tres temas clave:

1. La interacción entre especies puede afectar a la distribución y abundancia de una especie. Recuerda del Capítulo 52 que la mayoría de los factores dependientes de la densidad, que producen el crecimiento logístico, se basan en las interacciones entre especies: la depredación, enfermedades o la competencia por el espacio y los recursos. Además, los cambios en las interacciones entre especies suelen explicar los cambios a corto plazo en el tamaño y distribución de las poblaciones.

2. Las especies actúan como agentes de la selección natural cuando interactúan. Los ciervos son rápidos y ágiles como respuesta a la selección natural ejercida por sus depredadores principales, lobos y pumas. En cambio, la velocidad y agilidad de los ciervos estimula la selección natural que favorece a lobos y pumas que son rápidos y que tienen una vista y olfato superior. Para entender este concepto, los biólogos comparan la interacción entre especies con una carrera armamentística. En los seres humanos, una carrera armamentística se da cuando un país desarrolla un arma nueva que provoca que otro país rival desarrolle un arma defensiva, lo que hace que el primer país manufacture un arma incluso más potente, y así sucesivamente. En Biología, se dan carreras armamentísticas coevolucionarias entre predadores y presas, parásitos y huéspedes, y otros tipos de especies que interactúan. «Coevolucionario» significa que unas especies influyen en la evolución de otras, derivando en una adaptación recíproca. De este modo, los cambios en las especies que interactúan conllevan cambios a largo plazo en las características de las poblaciones, fenómeno denominado **coevolución,** aparte de tener impactos a corto plazo en el tamaño de las poblaciones.

3. Las consecuencias de la interacción entre especies son dinámicas y condicionales. Consideremos la relación entre los grupos de hormigas y los pájaros que los siguen, que son normalmente los comensales. Si los ataques de los pájaros empiezan a forzar a otros insectos en el camino de las hormigas, tanto las hormigas como los pájaros se benefician y la relación se vuelve mutua. Pero si los pájaros empiezan a robar presas que de otra forma corresponderían a las hormigas, la relación se vuelve parasitaria. La consecuencia de la interacción puede depender del número y tipo de presas, pájaros y hormigas presentes, y puede cambiar con el tiempo.

FIGURA 53.1 Los comensales ganan una ventaja de eficacia pero no afectan a las especies de las que dependen. Los pájaros que se asocian con un grupo de hormigas son comensales. No ejercen una influencia apreciable sobre las hormigas, pero ganan de la asociación capturando insectos que intentan volar o saltar para apartarse del camino de las hormigas.

Competencia

La **competencia** es una interacción –/– que tiene lugar cuando diferentes individuos utilizan los mismos recursos limitados, es decir, que la falta de acceso a esos recursos priva a los individuos de sobrevivir mejor y tener más prole.

Desde que comenzaron los estudios ecológicos, los investigadores han estudiado la competencia como una interacción importante dentro y entre las especies. La atención está justificada en parte por el lugar central que ocupa la competencia en la teoría de la evolución por la selección natural. Darwin señaló que los individuos dentro de una población compiten por los recursos que son necesarios para el crecimiento y la reproducción. Además, algunos individuos tienen más éxito en esta competencia y tienen más prole que otros. Si los aspectos que provocan el éxito son heredables, la frecuencia de los alelos en la población cambia y evoluciona gracias a la selección natural.

La competencia que tiene lugar entre miembros de la misma especie se llama **competencia intraespecífica.** Aparte de generar oportunidades para que ocurra la selección natural, la competencia intraespecífica por el espacio, la luz, la comida y otros recursos se intensifica a medida que aumenta la densidad de población. Por ello, la competencia intraespecífica es el motivo principal del crecimiento dependiente de la densidad (véase Capítulo 52).

La **competencia interespecífica** tiene lugar cuando los individuos de diferentes especies utilizan los mismos recursos limitados. Como muestra la **Figura 53.2** los mecanismos involucrados varían extensamente.

(a) Competición consuntiva.

Estos árboles compiten por el agua y los nutrientes.

(b) Competición por la prioridad.

El espacio ocupado por estos percebes deja de estar disponible para los competidores.

(c) Competición por el predominio físico.

El helecho grande ha crecido sobre otros individuos a los que quita la luz.

(d) Competición química.

Pocas plantas crecen bajo estos arbustos de salvia.

(e) Competición territorial.

Ursus arctos horribilis espanta a *Ursus americanus*.

(f) Competición de choque.

Las hienas moteadas y los buitres luchan por una víctima.

FIGURA 53.2 Existen muchos tipos de competencia.

1. La *competencia consuntiva* tiene lugar cuando dos especies consumen los mismos recursos (Figura 53.2a).
2. La *competencia por la prioridad* existe cuando una especie inhabilita espacio para otra especie (Figura 53.2b).
3. La *competencia por el predominio físico* ocurre cuando una especie crece encima de otra (Figura 53.2c).
4. La *competencia química* tiene lugar cuando una especie produce toxinas que afectan de forma negativa a otra especie (Figura 53.2d).
5. La *competencia territorial* se manifiesta cuando una especie móvil protege su territorio de alimentación o de cría de otras especies (Figura 53.2e).
6. La *competencia de choque* se da cuando dos especies interfieren directamente por el acceso a un recurso específico (Figura 53.2f).

Utilización del concepto de nicho para analizar la competencia Los primeros estudios sobre la competencia se centraban en el concepto de **nicho.** Un nicho puede ser la gama de recursos que las especies pueden usar o la variedad de condiciones que pueden tolerar. G. Evelyn Hutchinson propuso que el nicho de una especie podía visualizarse representando estas necesidades de hábitat a lo largo de una serie de ejes. Por ejemplo, la **Figura 53.3a** representa el eje de un nicho para una especie hipotética. En este caso, las necesidades del hábitat trazado es el tamaño de las semillas ingeridas por los miembros de esta población, que podría ser proporcional al tamaño de la boca o de los dientes. Otros ejes podrían representar otros tipos de alimentos, o temperatura, humedad y otras condiciones ambientales toleradas por la especie.

La competencia interespecífica tiene lugar cuando los nichos de dos especies se solapan. Por ejemplo, las dos especies plasmadas en la **Figura 53.3b** compiten por semillas de tamaño intermedio. Cuando hay competencia, cada individuo conseguirá menos semillas de media y la eficacia disminuirá. Esto es por lo que la competencia se considera una interacción –/–.

¿Qué pasa cuando una especie es mejor competidora? G. F. Gause se quejó de que no es posible que dos especies coexistan en el mismo nicho. Esta hipótesis se llama **principio de exclusión competitiva,** y estaba inspirada en una serie de experimentos que Gause realizó con especies similares de paramecios. Cuando Gause colocó en cultivos de laboratorio separados poblaciones de *Paramecium caudatum* y *P. aurelia* ambas especies tuvieron un crecimiento logístico (véase Capítulo 52). Pero Gause mostró que cuando las dos especies se juntan en el mismo cultivo, solo la población de *P. aurelia* presentaba un crecimiento logístico. Por el contrario, *P. caudatum* estaba condenada a extinguirse (**Figura 53.4a**).

Los resultados de Gause son un producto de una competencia asimétrica. Cuando tiene lugar la **competencia asimétrica,** una especie sufre una pérdida mucho mayor de eficacia que la otra especie (**Figura 53.4b**). Sin embargo, bajo la **competencia simétrica** cada una de las especies que interactúan experimenta un descenso igualmente brusco de eficacia.

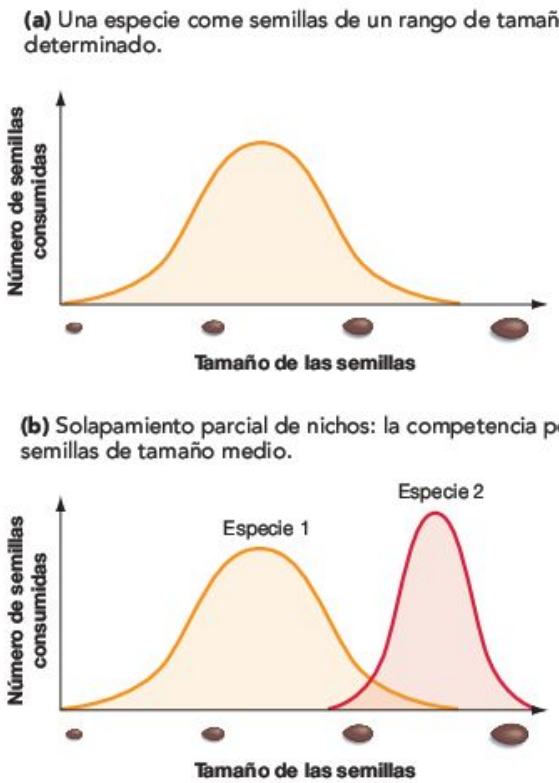


FIGURA 53.3 El solapamiento de nichos lleva a la competencia. **(a)** La gráfica describe un aspecto del nicho fundamental de una especie, es decir, el rango de recursos que puede usar o el rango de condiciones que puede tolerar. **(b)** La competencia tiene lugar cuando los nichos de diferentes especies se solapan. En este caso, ambas especies consumen semillas de tamaño medio.

EJERCICIO Marca el eje horizontal para indicar el rango de tamaño de semillas en el que tiene lugar la competencia.

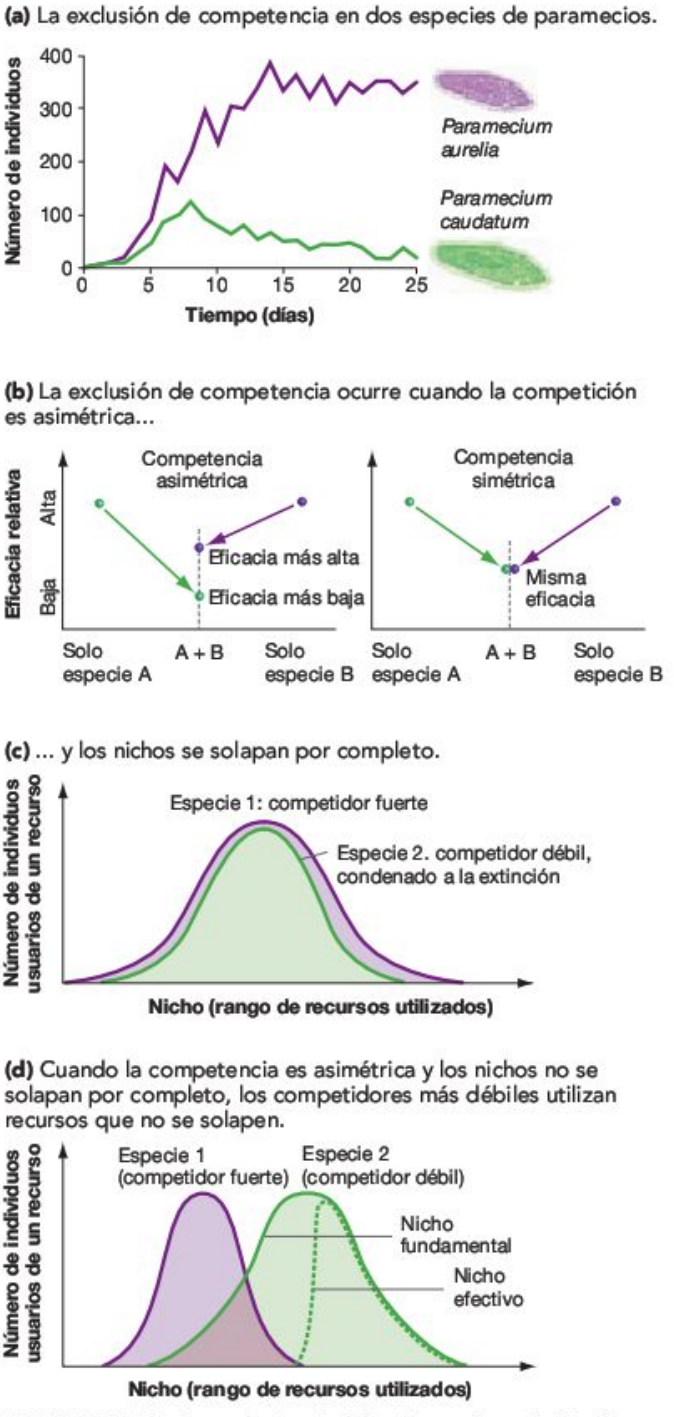


FIGURA 53.4 El solapamiento de nichos lleva a la exclusión de la competencia o el uso restringido de un hábitat. **(a-c)** Si dos especies tienen nichos completamente solapados, no hay refugio para el competidor más débil. Puede que esté condenado a extinguirse. **(d)** Un nicho efectivo es un subconjunto del nicho fundamental de una especie.

Si se da una competencia asimétrica y las dos especies tienen nichos completamente sobrepuestos, como el diagrama de la **Figura 53.4c,** el competidor más fuerte tenderá a condenar al competidor más débil a la extinción. Pero si los nichos no se solapan completamente, la especie que sea más débil debería ser capaz de retirarse a una zona donde no se solape. En casos como estos, aflora una distinción importante entre **nicho fundamental,** que es la combinación de los recursos de superficies usadas o condiciones toleradas en ausencia de competidores, y **nicho efectivo,** que es la parte de recursos, superficies usadas o condiciones toleradas cuando hay competidores (**Figura 53.4d**).

En los cultivos de laboratorio de Gause, la competencia entre *P. aurelia* y *P. caudatum* era asimétrica y daba lugar a la exclusión de competencia. ¿Cómo pueden estudiar los investigadores la competencia en este campo bajo las condiciones naturales?

Estudios experimentales sobre la competencia Joseph Connell comenzó un estudio clásico sobre la competencia a finales de la década de 1950, después de observar un interesante patrón en una roca intermareal en Escocia. Se dio cuenta de que había dos especies de percebes con distintas distribuciones. Las larvas de percebe son móviles, pero los adultos viven pegados a las rocas. Los adultos de una de las especies, *Chthamalus stellatus*, se disponían en una zona intermareal superior,

mientras que los adultos de la otra especie, *Semibalanus balanoides* (antes llamados *Balanus balanoides*) se restringían a una zona más baja (**Figura 53.5**). La zona intermareal superior es un medio más severo para los percebes, ya que cada día está expuesta al aire más tiempo durante la marea baja. Sin embargo, los jóvenes de ambas especies se encontraban juntos en las zonas intermareales más bajas.

Para explicar esta observación, Connell formuló la hipótesis de que los adultos de *Chthamalus* sufrían exclusión competitiva en las zonas intermareales más bajas. La hipótesis alternativa es que los adultos de *Chthamalus* no se encuentran en las zonas bajas porque no prosperan en las condiciones físicas de estos entornos.

Connell puso a prueba la hipótesis realizando el experimento de la **Figura 53.6.** Comenzó retirando un número de rocas que estaban colonizadas por *Chthamalus* de la zona intermareal alta y transplantándolas a las zonas más bajas. Atornilló las rocas en el lugar y permitió que las colonizaran larvas de *Semibalanus*. Una vez que se hubo terminado el periodo primaveral de colonización, Connell dividió cada roca en dos grupos. En una mitad retiró los ejemplares de *Semibalanus* que estaban en contacto o cerca de los de *Chthamalus*.

El diseño de este experimento permitió a Connell documentar la supervivencia de *Chthamalus* en ausencia de competidores de *Semibalanus* y compararla con la supervivencia durante la competencia. Esta es una estrategia experimental en los estudios de competencia: se retira a uno de los competidores, y se observa la respuesta por parte de las especies restantes.

Los resultados de Connell apoyan la hipótesis de la exclusión competitiva. En las áreas sin modificar, los ejemplares de *Semibalanus* mataron a muchos jóvenes de *Chthamalus* creciendo contra ellos y levantándolos del sustrato. Como muestra la gráfica de la Figura 53.6, la supervivencia de *Chthamalus* fue mucho mayor cuando se habían retirado todos los ejemplares de *Semibalanus*.

Mecanismos de coexistencia: compensación de eficacia y diferenciación de nichos ¿Por qué *Semibalanus* y otros competidores no se han hecho con el control del mundo? Los biólogos responden a esta pregunta apelando al concepto de compensación de eficacia (véase Capítulo 24). La clave aquí es que la habilidad para competir por un recurso determinado, como el espacio en las rocas o las semillas comestibles de cierto tamaño, es solo un aspecto del nicho de

FIGURA 53.5 Las especies de percebes se distribuyen por distintas zonas. En los hábitats naturales, los adultos de los percebes *Chthamalus* y *Semibalanus* no coexisten.

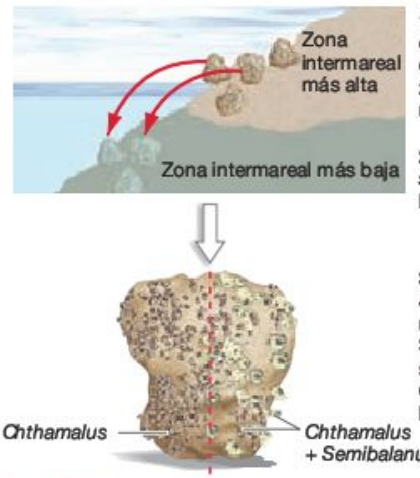
Experimento

Pregunta: ¿Por qué la distribución de los adultos de *chthamalus* está restringida a las zonas intermareales más altas?

Hipótesis: Los adultos de *Chthamalus* son excluidos de la competencia en las zonas intermareales más bajas.

Hipótesis nula: Los adultos de *Chthamalus* no prosperan en las condiciones físicas de las zonas intermareales más bajas.

Diseño del experimento:



1. Transplante de roca que contiene jóvenes de *Chthamalus* a zonas intermareales más bajas.
2. Se deja que los *semibalanus* colonice las rocas.
3. Se retiran *Semibalanus* de la mitad de cada roca. Se controla la supervivencia de *Chthamalus* en ambos lados.

Predicción: *Chthamalus* sobrevivirán en ausencia de *Semibalanus*.

Predicción de la hipótesis nula: La supervivencia de *Chthamalus* será igualmente baja tanto en la presencia como en la ausencia de *Semibalanus*.

Resultados:

Conclusión: *Semibalanus* excluyen de la competencia a *Chthamalus* en las zonas intermareales más bajas.

FIGURA 53.6 Evidencia experimental de la exclusión de competencia.

EJERCICIO ¿Por qué es importante llevar a cabo ambos tratamientos en la misma roca? ¿Por qué no se usan rocas separadas?

PREGUNTA Connell también hizo el experimento de extracción recíproco (la retirada de *Chthamalus* de una roca del experimento). Predice las consecuencias de este experimento.

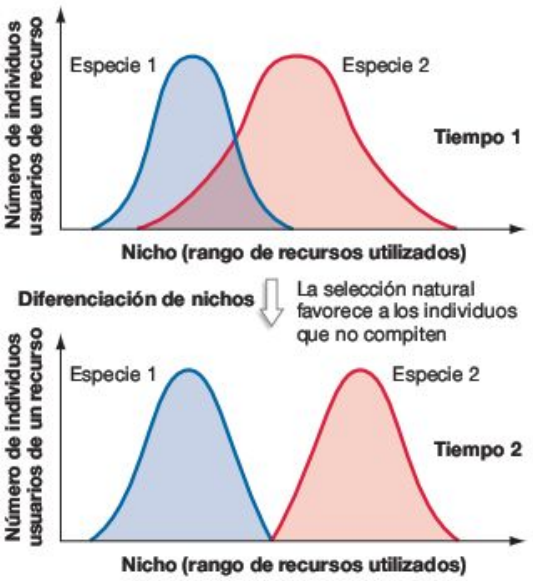


FIGURA 53.7 Con el tiempo, la competición puede llevar a la diferenciación de nichos.

PREGUNTA Los biólogos llaman al resultado de este proceso partición de recursos. Explica por qué.

un organismo. Si los individuos son muy buenos compitiendo por un recurso en particular, probablemente sean peores soportando una sequía, o protegiéndose contra una enfermedad, o previniendo la depredación.

En el caso de los percebes, la compensación de eficacia crece rápido y tiene éxito en la competencia por el espacio en contraposición a la capacidad de soportar condiciones físicas duras de las zonas intermareales más altas. Los individuos de *Semibalanus* son grandes y de crecimiento rápido; y los de *Chthalamus* crecen despacio pero pueden sobrevivir a exposiciones prolongadas al aire, al calor y al sol intenso. Ninguna especie puede hacer ambas cosas bien. La compensación de eficacia limita que se expanda la habilidad de los competidores superiores.

También es importante darse cuenta de que la competencia es una interacción –/– y, por tanto, hay una fuerte selección en ambas especies para evitarla. La **Figura 53.7** muestra los resultados previstos: un cambio evolutivo en las características reduce el solapamiento de los nichos, y con ello la competencia. Este cambio en el uso de los recursos se llama **diferenciación de nichos** o partición de recursos; el cambio de los aspectos de las especies se llama **desplazamiento de carácter.** La idea esencial es que la competición ejecuta la selección natural, y que las características de las especies cambian de forma que se reduzca la competición.

Hace poco Peter y Rosemary Grant documentaron el desplazamiento de carácter que se da en los pinzones de las Galápagos. Deberías recordar del Capítulo 24 que los Grant observaron incrementos drásticos en el tamaño medio del pico y del cuerpo en la población de *Geospiza fortis* durante una sequía en 1977. Los cambios ocurrieron porque la principal fuente de alimento disponible durante la sequía eran los frutos de una planta llamada *Tribulus cistoides*, y porque solo los individuos con los picos más grandes eran capaces de romper este fruto y comerse la semilla de su interior. Sin embargo, en 1982, llegaron a la isla individuos de la especie *Geospiza magnirostris* y empezaron a criar. *G. magnirostris* es el doble de grande que *G. fortis*, y *T. cistoides* representa su principal fuente alimenticia (**Figura 53.8**).

Cuando en 2003 y 2004 se sucedieron varias sequías, la mayoría de los pinzones murieron de hambre. Cuando los Grant contabilizaron *G. fortis* supervivientes, se dieron cuenta de algo: al contrario que en la sequía de 1977, solo sobrevivieron los individuos con los picos más pequeños. Los datos del comportamiento alimentario indicaron que *G. magnirostris* estaban sobrecompitiendo con *G. fortis* por los frutos de *T. cistoides*. Solo los individuos de *G. fortis* que podían comer semillas muy pequeñas pudieron sobrevivir de forma eficaz.

Entonces, bajo condiciones medioambientales similares, la competencia alteró el curso de la evolución. Este es un ejemplo drástico del desplazamiento de carácter. Los pinzones grandes y medianos están dividiendo un recurso para evitar la competencia.

Consumo

El consumo tiene lugar cuando un organismo se come a otro organismo. Hay tres tipos principales de consumo:

FIGURA 53.8 Experimento natural sobre la diferenciación de nichos. Durante los años de sequía, *Geospiza fortis* tiene que competir por los frutos de *Tribulus cistoides* con *Geospiza magnirostris*.

1. La **herbivoría** tiene lugar cuando lo **herbívoros** («comedores de plantas») consumen tejidos vegetales. Los escarabajos *Scolytinae* extraen cámbium, las cigarras chupan savia y las orugas mastican hojas.
2. El **parasitismo** ocurre cuando un **parásito** consume cantidades relativamente pequeñas de tejido o nutrientes de otro individuo llamado **huésped.** El parasitismo suele durar bastante tiempo. No tiene por qué ser mortal, y los parásitos son normalmente pequeños en relación con su huésped. Muchos gusanos y protistas unicelulares son parásitos de los seres humanos, así como las garrapatas son parásitos del ganado y otros mamíferos grandes. Sin embargo, no todos los parasitismos conllevan un consumo, ya que dentro de los pájaros e insectos, los parásitos sociales ponen sus huevos en los nidos de otras especies y hacen que críen a sus descendientes.
3. La **depredación** tiene lugar cuando un depredador mata y consume a otro individuo. El individuo consumido es la presa. El pájaro carpintero come escarabajos, los pinzones comen semillas, las mariquitas devoran áfidos y las avispas matan orugas.

Para ver cómo se analiza el impacto del consumo, consideremos una serie de preguntas sobre los depredadores, herbívoros, parásitos y sus víctimas.

¿Cómo se defienden las presas? Respecto a la eficacia, la depredación es costosa para la especie presa y beneficiosa para el depredador. Sin embargo, las presas no dejan sus vidas de forma pasiva para aumentar la eficacia de sus depredadores. Las presas pueden esconderse, correr, volar o nadar para escapar cuando sienten la presencia de un depredador. Los análisis han demostrado que muchas especies encuentran seguridad en las agrupaciones (bandadas o camadas), y este comportamiento es una forma eficiente de reducir el riesgo de depredación, en parte porque los depredadores se vuelven confusos cuando se adentran en un grupo masivo de presas. Otras especies de presas segregan toxinas, emplean armas como espinas o cuernos. Estas características se llaman **defensas constitutivas** o **permanentes** porque siempre están presentes (**Figura 53.9a**).

Algunas de las defensas constitutivas más estudiadas involucran un fenómeno llamado mimetismo. El **mimetismo** ocurre cuando una especie se parece mucho a otra especie. La **Figura 53.9b** ilustra dos tipos principales de mimetismo. La avispa más a la izquierda tiene colores vivos y es peligrosa debido a su aguijón. Se parece a otros insectos peligrosos, en particular a otras avispas y abejas. El hecho de que las especies presa dañinas se parezcan entre sí se llama **mimetismo de Müller.** Para explicarlo, los biólogos proponen que la existencia de presas dañinas similares en el mismo hábitat incrementa la posibilidad de que los depredadores aprendan a evitarlas. De este modo, el mimetismo de Müller debería reducir la probabilidad de que los individuos peligrosos sean atacados. Pero las avispas también son un modelo para especies inofensivas como polillas, escarabajos y moscas que se asemejan a ellas. Para explicar este mimetismo, los biólogos argumentan que los depredadores evitan el mimetismo inofensivo porque lo confunden con avispas dañinas. Esta semejanza se conoce como **mimetismo de Bates.**

Aquí el punto clave es que las presas tienen adaptaciones que reducen la probabilidad de que se conviertan en víctimas. Estas adaptaciones son una respuesta a la selección natural

(a) Las defensas constitutivas de los animales varían.

Camuflaje: mezcla con el entorno.

Agrupación: seguridad por el número.

Armas: contraataque.

(b) El mimetismo puede proteger tanto a las especies peligrosas como a las inofensivas.

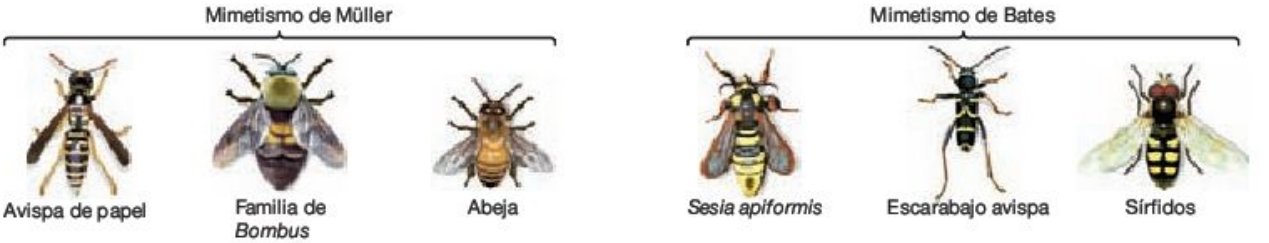


FIGURA 53.9 Las defensas constitutivas siempre están presentes. (a) Las presas presentan varias adaptaciones para reducir la probabilidad de depredación. **(b)** El mimetismo de Müller se da en especies presa peligrosas; el mimetismo de Bates se da entre especies presa peligrosas, y especies inofensivas.

(a) Presa y depredador.

Mejillón atlántico Cangrejo

(b) Correlación entre la tasa de depredación y la defensa de la presa.

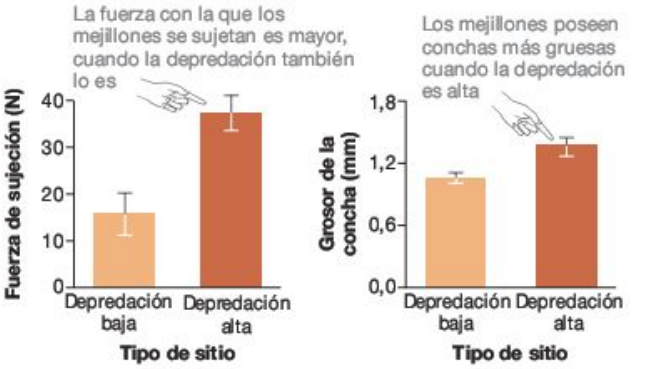


FIGURA 53.10 Las defensas inducibles solo se manifiestan bajo amenaza de depredación. (a) En medios de aguas poco profundas de Maine, los mejillones atlánticos (izquierda) son presa de cangrejos. **(b)** Para medir la fuerza de sujeción al sustrato de los mejillones, los investigadores agujerearon las conchas y midieron la fuerza en newtons (N) necesaria para arrancarlas. También midieron el tamaño de las conchas de los mejillones en relación al tamaño de los individuos dividiendo el peso de las conchas por el peso del tejido suave.

ejercida por los depredadores. Sin embargo, las defensas constitutivas son caras en términos de energía y recursos que deben aplicarse a producirlas y mantenerlas. Basándonos en esta observación, no debería sorprenderte descubrir que muchas especies presas poseen **defensas inducibles,** es decir, que solo se manifiestan como respuesta a la presencia de un depredador. Las defensas inducibles declinan si los depredadores abandonan el hábitat. Las defensas inducibles son eficaces en términos de energía pero son lentas, ya que lleva tiempo producirlas.

Para ver cómo funcionan las defensas inducibles, consideremos la reciente investigación sobre los mejillones atlánticos que viven en un estuario en la costa de Maine (**Figura 53.10a**). Se ha documentado que la depredación de los mejillones por parte de los cangrejos era alta en la zona del estuario de corrientes de marea relativamente lentas, pero baja en la zona del estuario con corrientes de marea relativamente rápidas. Los investigadores formularon la hipótesis de que si estos mejillones poseían defensas inducibles, los individuos presa que se defendían mucho deberían estar en la zona de corriente lenta, donde la presión de depredación es mayor, pero no en la zona de corriente rápida, donde los movimientos del agua disminuyen el número de cangrejos presentes.

Para evaluar esta hipótesis, los biólogos registraron las características de las conchas de los mejillones en las dos zonas. Encontraron que los mejillones de la zona de depredación alta estaban sujetos con más fuerza a la base del sustrato y poseían conchas más gruesas que los mejillones de la zona de depredación baja (**Figura 53.10b**), lo que hacía su extracción del sustrato más difícil, por lo que funcionaba como una defensa antidepredatoria efectiva.

Sin embargo, los datos de la Figura 53.10b se corresponden con la naturaleza de forma que son de libre interpretación. Una crítica a la explicación de las defensas inducibles podría ofrecer una hipótesis alternativa, como por ejemplo, que solo existieran las defensas constitutivas y que los cangrejos eliminaran los mejillones sujetos de forma débil con conchas finas de las zonas de marea lenta. Las diferencias observadas podrían deberse también a las diferencias de luz, temperatura u otros factores abióticos que pudiesen afectar a los rasgos pero que no tuviesen nada que ver con la depredación.

Para probar la hipótesis de las defensas inducibles de forma más rigurosa, los biólogos llevaron a cabo el experimento del diagrama de la **Figura 53.11.** El tanque de la izquierda permitió medir el crecimiento de la concha de los mejillones que estaban más apartados de los cangrejos. Como predijo la hipótesis de las defensas inducibles, los mejillones expuestos a los cangrejos en este sentido desarrollaron conchas más gruesas que los mejillones que no lo estaban. Estos resultados sugieren que, incluso sin contacto directo, los mejillones pueden sentir la presencia de cangrejos e incrementar su inversión en defensas. En un experimento similar, los investigadores compararon los mejillones que estaban expuestos a corrientes de agua a través de conchas rotas, con mejillones intactos pero vacíos. Registraron un incremento significante del grosor de las conchas en el tanque que estaba apartado de las conchas rotas. Este resultado apoya la teoría de que los mejillones detectan la presencia de depredadores a partir de las moléculas liberadas por las conchas rotas.

Resultados como estos subrayan los diversos temas de esta sección: las interacciones entre especies son dinámicas y derivan en la coevolución, en este caso, en las adaptaciones de una carrera armamentística evolutiva entre depredadores y presas.

¿Son los depredadores lo suficientemente eficaces como para reducir las poblaciones de presas? Las investigaciones sobre los sistemas de defensa de los animales apoyan la hipótesis de que las interacciones entre las especies tienen un gran impacto en la evolución de las poblaciones de presas y depredadores. ¿Pueden los depredadores influir a corto plazo en la distribución y abundancia de las poblaciones de presas? Las presas suelen ser más pequeñas que los depredadores, tener camadas o nidadas mayores, y tender a empezar a reproducirse a edades menores. Como resultado, tienen una tasa de crecimiento intrínseco mayor (r_{max}), es decir, la tasa de crecimiento máximo que puede alcanzar una población bajo condiciones ideales (véase Capítulo 52). Si se reproducen de forma rápida y se defienden bien, no está claro si los depredadores deberían ser capaces de matar las suficientes presas como para reducir la población de forma significativa, en especial si los depredadores tienen preferencia por individuos viejos o enfermos.

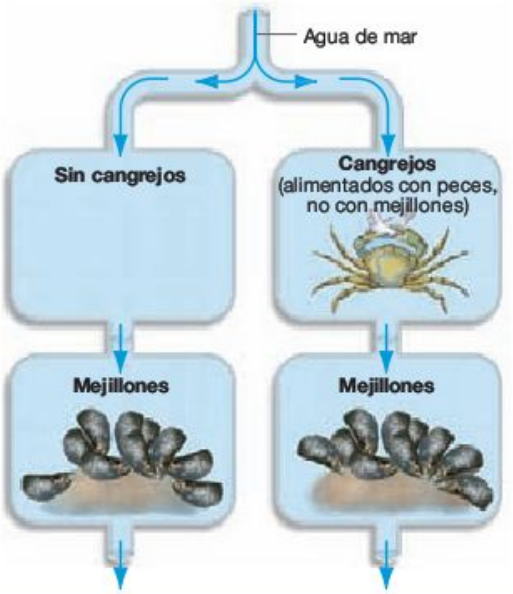
Experimento

Pregunta: ¿Están inducidas las defensas de los mejillones por la presencia de cangrejos?

Hipótesis: Los mejillones aumentan su inversión en defensa bajo la presencia de cangrejos.

Hipótesis nula: Los mejillones no aumentan su inversión en defensa bajo la presencia de cangrejos.

Diseño del experimento:



Predicción: Los mejillones en contacto con el tanque de los cangrejos tendrán conchas más gruesas que los mejillones apartados de ellos.

Predicción de la hipótesis nula: Los mejillones de ambos tanques tendrán el mismo grosor de concha.

Resultados:

Conclusión: Los mejillones aumentan su inversión en defensa cuando detectan cangrejos. El grosor de la concha es una defensa inducida.

FIGURA 53.11 Evidencia experimental de las defensas inducibles.

PREGUNTA ¿Por qué los investigadores alimentaron a los cangrejos con peces en lugar de con mejillones?

En muchos casos, los datos de los programas de retirada de depredadores, en los que lobos, pumas, coyotes y otros depredadores mueren a manos de cazadores humanos, apoyan la hipótesis de que los depredadores realmente no reducen el tamaño de las poblaciones de presas. Por ejemplo, un programa de control de lobos en Alaska en la década de 1970 redujo la abundancia de depredadores en un 55-80 por ciento por debajo de la densidad anterior al control. Al mismo tiempo, la población de alces, sobre los que acechaban los lobos, se triplicó. Esta observación sugiere que los lobos habían reducido la población de alces muy por debajo del número que cabía esperar que se sostuviera por la disponibilidad de espacio y comida.

Otros tipos de experimentos también han apoyado la hipótesis de que los depredadores desempeñan una función en el crecimiento dependiente de la densidad de las poblaciones de presas. Recuerda del Capítulo 52 que algunas poblaciones atraviesan ciclos regulares, y que los ciclos poblacionales regulares de liebres y linces parece que se rigen, al menos en parte, por los incrementos dependientes de la densidad de depredadores. Con todo, los datos disponibles hasta la fecha indican que, en muchos casos, los depredadores son lo suficientemente eficaces como para reducir poblaciones de presas.

¿Por qué los herbívoros no se comen todo? ¿Por qué el mundo es verde? Si los depredadores influyen en el tamaño de las poblaciones de las presas que pueden correr, volar o nadar, los consumidores deberían tener un efecto devastador sobre plantas, mejillones, anémonas, esponjas y otros animales sésiles (que no se mueven).

En algunos casos, esta predicción resulta correcta. Por ejemplo, considera los resultados de un reciente **metaanálisis** (estudio de estudios). Los biólogos que recopilaron resultados de más de 100 estudios sobre los herbívoros descubrieron que los herbívoros extraían, de media, un 79 por ciento de la masa de algas acuáticas. Sin embargo, este porcentaje caía hasta un 30 por ciento para las plantas acuáticas, y hasta un 18 por ciento para las plantas terrestres.

¿Por qué los herbívoros no comen más alimentos de los disponibles en la tierra? Dicho de otra forma, ¿por qué el mundo es verde? Los biólogos consideran de forma rutinaria tres posibles respuestas. Los herbívoros podrían estar acechados por depredadores o enfermedades; los tejidos de las plantas podrían ofrecer una nutrición pobre o incompleta; o las plantas podrían defenderse de forma efectiva contra los ataques:

1. La **hipótesis del control *top-down*** establece que la población herbívora está limitada por la depredación y las enfermedades. El nombre «*top-down*» se inspira en las cadenas alimentarias presentadas en el Capítulo 30 y vistas con más detalle en el Capítulo 54. Es apropiada porque los depredadores y los parásitos acaban con herbívoros que comen plantas. En una evaluación reciente de esta idea, los investigadores controlaron herbívoros en islas creadas en 1986 para el proyecto de un dique en Venezuela. En algunas islas pequeñas del lago nuevo, los depredadores desaparecieron. Ahora hay muchos más herbívoros en estas islas que en lugares similares de las cercanías donde están presentes los depredadores y donde se consume un porcentaje mayor de producción primaria. Por ejemplo, las islas libres de depredadores tenían solo un 25 por ciento de los pequeños árboles encontrados en islas similares donde había depredadores.
2. La **hipótesis de nutrición pobre** argumenta que las plantas son una fuente alimenticia pobre en cuanto a los nutrientes que aporta. Los tejidos vegetales tienen un 10 por ciento menos de nitrógeno que los tejidos animales. Si el crecimien-

to y la reproducción de los herbívoros está limitado por la disponibilidad de nitrógeno, las poblaciones serán bajas y el impacto de los herbívoros relativamente suave. Los herbívoros podrían comer más material vegetal para ganar nitrógeno, pero tendría un coste: cabría esperar que estuvieran expuestos a la depredación y gastarían más energía procesando la comida. Para evaluar la hipótesis de la nutrición pobre, un metaanálisis reciente examinó 185 estudios sobre cómo los insectos herbívoros habían respondido cuando la concentración de nitrógeno de las plantas se incrementaba de forma experimental a través de la fertilización. En casi la mitad de los casos, los herbívoros mostraron un incremento significativo de la tasa de crecimiento o de reproducción cuando se fertilizaban las plantas de las que se alimentaban. Basándose en estos resultados, los investigadores concluyeron que la limitación de nitrógeno es un factor importante de gran parte de las interacciones entre plantas y herbívoros.

3. La **hipótesis de la defensa de las plantas** sostiene que las plantas se defienden de forma efectiva lo suficiente como para limitar a los herbívoros. La mayoría de los tejidos vegetales se defienden con armas como espinas, pinchos o vellosidades, o con potentes tóxicos como la nicotina, la cafeína y la cocaína. Además, ningún animal puede digerir, sin ayuda de bacterias o protistas, la celulosa o la lignina (componentes de la madera). Segregar compuestos de defensa, parece ser la solución perfecta contra los herbívoros. Sin embargo, en la práctica, las plantas afrontan un difícil reto al defenderse. Consideremos los datos sobre las interacciones entre los álamos y dos herbívoros: los castores y los crisomélidos. Los álamos rebrotan cuando los castores los talan (**Figura 53.12a**), y los árboles que rebrotan tienen altas concentraciones de un componente defensivo que impiden ataques más profundos (**Figura 53.12b**). Esta es una defensa inducida. Pero las larvas de ciertos crisomélidos se comen fácilmente este compuesto defensivo. De hecho, las larvas almacenan suficiente compuesto en sus cuerpos para que funcione como compuesto defensivo contra sus propios depredadores, las hormigas. Los datos de la **Figura 53.12c** muestran que las larvas que crecen en los álamos que han rebrotado sobreviven más tiempo que las larvas que crecen en álamos normales cuando se colocan las larvas sobre un hormiguero. Este es un ejemplo de un efecto indirecto de las interacciones entre especies. La respuesta de los álamos a los castores beneficia a otros herbívoros, los crisomélidos. El resultado neto es que no hay una estrategia de defensa perfecta y universal. La selección natural debería favorecer a las plantas que desarrollan un conjunto evolutivo de compuestos para disuadir a la variedad de herbívoros a la que se enfrentan.

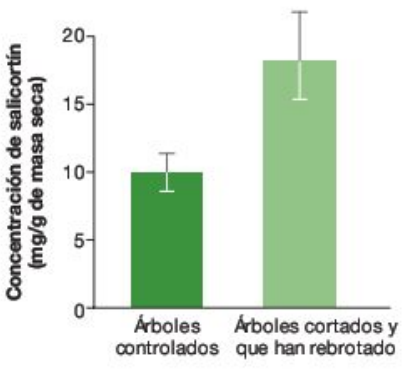
En conjunto, los datos revisados aquí sugieren que no existe una respuesta única a la pregunta de por qué los herbívoros no comen una mayor cantidad de las plantas disponibles. Las tres hipótesis que hemos examinado son correctas. El control *top-down*, la limitación de nitrógeno y la defensa eficaz son factores importantes que limitan el impacto de los herbívoros, aunque la combinación particular de factores variará entre las especies y el hábitat.

Adaptación y carreras armamentísticas ¿Cómo influyen en la evolución las interacciones entre especies vía el consumo a largo plazo? Cuando depredadores y presas, o herbívoros y plantas, interactúan a lo largo del tiempo, derivan en carreras armamentísticas coevolucionarias: los consumidores desarrollan rasgos que incrementan su eficacia y, en respuesta, las presas desarrollan rasgos que las hacen de difícil digestión o escurridizas, lo que lleva a la selección de los consumidores de rasgos que respondan a las adaptaciones de las presas, y así sucesivamente.

Para ver una carrera armamentística en acción, consideramos las interacciones entre seres humanos y sus peores parásitos: las especies del género *Plasmodium*. Recuerda del Capítulo 29 que *Plasmodium* es un protista unicelular que

(a) Álamo derribado por castores.

(b) Los árboles que rebrotan tienen más componentes defensivos.



(c) Supervivencia de las larvas de crisomélidos colocadas en un hormiguero.

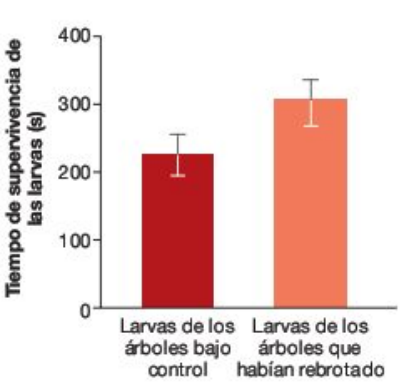
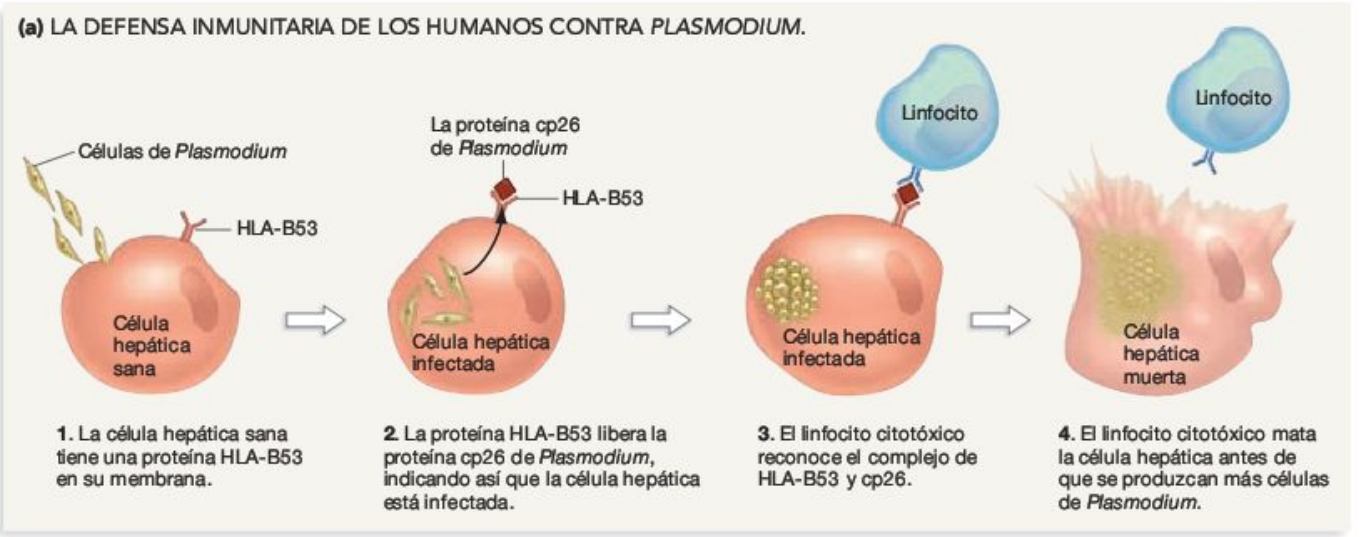


FIGURA 53.12 Los compuestos defensivos de los álamos desfavorecen a los castores pero favorecen a los crisomélidos.

PREGUNTA Las larvas de crisomélidos sobreviven mejor en los árboles que han rebrotado que en los que no, con lo que podrían dañar más a menudo a estos árboles. Si la selección natural ha maximizado la eficacia de los álamos, ¿representan los castores y crisomélidos la peor amenaza para estos árboles?



provoca la malaria en multitud de vertebrados. La malaria es la causa de muerte de al menos un millón de personas al año, la mayoría de las cuales son niños pequeños. Datos recientes sugieren que los seres humanos y los agentes que provocan la malaria (cuatro especies de *Plasmodium*) están atrapados en una carrera armamentística coevolucionaria.

Plasmodium tiene varios tipos de células distintas, cada una de las cuales infectan el hígado, los glóbulos rojos, y otros tipos de células de mosquitos o seres humanos (véase Capítulo 29). La selección natural favorece a los alelos que permiten que las células de *Plasmodium* infecten el interior de sus huéspedes de forma múltiple y eficiente. Las células del sistema inmunitario de los seres humanos no se cruzan de brazos ante el avance de *Plasmodium* por el hígado y los glóbulos rojos, sino que las células del sistema inmunitario (presentadas en el Capítulo 48) persiguen y destruyen a *Plasmodium*. La selección natural favorece a los alelos que permiten que los mosquitos y los seres humanos resistan a esta infección.

En el oeste de África, por ejemplo, hay una fuerte asociación entre el alelo llamado HLA-B53 y la protección contra la malaria. En las células hepáticas infectadas por *Plasmodium*, las proteínas HLA-B53 de la capa exterior de las células hepáticas liberan una proteína llamada cp26 (**Figura 53.13a**). La liberación es una señal que las células del sistema inmunitario pueden leer. Significa «soy una célula infectada, matadme antes de que ellos nos maten a todas». Las células del sistema inmunitario destruyen la célula hepática antes de que las células parasitarias se puedan multiplicar. De esta forma, las personas que tienen al menos una copia del alelo *HLA-B53* están mejor capacitadas para ganar la carrera armamentística contra la malaria.

Sin embargo, los estudios consecutivos han demostrado que la carrera armamentística está lejos de ganarse. Las poblaciones de *Plasmodium* en el oeste de África poseen ahora una variedad de alelos que puede ser reconocida por la proteína HLA-B53. Algunas de estas variantes se enlazan a la HLA-B53 y provocan una respuesta inmune en el huésped, pero otras escapan a la detección. Lo que es más, mucha gente está infectada por muchas razas diferentes de *Plasmodium*, algunas de las cuales son mejores evadiendo la respuesta del

(b) Las razas de *Plasmodium* tienen diferentes versiones de la proteína cp.

Raza de *Plasmodium*	Tasa de infección	Interpretación
cp26	Baja	La HLA-B53 se enlaza a estas proteínas. La respuesta inmunológica es efectiva.
cp29	Baja	
razas de cp26 y cp29 juntas	Alta	La respuesta inmunológica falla cuando estas razas infectan a la misma persona.
cp27	Alta	La HLA-B53 no se enlaza a estas proteínas. La respuesta inmunológica no es tan efectiva.
cp28	Media	

FIGURA 53.13 Las interacciones entre el sistema inmunitario humano y *Plasmodium*. (a) Si la HLA-B53 se enlaza a una proteína particular de *Plasmodium*, se detecta la célula infectada y se destruye. **(b)** Parece que algunas razas de *Plasmodium* evitan la detección del sistema inmunitario mejor que otras. También, ciertas razas derrotan la respuesta inmunológica si infectan a la misma persona al mismo tiempo.

sistema inmunitario. En algunos casos, la fase de reconocimiento por la proteína HLA-B53 se rompe cuando se encuentran juntas ciertas razas (**Figura 53.13b**). Para que estas observaciones tengan sentido, los investigadores sugieren que la selección natural ha favorecido la evolución de las razas de *Plasmodium* que contraatacan a la HLA-B53.

Continúa la carrera armamentística entre seres humanos y *Plasmodium*. Ciertas proteínas humanas actúan como armas contra la malaria. Pero como predijo la teoría de la coevolución, *Plasmodium* ha desarrollado respuestas efectivas y continúa evolucionando.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Life Cycle of a Malaria Parasite

¿Pueden manipular los parásitos a sus huéspedes?

Para prosperar, los parásitos no solo tienen que invadir tejidos

y crecer mientras evaden las respuestas defensivas de sus huéspedes. También tienen que ser transmitidos a nuevos huéspedes. Para un parásito, un huésped no infectado representa un hábitat sin colonizar repleto de recursos. ¿Qué han aprendido los biólogos sobre cómo se transmiten los parásitos?

Para responder, consideremos las especies de caracoles terrestres que sufren el parasitismo de platelmintos, en particular de un trematodo llamado *Leucochloridium*. Los investigadores que estudiaron esta asociación descubrieron algo inusual. Cuando los trematodos han madurado y están listos para ser transmitidos a su siguiente huésped, que es un pájaro, se concentran en los cuernos del caracol y se mueven sin parar. Además, los caracoles infectados se sienten atraídos por la luz, mientras que los caracoles sanos evitan los lugares iluminados y prefieren entornos oscuros y en sombra (**Figura 53.14**). Cuando los caracoles infectados salen de la sombra y se deslizan moviendo sus cuernos, es más fácil que un pájaro los vea y los consuma. Para interpretar estas observaciones, los biólogos sugieren que los trematodos manipulan el comportamiento del caracol, y que este cambio hace que el parásito tenga más posibilidades de colonizar un nuevo huésped.

Los estudios sobre cómo se transmiten los parásitos refuerzan una teoría: la coevolución extensiva tiene lugar entre especies que interactúan vía el consumo. Los experimentos de las interacciones mutualistas transmiten el mismo mensaje.

FIGURA 53.14 Un parásito que manipula el comportamiento del huésped. El comportamiento de los caracoles que están infectados por trematodos del género *Leucochloridium* es muy diferente del comportamiento de los caracoles sanos.

EJERCICIO Diseña un experimento para probar la hipótesis de que existe una mayor probabilidad de que los pájaros coman caracoles infectados que caracoles sanos.

Mutualismo

El **mutualismo** es una interacción +/+ que involucra a una variedad de organismos y recompensas. Por ejemplo, muchas especies de abejas visitan flores para recolectar néctar y polen. Las abejas se benefician porque utilizan el néctar como fuente alimenticia para las abejas adultas, y el polen para las larvas. Las plantas de flores también se benefician porque en este proceso las abejas que buscan polen de una planta a otra llevan a cabo la polinización. Los Capítulos 30 y 40 detallan algunas de las adaptaciones encontradas en estas plantas que incrementan la eficacia de la polinización. Otros capítulos destacan otras variedades de mutualismo:

- Uno de los mutualismos más importantes se da entre los hongos y las raíces de las plantas. El Capítulo 31 repasó la evidencia experimental que indica que los hongos reciben azúcares y otros compuestos carbónidos a cambio del nitrógeno o el fósforo que necesita su planta compañera.
- Podría decirse que el mutualismo más crítico involucra a las bacterias que fijan el nitrógeno y a determinadas plantas. Como señalaron los Capítulos 28 y 38, el compañerismo se basa en las plantas huésped que proporcionan azúcares y protección, y las bacterias que facilitan nitrógeno a cambio.
- El Capítulo 32 habló del mutualismo entre (1) las hormigas y los áfidos a los que protegen a cambio de melaza rica en azúcar, y (2) las hormigas y los hongos que cultivan para comer.

La **Figura 53.15** ilustra otros mutualismos interesantes. La Figura 53.15a muestra hormigas del género *Crematogaster*, que viven en acacias. Las hormigas viven en bulbos en la base de las espinas de la acacia y se alimentan de pequeñas estructuras que crecen a partir de las ramas del árbol. Estas hormigas protegen al árbol atacando y mordiendo a herbívoros, y cortando la vegetación del suelo bajo el árbol huésped. La Figura 53.15b muestra las gambas limpiadoras en acción. Estas gambas cogen los parásitos de las quijadas y agallas de los peces. En este mutualismo, una especie consigue la cena, mientras otra recibe atención médica.

Como muestran estos ejemplos, las recompensas de las interacciones mutualistas varían desde el transporte de gametos o alimento, a la posesión de un hogar, la ayuda médica, y la protección. Sin embargo, es importante destacar que aunque el mutualismo beneficia a ambas especies, la interacción no involucra a los individuos de las diferentes especies que son altruistas o «amables» con otros. Profundizando en un tema que presentó Charles Darwin en 1862, Judith Bronstein describió el mutualismo como «una forma de parasitismo recíproco, es decir, cada individuo está para obtener lo mejor que puede de su compañero al menor coste posible para sí mismo». En su opinión, los beneficios recibidos en el mutualismo son producto de la adquisición de cada individuo de su propio interés, maximizando su capacidad de supervivencia y reproducción.

Según esta aclaración, no es de sorprender que algunas especies hagan trampas en el sistema de mutualismo. Por ejemplo, la polinización engañosa se da cuando ciertas flores producen polen pero no néctar. Hay que mentir a los polinizadores para que visiten las flores y lleven a cabo la polinización. Los estudios evolutivos demuestran que los polinizadores engañados evolucionan de especies ancestrales que recibían una recompensa. Con el tiempo, la interacción +/+ se volvió +/–.

Un experimento reciente sobre el mutualismo proporciona otro buen ejemplo de la naturaleza dinámica de estas interacciones. Este estudio se centró en las hormigas y los membrácidos. Las hormigas son insectos que viven en colonias, y los membrácidos son pequeños insectos herbívoros que se ali-

(a) Mutualismo entre hormigas y acacias.

(b) Mutualismo entre gambas limpiadoras y peces.

FIGURA 53.15 El mutualismo adopta muchas formas. (a) En ciertas especies de acacias, las hormigas del género *Crematogaster* viven en grandes bulbos en la base de las espinas y atacan a los herbívoros que amenazan al árbol. Las hormigas se comen el tejido rico en nutrientes producido por las yemas de las hojas o de ramas. **(b)** Las gambas limpiadoras retiran y se comen los parásitos que establecen su residencia en las branquias de los peces.

PREGUNTA ¿Cuál es el coste de estas asociaciones entre las acacias y las hormigas, las gambas y los peces?

mentan chupando azúcar del floema de las plantas. Los membrácidos excretan melaza, que, en cambio, es recolectada por las hormigas como alimento.

Está claro que las hormigas se benefician de esta asociación, pero ¿y los membrácidos? Los biólogos formularon la hipótesis de que las hormigas podrían proteger a los membrácidos de su principal depredador, las arañas saltadoras.

Para probar esta hipótesis, los investigadores estudiaron las interacciones entre hormigas y membrácidos durante tres años. Como muestra la **Figura 53.16,** los investigadores delimitaron un solar de estudio de 1.000 m^2. Cada año retiraban las hormigas de un grupo de plantas huéspedes de membrácidos dentro del solar, pero dejaban otras intactas para controlarlas. Luego comparaban el crecimiento y la supervivencia de los membrácidos en las plantas que tenían hormigas y en las que no. Para evaluar los beneficios y costes de eficacia de la interacción, los investigadores retiran a uno de los participantes de forma experimental y documentan el efecto en la supervivencia y reproducción de la otra especie, en comparación con la supervivencia y reproducción del control de los individuos que experimentan interacciones normales.

Tanto en el primer año de estudio como en el tercero, el número de descendientes membrácidos de las plantas huésped aumentó en el tratamiento con hormigas, pero mostró un descenso significativo en el tratamiento sin hormigas. Este resultado apoya la hipótesis de que los membrácidos se benefician de la interacción con las hormigas porque las hormigas los protegen de la depredación de las arañas saltadoras.

Sin embargo, en el segundo año de estudio, los investigadores descubrieron una pauta diferente. No hubo diferencia en la supervivencia de la prole o de los adultos, o en el tamaño de la población general entre las poblaciones de membrácidos con hormigas y sin hormigas. ¿Por qué? Los investigadores fueron capaces de responder porque también midieron la abundancia de las arañas depredadoras en cada uno de los tres años. Los datos de su censo mostraron que en el segundo año del estudio la población de arañas fue muy baja.

Basándose en estos resultados, los investigadores concluyeron que los beneficios de la interacción entre hormigas y membrácidos dependían por completo de la abundancia de

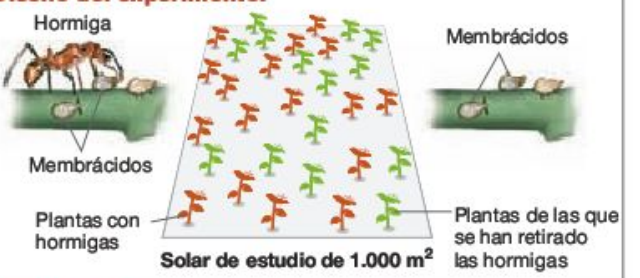
Experimento

Pregunta: ¿Es mutualista la relación entre las hormigas y los membrácidos?

Hipótesis: Las hormigas recolectan comida que procede de los membrácidos. A cambio los protegen de las arañas saltadoras.

Hipótesis nula: Las hormigas recolectan comida que procede de los membrácidos, pero no benefician la supervivencia de los membrácidos.

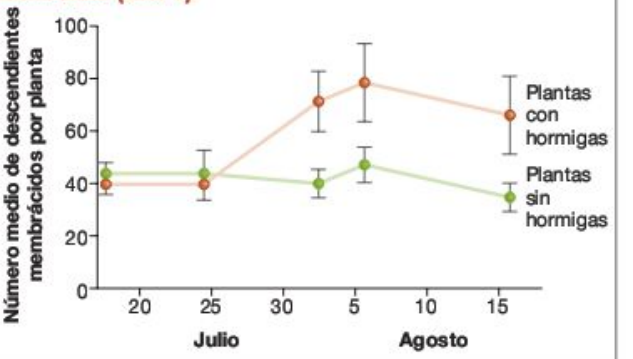
Diseño del experimento:



Predicción: La reproducción de los membrácidos será mayor cuando estén presentes las hormigas.

Predicción de la hipótesis nula: No habrá diferencias entre el número de descendientes de los membrácidos en función de las plantas.

Resultados (año 1):



Conclusión: Los membrácidos se benefician de la interacción con las hormigas.

FIGURA 53.16 Evidencia experimental de que la relación entre hormigas y membrácidos es mutualista.

TABLA RESUMEN **53.1** **Interacciones de las especies**

Tipo de interacción	Efecto en la eficacia	Impacto a corto plazo: distribución y abundancia	Impacto a largo plazo: coevolución
Competencia	–/–	Reduce el tamaño de la población de ambas especies; si la competencia es asimétrica, la exclusión competitiva disminuye el rango de una especie	La diferenciación de nichos por medio de la selección reduce la competencia
Consumo	+/–	El impacto en la población presa depende de la densidad y la efectividad de las defensas	Fuerte tendencia de las presas a elegir defensas efectivas, fuerte tendencia de los consumidores a desarrollar aspectos que contrarresten las defensas de las presas
Parasitismo	+/–	El impacto en las poblaciones huésped depende de la densidad parasitaria y la efectividad de las defensas	Fuerte tendencia de los huéspedes a desarrollar defensas efectivas; fuerte tendencia de los parásitos de desarrollar aspectos que contrarresten las defensas de los huéspedes
Mutualismo	+/+	El tamaño de la población y el rango de ambas especies dependen entre sí	Fuerte tendencia de ambas especies a maximizar los beneficios sobre la eficacia y minimizar los costes de eficacia de la relación
Comensalismo	+/0	El tamaño de la población y el rango de comensales pueden depender del tamaño y distribución de los huéspedes	Fuerte tendencia de los comensales a aumentar los beneficios de eficacia en la relación; los huéspedes no presentan selección

depredadores. Los membrácidos se beneficiaban de la interacción con las hormigas los años en los que los depredadores eran abundantes, pero no se veían influidos en los años en los que la depredación era escasa. Si la producción de melaza supone un coste para los membrácidos, la interacción de tipo +/+ cambia a +/– bajo la escasez de arañas.

El mutualismo es como el parasitismo, la competencia y otros tipos de interacciones entre especies con respecto a un punto importante: los resultados de la interacción dependen de las condiciones vigentes. Ya que los costes y beneficios de las interacciones entre especies son flexibles, una interacción entre las mismas especies puede variar del parasitismo al mutualismo o la competencia. La **Tabla Resumen 53.1** muestra los efectos en la eficacia, los impactos a corto plazo en el tamaño de la población, y los aspectos evolutivos a largo plazo de las interacciones entre especies.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La selección natural favorece la evolución de los rasgos que disminuyen la competencia, dando lugar a cambios en los nichos de las especies con el tiempo.
- Los consumidores pueden reducir el tamaño de la población de las especies de las que se alimentan y a menudo ejercen una selección natural sobre los mecanismos de defensa.
- El mutualismo beneficia a las especies involucradas y puede derivar en asociaciones coevolutivas, tales como la simbiosis entre un hongo y una planta, o la fijación simbiótica de nitrógeno de las bacterias.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar lo que es una carrera armamentística coevolutiva y dar un ejemplo.
2) Dar ejemplos precisos de cómo afectan al tamaño de las poblaciones y a la evolución a largo plazo la competencia, el consumo y el mutualismo.

53.2 Estructuras de las comunidades

Los biólogos han hecho importantes progresos en la comprensión de la naturaleza de las interacciones entre especies y sus consecuencias. Sin embargo, en términos de la comprensión de la estructura y función de las comunidades biológicas, las investigaciones sobre las interacciones tienen un límite: normalmente se centran solo en dos especies al mismo tiempo. Pero las comunidades biológicas contienen varios miles de especies. Para entender cómo funcionan las comunidades, los biólogos amplían el ámbito de estudio y exploran cómo interactúan las combinaciones de varias especies.

La pregunta que inicialmente se plantearon los biólogos sobre las comunidades concernía a su estructura: ¿las comunidades biológicas tienen una organización y composición preestablecida cerrada, o simplemente son un ensamblaje abierto de especies? Si las comunidades son entidades superestructuradas, su composición debería ser predecible. Por ejemplo, si se destruye una comunidad debido a una alteración y luego se permite su recuperación, la diversidad y abundancia de especies de ese enclave debería ser idéntica al término de la recuperación. Pero si las comunidades pueden estar constituidas por muchas combinaciones diferentes de especies, dependiendo de las llegadas más o menos tardías, sería difícil predecir la composición de las comunidades. La diversidad y abundancia de especies encontrada en una región variaría de forma sustancial antes de la alteración y después de la recuperación.

¿En qué medida son predecibles las comunidades?

Empezando con un estudio publicado en 1936, Frederick Clements fomentó la creencia de que las comunidades biológicas son estables, están integradas y son entidades disciplinadas cuya composición es bastante predecible. Su hipótesis era que las interacciones entre especies eran tan extensas y la coevolución tan importante que los grupos de especies llamados comunidades se habían integrado mucho y se habían vuelto uni-

dades independientes en la naturaleza. Dicho de otra forma, las especies de una comunidad no pueden vivir por separado.

Para destacar este tema, Clements vinculó el desarrollo de una comunidad de plantas con el desarrollo de un organismo individual. Argumentó que las comunidades se desarrollan experimentando una serie de fases predecibles dictadas por las extensas interacciones entre las especies y que este desarrollo culmina con una fase final estable conocida como **comunidad clímax.** Según Clements, la naturaleza de una comunidad clímax está determinada por el clima de la zona, y no cambia con el tiempo. Lo que es más, declaró que, si un incendio u otra alteración destruye la comunidad clímax, esta se reconstruirá por sí sola repitiendo las fases de su desarrollo predecible.

Por el contrario, Henry Gleason argumenta que la comunidad encontrada en una superficie determinada no es ni estable y predecible. Afirma que las comunidades de plantas y animales son asociaciones efímeras de especies que simplemente comparten necesidades climáticas similares. Según Gleason, es más una cuestión de suerte el que una comunidad semejante se desarrolle en la misma superficie tras una alteración del medio. Gleason restó importancia a la función de los factores bióticos, tales como las interacciones entre especies, en la estructura de las comunidades. Para él, los factores abióticos y la historia (por ejemplo las semillas y especímenes jóvenes que llegaban tras una alteración) eran los elementos clave para determinar las especies que se pueden encontrar en una localización particular.

¿Qué punto de vista es más acertado? Consideremos los datos procedentes de observaciones y experimentos.

Ubicación de la distribución de especies actual y pasada Si las comunidades son ensamblajes predecibles, el rango de especies que forman una comunidad determinada debería ser congruente. Dicho de otra manera, se debería de encontrar casi siempre el mismo grupo de especies creciendo juntas.

Sin embargo, cuando los biólogos comenzaron a documentar las variedades de especies de árboles entre gradientes de altura, descubrieron que las especies aparecían independientemente de otras. Por ejemplo, según asciendes una montaña, podrías encontrar robles blancos con nogales y castaños. Según avances, los castaños podrían desaparecer pero los robles blancos y los nogales permanecerían. A medida que asciendas la ladera, los nogales desaparecerían mientras que empezarían a aparecer pinos blancos del este y pinos rojos.

Los datos sobre la composición histórica de las comunidades vegetales apoyan estas observaciones. Los estudios del polen fosilizado documentaron que la distribución de las especies y comunidades vegetales en una localización específica a través de Norteamérica ha cambiado radicalmente desde el final de la última era glacial hace unos 11.000 años. A partir de estos datos surgió una pauta importante: las especies no aparecen en el registro de los fósiles como conjuntos cerrados. La variedad de especímenes tiende a cambiar independientemente unos de otros. Por ejemplo, en un enclave de estudio del lago Mirror, en New Hampshire, el porcentaje de polen presente de los pinos y robles subió y bajó en tándem durante los últimos 14.000 años, justo como se predijo para un conjunto cerrado de una comunidad integrada de pinos y robles. Por el contrario, el porcentaje de polen de píceas, abetos, cedros, hayas y la mayoría de las otras especies cambió independientemente entre ellas. En general, los estudios del polen fosilizado sugieren que la composición de la mayoría de las comunidades vegetales ha sido dinámica y contingente con los eventos históricos, más que estática.

Pruebas experimentales Para explorar la previsibilidad de las estructuras de las comunidades de forma experimental, los biólogos construyeron 12 estanques idénticos (**Figura 53.17**). Rellenaron los estanques al mismo tiempo con agua que contenía suficiente cloro como para matar cualquier organismo preexistente. Si la estructura de la comunidad es predecible, cada estanque debería desarrollar la misma comunidad de especies una vez que el cloro se haya evaporado y el agua sea habitable. Si la estructura de la comunidad no es predecible, cada estanque debería desarrollar diferentes comunidades.

Para probar esta predicción, los investigadores cogieron muestras del agua de los estanques repetidas veces a lo largo de un año. Midieron la temperatura, la composición química y otras características físicas del agua, y registraron la diversidad y abundancia de cada especie planctónica examinando las muestras en el microscopio. Descubrieron un total de 61 especies en todos los estanques pero descubrieron que cada estanque por separado tenía solo entre 31 y 39 de esas especies. Esta observación es importante. Cada estanque contenía solo entre la mitad y dos tercios del número total de especies que vivían en el área del experimento y que estaba disponible para la colonización. Se dieron 12 especies en la mayoría de estanques, pero cada estanque tenía un ensamblaje único de especies. ¿Por qué?

Para explicar estos resultados, se argumentó que algunas especies son muy efectivas al dispersarse y que tienden a colonizar la mayoría del hábitat disponible. Otras especies se dispersan de forma más lenta y tienden a llegar solo a uno o a unos pocos de los hábitats disponibles. Los investigadores propusieron que la llegada de ciertos competidores o depredadores al principio de la colonización afecta enormemente a las especies que son capaces de invadir con éxito más tarde. Como resultado, los detalles específicos del ensamblaje de la comunidad y la composición son de alguna forma contingentes y difíciles de predecir. Al menos hasta cierto punto, las comunidades son producto de la suerte y de la historia.

El mensaje general de la investigación sobre la estructura de las comunidades es que la posición de Clements era demasiado extrema y que el punto de vista de Gleason está más cerca de ser correcto. Aunque tanto los factores bióticos como el clima son importantes para determinar qué especies existen en una ubicación concreta, la suerte y la historia también desempeñan una función importante.

¿Cómo estructuran las comunidades las especies clave?

Aunque las comunidades no son ensamblajes predecibles regidos por interacciones entre especies obligatorias, la presencia

Experimento

Pregunta: ¿Son las comunidades predecibles o impredecibles?

Hipótesis de que las comunidades son predecibles: El grupo de especies presente en un sitio determinado es muy predecible.

Hipótesis de que las comunidades no son predecibles: El grupo de especies presente en un sitio determinado no es nada predecible.

Diseño del experimento:

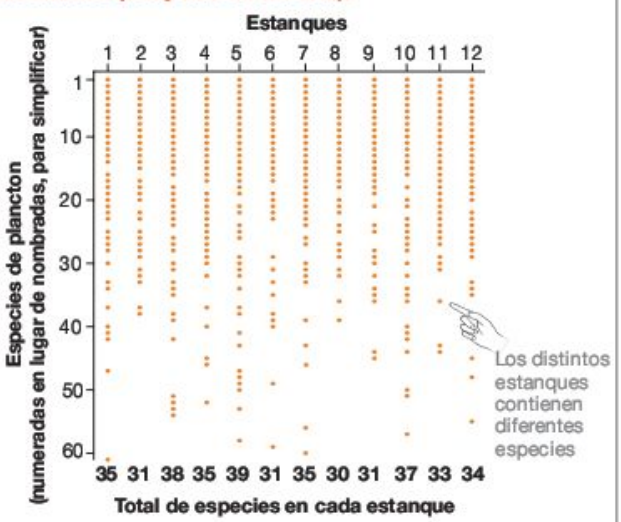
1. Construcción de 12 estanques idénticos, rellenando todos al mismo tiempo y esterilizando de forma que no haya organismos preexistentes.

2. Examen de muestras de agua de cada estanque. Identificación de cada especie de plancton presente en cada muestra.

Predicción de que las comunidades son predecibles: Se desarrollarán comunidades de plancton idénticas en los 12 estanques.

Predicción de que las comunidades no son predecibles: Se desarrollarán comunidades de plancton distintas en cada estanque.

Resultados (después de un año):



Conclusión: Aunque casi la mitad de las especies presentes aparecieron en todos o la mayoría de los estanques, cada uno de ellos tiene una composición única. Ambas hipótesis son parcialmente correctas.

FIGURA 53.17 Evidencia experimental de que no se desarrollan comunidades idénticas en idénticos hábitats.

PREGUNTA ¿Cuántas especies se encuentran en los 12 estanques?

de ciertos consumidores puede tener un gran impacto en las especies presentes. Los experimentos han demostrado que, en algunos casos, la estructura de una comunidad entera puede cambiar drásticamente si una sola especie de depredador o herbívoro se retira de una comunidad o se añade a ella.

Como ejemplo de esta investigación, consideramos un experimento que dirigió Robert Paine en los hábitats intermareales del noroeste pacífico de Norteamérocca. En ese medio, la estrella de mar *Pisaster ochraceous* es un depredador importante (**Figura 53.18a**). Cuando Paine retiró las estrellas de superficies experimentales, lo que habían sido comunidades diversas de algas e invertebrados se volvieron zonas atestadas de mejillones *Mytilus californianus* (**Figura 53.18b**). Aunque los mejillones son un competidor dominante, sus poblaciones habían sido controladas por la depredación de las estrellas de mar. Cuando este depredador se fue, la riqueza de especies y la complejidad estructural del hábitat cambió radicalmente (**Figura 53.19**).

Para captar el efecto que un depredador como las estrellas de mar puede tener en una comunidad, Paine acuñó el término «especie clave». Una **especie clave** tiene un impacto mucho mayor sobre las especies que la rodean de lo que su abundancia y biomasa total sugerirían. Por ejemplo, en 1995 se introdujeron lobos en el ecosistema de Yellowstone, al oeste de EE.UU. Aunque su población había crecido a tan solo 150 individuos, su presencia llevó a cambios de gran alcance en las comunidades de plantas y animales. Los lobos se alimentaban de alces y no toleraban la presencia de coyotes. Como los alces disminuyeron, las poblaciones de las plantas favoritas de estos animales como los álamos y los sauces incrementaron, lo que desató un aumento de castores, que compiten con los alces por estas plantas. Como descendió el número de coyotes, la población de ratones incrementó y derivó en poblaciones mayores de halcones.

Las estrellas de mar, los lobos y otras especies clave varían su abundancia en el espacio o el tiempo, variando así la composi-

(a) Depredador: *Pisaster ochraceous*.

(b) Presa: *Mytilus californianus*.

FIGURA 53.18 Un predador clave y su presa.

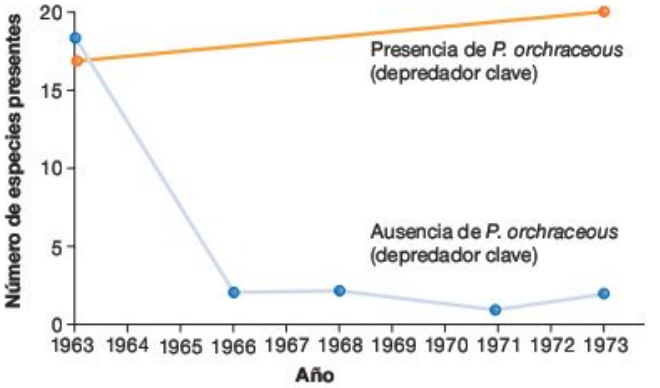


FIGURA 53.19 La depredación angular altera la estructura de la comunidad en un hábitat rocoso intermareal. Cada punto representa el número medio de especies presentes en las parcelas de estudio.

ción y estructura de sus comunidades. Las comunidades son entidades evolutivas cuya composición es difícil de predecir.

53.3 Dinámicas de las comunidades

Una vez que los biólogos adquirieron los conceptos básicos sobre cómo interactúan las especies y cómo se estructuran las comunidades, se plantearon preguntas sobre cómo cambian las comunidades con el tiempo. Al igual que las células, los individuos y las especies, las comunidades pueden describirse con dinámicas.

Alteraciones y cambios en comunidades ecológicas

La composición y estructura de una comunidad puede cambiar de forma radical en respuesta a los cambios en las condiciones abióticas y bióticas. Los biólogos se han interesado particularmente en las respuestas de las comunidades tras las alteraciones. Una **alteración** es cualquier evento que retira a algunos individuos, o biomasa, de una comunidad. (Recuerda el Capítulo 50 que la biomasa es la masa total de organismos vivos).

Los incendios forestales, las tormentas de aire, las inundaciones, la caída de un árbol grande, epidemias de enfermedades y las explosiones a corto plazo del número de herbívoros se califican como alteraciones.

Los biólogos han llegado a darse cuenta de que el impacto de una alteración es una función de tres factores: (1) el tipo de alteración, (2) su frecuencia y (3) su gravedad, por ejemplo la velocidad y duración de una inundación, o la intensidad del calor durante un incendio. La mayoría de las comunidades experimentan un tipo característico de alteración, que suele ocurrir con una frecuencia y gravedad previsibles. Para entenderlo, los biólogos hacen referencia al **régimen de alteraciones** de una comunidad. Por ejemplo, los incendios matan a casi toda la flora existente en un bosque boreal cada 100 o 300 años de media. Por el contrario, en las selvas tropicales y bosques templados, se producen numerosas caídas a poca escala de árboles, normalmente debido a tormentas de aire, cada pocos años.

¿Cómo determinan los investigadores el régimen de alteraciones de una comunidad? Los ecologistas utilizan dos estrategias para determinar la pauta natural de alteraciones de una comunidad. El primer acercamiento se basa en la deducción de las pautas a partir de los datos obtenidos de los análisis a corto plazo. Por ejemplo, un estudio de observación podría documentar que el 1 por ciento de todo el bosque boreal en la Tierra se quema en un año dado. Asumiendo que los incendios suceden al azar, los investigadores pronostican que cualquier parte concreta de bosque boreal tiene una probabilidad de quemarse cada año de 1 sobre 100. De acuerdo a este razonamiento, los incendios podrán volver a repetirse en una superficie determinada cada cien años de media.

Esta aproximación es muy probable, pero tiene importantes inconvenientes. Por ejemplo, en los bosques boreales los incendios no son aleatorios ni en el espacio ni en el tiempo. Hay mayores posibilidades en algunas zonas que en otras, y suelen darse en años especialmente secos. A menos que el muestreo sea extensivo, es difícil evitar errores derivados de la extrapolación de áreas propensas o no a las alteraciones.

El segundo acercamiento para determinar el régimen de alteraciones se basa en la reconstrucción de la historia de una localización determinada. Por ejemplo, la frecuencia de inundaciones puede estimarse analizando los sedimentos, ya que las inundaciones depositan distintos grupos de partículas de sedimentos. Los investigadores estiman la frecuencia y el impacto de las tormentas buscando árboles que parezcan haber sido derribados por el viento y determinando la fecha de su muerte. (Los investigadores hacen esto comparando los patrones en los anillos de crecimiento de los árboles muertos con aquellos de los individuos vivos cercanos; véase Capítulo 36). Las alteraciones que han sido más estudiadas utilizando las técnicas de datación son los incendios forestales.

Los incendios forestales suelen dejar una capa de materia orgánica quemada y carbón en la superficie del suelo. Como consecuencia los investigadores pueden cavar un hoyo en el suelo, buscar capas de carbón y usar la datación por radioisótopos para determinar cuándo tuvo lugar el incendio. También es posible datar la muerte de los árboles muertos a causa del fuego comparando sus anillos de crecimiento con los de los árboles vivos. Es más, los árboles que no han muerto por el fuego suelen tener cicatrices. Cuando un fuego arde lo suficientemente cerca como para matar parte del tejido del cámbium, se forma una cicatriz, que suele aparecer en la base de los árboles, donde las hojas y las ramitas muertas se acumulan y proporcionan combustible. Las cicatrices del fuego pueden datarse analizando los anillos de crecimiento.

¿Por qué es importante entender los regímenes de alteración? Para apreciar por qué los biólogos están tan interesados en la comprensión de los regímenes de alteración, considera un estudio reciente sobre la historia de los incendios en las arboledas de secuoyas en California (**Figura 53.20a**). Las secuoyas gigantes crecen en arboledas pequeñas y aisladas en la parte occidental de Sierra Nevada. Los individuos viven

más de mil años, y muchos tienen varias cicatrices por los incendios. Un biólogo obtuvo muestras de secciones transversales de las bases de 90 secuoyas gigantes de cinco arboledas diferentes. Como muestra la **Figura 53.20b,** las secciones transversales contenían numerosos anillos en los que había cicatrices del fuego. Para determinar la fecha de cada alteración, el investigador contó los anillos desde el presente hacia atrás. Descubrió que en la mayoría de las arboledas habían tenido lugar entre 10 y 53 fuegos cada siglo durante los últimos 1.530-2.000 años (**Figura 53.20c**). Los datos indicaron que cada árbol se había quemado una media de 64 veces.

Este estudio estableció que los incendios son muy frecuentes en la comunidad examinada. Ya que no pasaba mucho tiempo entre las acumulaciones de grandes cantidades de combustible entre incendios, probablemente serían de intensidad baja. En parte, debido a este trabajo, los biólogos responsables de la gestión de las arboledas de secuoyas ahora establecen incendios controlados de intensidad baja o dejan que los incendios naturales leves ardan en lugar de apagarlos inmediatamente. De forma similar, los estudios sobre los regímenes de alteraciones entre el río Colorado y el suroeste de Norteamérica inspiraron hace poco a los gestores del terreno para liberar una enorme cantidad de agua de las reservas detrás de los diques de los canales. La inundación resultante estaba destinada a simular una alteración natural. Según los estudios posteriores, parecía que la inundación artificial había beneficiado a las comunidades de flora y fauna de la corriente.

Sucesión: el desarrollo de las comunidades tras una alteración

Las alteraciones acaban con casi todos los organismos de una superficie. La recuperación que sigue se llama **sucesión.** La **sucesión primaria** tiene lugar cuando una alteración retira el suelo y todos sus organismos, así como organismos que viven por encima de la superficie. Los glaciares, las inundaciones, las erupciones volcánicas y los corrimientos de tierra suelen iniciar una sucesión primaria. La **sucesión secundaria** tiene lugar cuando una alteración retira parte o todos los organismos de una superficie pero deja el suelo intacto. El fuego y la explotación forestal son ejemplo de alteraciones que inician una sucesión secundaria.

Como muestra la **Figura 53.21,** se desarrolla una secuencia de comunidades vegetales como proceso de sucesión. Las comunidades de sucesión temprana están dominadas por especies pequeñas, de vida corta y que dispersan sus semillas a grandes distancias. Las comunidades de sucesión tardía están dominadas por especies que tienden a vivir mucho tiempo, son grandes y buenas competidoras. La secuencia específica de especies que aparece con el tiempo se llama camino sucesorio. ¿Qué determina la pauta y tasa del reemplazo de las especies durante la sucesión en un tiempo y espacio determinado?

Consideraciones teóricas Los biólogos se centran en tres factores para predecir las consecuencias de una sucesión en una comunidad: (1) los rasgos particulares de las especies involucradas, (2) cómo interactúan las especies y (3) las circunstancias históricas y medioambientales como el tamaño de la superficie involucrada y las condiciones meteorológicas. Antes de seguir considerando en detalle un caso histórico, necesitamos explorar estos factores con más detalle.

(a) Secuoya gigante tras un incendio.

(b) Cicatrices de incendios en los anillos de crecimiento.

(c) Reconstrucción de la historia a partir de las cicatrices.

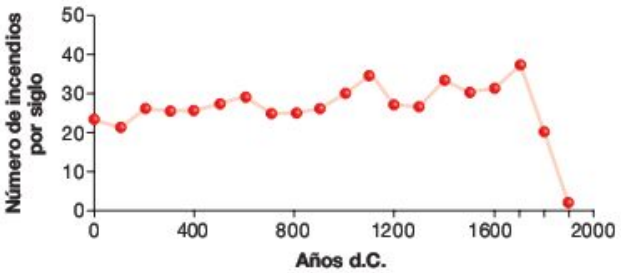


FIGURA 53.20 La historia de las alteraciones en una comunidad con tendencia a los incendios. Ya que los árboles forman un anillo (banda clara/banda oscura) cada año, los investigadores pueden contar los anillos para determinar la frecuencia con la que sucedieron los incendios durante los últimos 2.000 años.

PREGUNTA ¿Cuántos fuegos aproximadamente tuvieron lugar en el último siglo?

Los rasgos de las especies, como la capacidad de dispersión y la habilidad de soportar sequías extremas, son especialmente importantes en la sucesión temprana. Sin embargo, como dicta el sentido común, los lugares alterados suelen colonizarse por plantas y animales con buena capacidad de dispersión. Pero cuando llegan estos organismos tienen que soportar condiciones ambientales duras. Las **especies pioneras** tienden a tener estrategias vitales de «hierbajos» (un **hierbajo** es una planta adaptada a crecer en suelos alterados). Las especies sucesorias tempranas dedican la mayoría de su energía a la reproducción y muy poca a la habilidad competitiva. Tienen semillas pequeñas, un crecimiento rápido, una esperanza de vida corta, y empiezan a reproducirse muy jóvenes. Como consecuencia tienen una tasa de reproducción muy alta. Pero además, pueden soportar condiciones abióticas severas, como mucha luz, disponibilidad pobre de nutrientes y sequías.

Una vez que la colonización está en marcha, el transcurso de la sucesión suele depender menos de cómo se enfrentan las especies a los aspectos abióticos del entorno y más de cómo interactúan con otras especies. El cambio tiene lugar porque las plantas de crecimiento temprano en la sucesión cambian las condiciones abióticas de forma que sean menos severas. Ya que las plantas proporcionan sombra, reducen las temperaturas e incrementan la humedad. Sus cuerpos muertos también añaden materia orgánica y nutrientes al suelo. A medida que mejoran las condiciones abióticas, las interacciones bióticas cobran importancia.

Durante la sucesión, las especies existentes pueden tener uno de estos tres efectos sobre las especies posteriores: (1) facilitación, (2) tolerancia o (3) inhibición. La **facilitación** tiene lugar cuando la presencia de especies tempranas hace que las condiciones sean más favorables para la llegada de ciertas especies al proporcionar sombra o nutrientes. La **tolerancia** significa que las especies existentes no influyen en la posibilidad de que se establezcan nuevas especies. La **inhibición** ocurre cuando la presencia de una especie inhibe el establecimiento de otra. Por ejemplo, una planta que necesite mucha luz para germinar puede ver su sucesión restringida por la presencia de árboles maduros que impidan que llegue al suelo la luz del sol.

Además de los rasgos de las especies y sus interacciones, la pauta y tasa de sucesión depende del contexto medioambiental e histórico en el que ocurre. Por ejemplo, los investigadores descubrieron que las comunidades que se desarrollaron después de un incendio forestal en el parque de Yellowstone en 1988 dependían del tamaño de terreno quemado y de la intensidad del fuego en este. También influyen en la sucesión las condiciones climáticas que se dan durante el proceso. Las variaciones en el tiempo y en el clima provocan diferentes formas de sucesión en el mismo sitio en diferentes ocasiones.

El análisis de los rasgos de las especies, las interacciones entre ellas y el contexto histórico/medioambiental facilitan una estructura útil para la comprensión de las formas particulares de sucesión. Para ver este marco teórico en acción, examinemos los datos del curso de una sucesión primaria que ocurrió en Glacier Bay, en Alaska.

Caso histórico: Glacier Bay, Alaska En Glacier Bay está teniendo lugar una recesión glaciar extraordinaria y extensiva

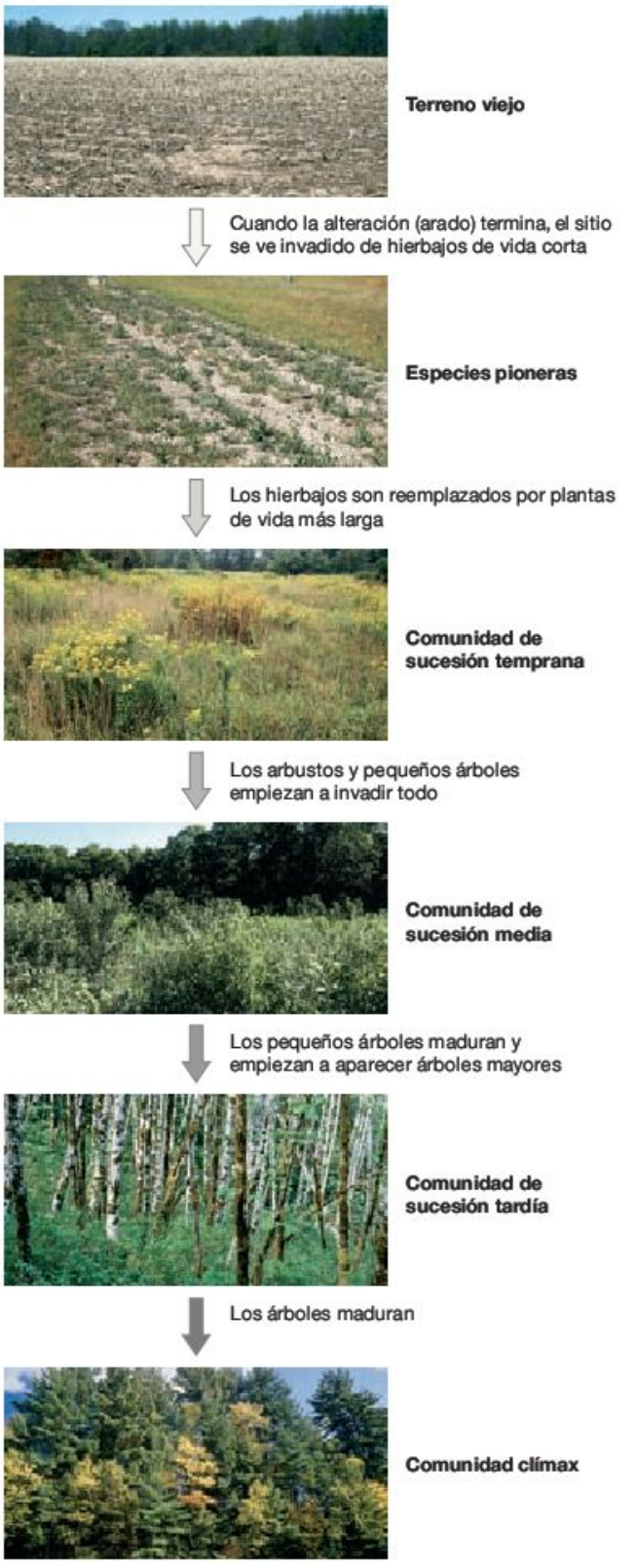


FIGURA 53.21 La sucesión en bosques templados de latitud media. Secuencia de fotos que muestran cómo la sucesión deriva en el desarrollo de bosques templados a partir de un estado alterado (en este caso, un terreno de cultivo abandonado).

(**Figura 53.22,** arriba). En tan solo 200 años, los glaciares que una vez llenaron la bahía se han retraído unos 100 km, exponiendo grandes superficies de sedimentos glaciares a la colonización. Debido a este acontecimiento, Glacier Bay se ha convertido en un importante lugar de estudio de las sucesiones.

La parte superior de la Figura 53.22 muestra las comunidades de plantas encontradas en la zona. Los sitios más antiguos son densos bosques de *Picea sitchensis* y *Tsuga* occidentales. Las zonas que se fundieron hace unos 100 años, están habitadas por pinos y matorrales dispersos de un arbusto llamado aliso verde. Los sitios que se fundieron hace 45-80 años también están cubiertos de matorrales, pero la mayoría de los árboles son álamos. Los enclaves que se fundieron hace menos de 20 años no tienen una cubierta vegetal continua, sino que albergan individuos dispersos de sauces y pequeños arbustos llamados *Dryas*.

Estas observaciones inspiraron la hipótesis para la pauta de sucesión de Glacier Bay. Con el tiempo, las comunidades más jóvenes de *Dryas* y sauces triunfaron sobre los matorrales de alisos, que se convertieron por consiguiente en bosques de pinos y *Tsuga*. Dicho de otro modo, hay una sola forma de sucesión para toda la bahía. Sin embargo, un estudio reciente ha desafiado esta hipótesis. Los investigadores que reconstruyeron la historia de cada comunidad a través del estudio de los anillos de los árboles descubrieron que habían tenido lugar tres formas de sucesión diferentes (**Figura 53.23**): (1) en la parte más baja de la bahía, nada más fundirse el hielo, empezaron a crecer los alisos verdes y pronto formaron un bosque denso. Los ejemplares de *Tsuga* occidentales llegaron poco después y ahora son comunes en el sotobosque. (2) En las zonas de mediana edad en la parte superior de la bahía, los matorrales de alisos predominaron durante varias décadas, y los pinos están empezando a volverse comunes. Sin embargo, estos bosques probablemente nunca serían tan densos como los de la bahía baja y no hay indicios de que los ejemplares de *Tsuga* occidentales hayan empezado a establecerse por sí solos. (3) Por el contrario, los lugares más jóvenes de la parte más alta de la bahía pueden seguir una tercera forma de sucesión. Los matorrales de alisos se convirtieron bastante pronto en la vegetación dominante, pero los pinos son escasos. En su lugar, los álamos son abundantes.

Estos datos representan un desafío: ¿cómo interactúan los rasgos de las especies, las interacciones entre ellas y los patrones de dispersión para generar las tres formas de sucesión?

Los rasgos de las especies pueden ser especialmente importantes al explicar ciertos detalles sobre las formas de sucesión. Por ejemplo, los ejemplares de *Tsuga* occidentales son abundantes en sitios antiguos pero están ausentes en los más jóvenes. Esto es lógico porque las semillas germinan y solo crecen en suelos que contengan una cantidad sustancial de materia orgánica y porque los árboles jóvenes pueden tolerar ambientes sombríos pero no ambientes con demasiada luz. La intolerancia de esta especie a las condiciones de sucesión temprana explica por qué ninguna de estas tres formas de sucesión comienza con la colonización de las especies.

Las interacciones entre especies han sido importantes en las tres formas de sucesión. Por ejemplo, se ha demostrado que los alisos facilitan el crecimiento de los pinos. Esto se debe a que la bacteria simbiótica que vive dentro de las raíces de los alisos convierte el nitrógeno atmosférico (N_2) en moléculas con contenido en nitrógeno que los alisos utilizan para producir proteínas y ácidos nucleicos. Cuando las hojas de los alisos caen al suelo y las raíces se descomponen o mueren, el nitrógeno queda disponible para los pinos. Aunque los pinos son capaces de invadir y crecer sin la presencia de alisos, crecen más rápido cuando los alisos han encontrado nitrógeno en el suelo.

La competencia es otra interacción importante entre las especies. Por ejemplo, la sombra de los alisos reduce el creci-

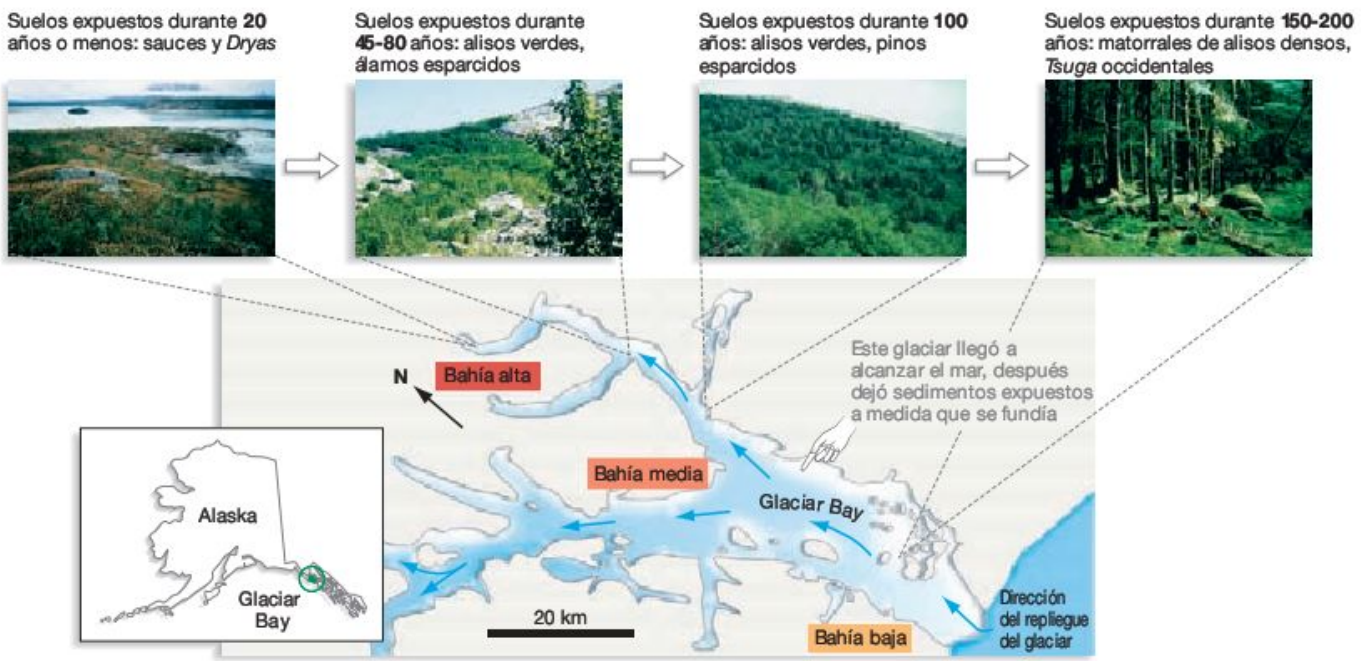


FIGURA 53.22 Evidencia de que en Glacier Bay hay una única forma de sucesión.

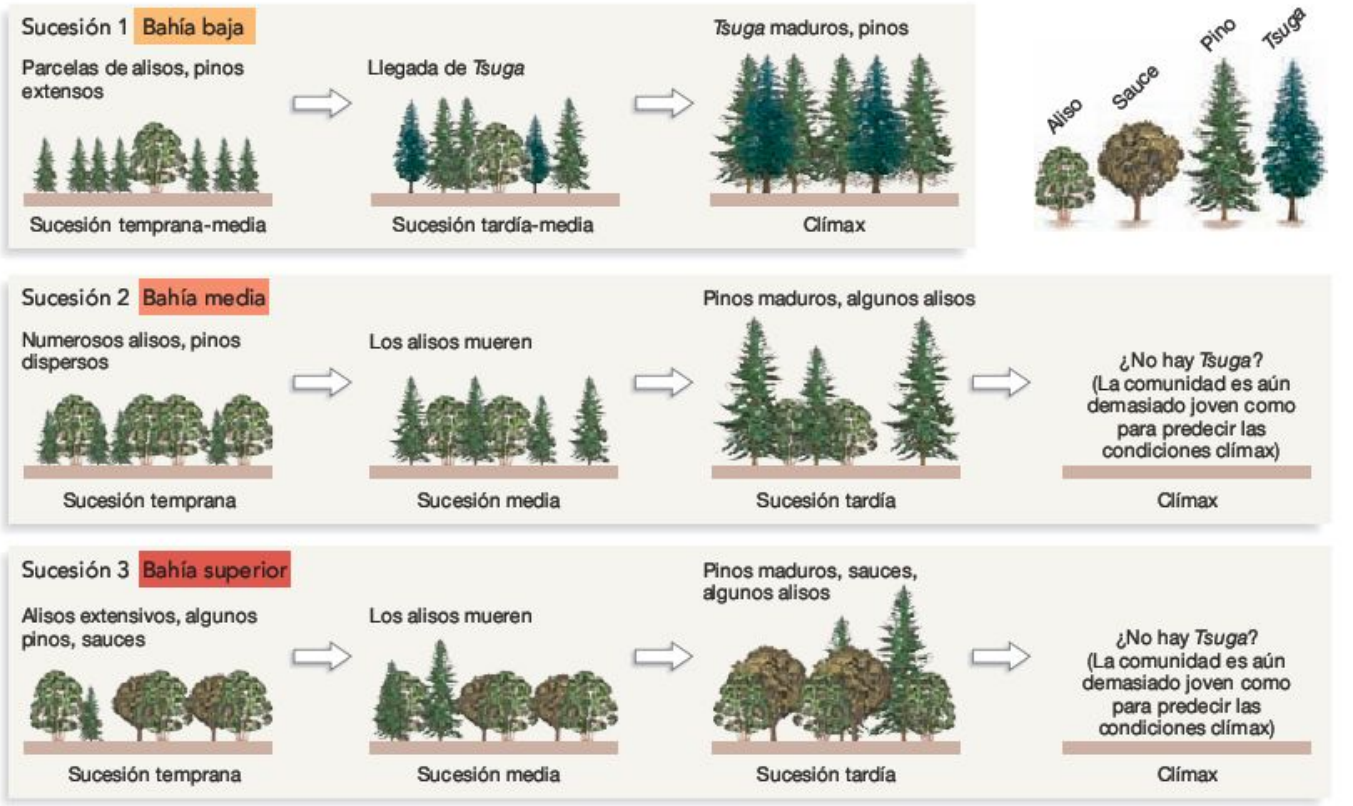


FIGURA 53.23 Evidencia de que en Glacier Bay se dan múltiples formas de sucesión.

PREGUNTA Supongamos que un incendio forestal arrasa con todas las plantas de Glacier Bay. ¿Crees que volverían a darse las formas de sucesión descritas aquí?

miento de los pinos hasta que estos son lo suficientemente altos como para sobresalir sobre los matorrales. Sin embargo, una vez que los pinos atraviesan el dosel de los alisos, estos últimos mueren porque son incapaces de competir con los pinos por la luz.

El contexto histórico y medioambiental también tiene claras influencias sobre la sucesión en Glacier Bay. Por ejemplo, los geólogos han descubierto evidencias de que la capa de hielo era de 1.100 m de grosor en la parte más alta de Glaciar Bay durante el sigo XVIII. Ya que los bosques crecen solo en elevaciones de entre 700 y 800 m en esta parte de Alaska, el glaciar eliminó todo bosque existente. Sin embargo, en la parte más baja de la bahía la capa de hielo era sustancialmente más fina. Como resultado, quedaron algunos bosques en las laderas de las montañas bajo el hielo. Según se retraía el glaciar de estas zonas, el bosque de las laderas proporcionaba una fuente de semillas de pinos y *Tsuga*, y establecía una situación muy diferente de sucesión. De este modo, el contexto medioambiental (en este caso la distancia de los bosques previos) ayudó a determinar cómo se desarrolló la comunidad.

Resumiendo, las formas de sucesión se rigen por varios factores. Estos factores incluyen las adaptaciones que tienen ciertas especies a su medio abiótico, las interacciones entre las especies, y la historia de los lugares. Los rasgos de las especies y las interacciones entre ellas tienden a hacer que las sucesiones sean previsibles, mientras que la historia y los eventos casuales aportan un grado de incertidumbre en las sucesiones.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las alteraciones son algo normal en las comunidades.
- El impacto de una alteración depende del tipo, frecuencia y gravedad.
- Tras una alteración una sucesión de especies y comunidades reemplaza a los individuos que se hayan perdido.
- La secuencia exacta de las especies observadas es una función de sus rasgos, sus interacciones y la historia del lugar.

Deberías ser capaz de...

Citar pruebas experimentales o de observación específicas que apoyen cada una de las cuatro afirmaciones anteriores.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Primary Succession

53.4 Riqueza de especies en las comunidades ecológicas

La diversidad de especies presentes es una característica clave de las comunidades biológicas, y puede cuantificarse de dos formas. La **riqueza de especies** es un simple recuento de cuántas especies están presentes en una comunidad dada. Por el contrario, la **diversidad de especies** es una medida establecida que incorpora la abundancia relativa de especies, así como su presencia o ausencia (véase **Cuadro 53.1**). Como resultado, algunas veces los ecologistas usan la riqueza de especies y la diversidad de especies de manera indistinta. Para presentar las investigaciones de la riqueza y la diversidad, vamos a centrarnos en una sencilla pregunta. ¿Por qué algunas comunidades poseen mayor riqueza de especies que otras?

Previsión de la riqueza de especies: la teoría de la biogeografía de las islas

Cuando los investigadores empezaron a contar el número de especies presentes en varias zonas, surgió una pauta marcada: las parcelas de hábitat más grandes contenían más especies que las más pequeñas. La observación es lógica porque las zonas grandes deberían contener más tipos de nichos y de esa forma proporcionar mayor número de especies. Pero los primeros trabajos sobre la riqueza de especies destacan otra pauta más difícil de explicar. Las islas en el océano tienen menor número de especies que superficies del mismo tamaño en tierra firme.

Robert MacArthur y Edward O. Wilson abordaron esta cuestión asumiendo que la evolución de las especies presente en una isla es producto de tan solo dos eventos: inmigración y extinción. Según ellos, la tasa de estos dos procesos deberían variar con el número de especies presentes en una isla. La tasa de inmigración debería declinar según aumenta el número de especies de la isla, ya que los individuos que llegan suelen representar especies que ya están presentes. Pero la tasa de extinción debería aumentar según se incrementa la riqueza de especies, ya que el solapamiento de nichos debería incrementar y la competencia por los recursos sería más intensa. El resultado es un equilibrio, un balance entre la llegada de nuevas especies y la extinción de las especies presentes previas (**Figura 53.24a**). Si la riqueza de especies cambia debido a una alteración, la inmigración continua y la extinción deberían restablecer el valor de equilibrio.

MacArthur y Wilson también se dieron cuenta de que la inmigración y la extinción deberían variar en función del tamaño de la isla y en la distancia de esta a tierra firme u otra fuente de inmigración. La tasa de inmigración debería ser mayor en islas grandes cercanas a un continente, ya que es más probable que la inmigración llegue a este tipo de islas. La tasa de extinción debería ser mayor en islas pequeñas lejanas a la costa, ya que hay pocos recursos disponibles para sostener a grandes poblaciones y porque llegan pocos individuos para mantener a la población. Como resultado, la riqueza de especies debería ser mayor en islas más grandes que en pequeñas (**Figura 53.24b**), y en las islas cercanas a la costa en contraposición a las lejanas (**Figura 53.24c**).

Este modelo, llamado teoría de la biogeografía de una isla, es importante por varios motivos:

- Es importante para una extensa variedad de hábitats semejantes a los de islas, como las praderas alpinas, lagos, charcas y cuevas.
- Se pueden hacer pronósticos específicos que pueden probarse. Por ejemplo, los investigadores han medido la riqueza de especies de islas pequeñas, retirado todas las especies presentes, y luego han medido si el mismo número de espe-

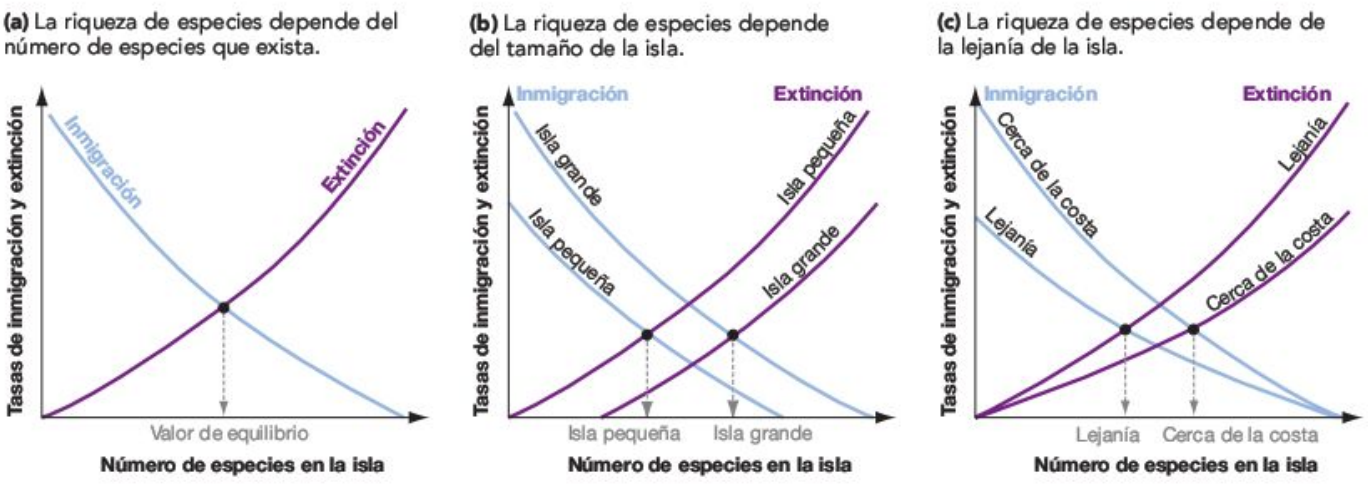


FIGURA 53.24 La riqueza de especies varía en función de las características de la isla. Si la riqueza de especies en una isla se rige solo por la inmigración y la extinción, la riqueza de especies variará en función de **(a)** el número de especies existentes, **(b)** el tamaño de la isla y **(c)** la lejanía de la isla a grandes masas terrestres.

PREGUNTA Supongamos que los hábitats de tierra firme más cercanos a una isla fueron devastados por la suburbanización. ¿Cómo afectaría esto a las curvas del apartado (c)?

CUADRO 53.1 Medición de la diversidad de especies

Para medir la diversidad de especies, un biólogo podría limitarse a contar el número de especies presentes en una comunidad. El problema es que ese muestreo proporciona una imagen incompleta de la diversidad. La abundancia relativa de especies también es un componente importante de la diversidad. Para comprenderlo, considera la composición de las tres comunidades hipotéticas mostradas en la **Figura 53.25.** Estas comunidades son prácticamente idénticas en cuanto a la composición de especies pero difieren en la abundancia relativa de cada especie.

Estos datos pueden utilizarse para comparar dos medidas de la diversidad de especies. La riqueza de especies es simplemente el número de especies encontradas en una comunidad. En este caso, las comunidades 1 y 2 poseen la misma riqueza de especies y la comunidad 3 posee una riqueza menor en una de las especies. Sin embargo, es importante darse cuenta de que las comunidades 2 y 3 tienen abundancias relativas similares para cada especie, o lo que los biólogos llaman *uniformidad*. En la comunidad 1, por el contrario, es muy poco equitativo. El 55 por ciento de los individuos de la comunidad 1 pertenece a la especie A, y otras especies eran relativamente raras. Una comunidad poco equitativa tiene una diversidad efectiva más baja de lo que indicaría su riqueza de especies.

Para tener en cuenta la uniformidad, se han desarrollado otros índices de la diversidad de especies. Un ejemplo simple es el índice Shannon, dado por la siguiente ecuación:

$$H' = -\sum_{i=0}^{s} p_i \ln p_i$$

En esta ecuación, p_i es la proporción de individuos en la comunidad de la especie *i*. El índice se suma al total de la cantidad de especies de estudio. El índice de Shannon para las tres comunidades hipotéticas se muestra en la parte inferior de la Figura 53.25. En cada caso el índice se calcula (1) computando la proporción de los individuos en cada comunidad que pertenece a cada especie, (2) tomando el logaritmo natural de cada una de estas proporciones (véase **BioHabilidades 5** para una introducción a los logaritmos), (3) multiplicando cada logaritmo natural por la proporción de cada especie, y (4) sumando el total entre las seis especies de la comunidad. Si entiendes la ecuación, deberías ser capaz de hacer estos cálculos y obtener el mismo resultado que en la figura. Hay que apreciar que las comunidades 1 y 2 tienen la misma riqueza de especies, la comunidad 2 tiene una diversidad mayor debido a una uniformidad mayor. La comunidad 3 tiene una riqueza de especies menor que la comunidad 1 pero mayor diversidad.

Si entiendes cómo usar e interpretar el índice de Shannon, deberías ser capaz de calcular la riqueza de especies y el índice de diversidad de Shannon para tres comunidades nuevas que «doblen» a las comunidades 1-3 de la Figura 53.25. Por ejemplo, una de las tres comunidades nuevas debería ser idéntica a la comunidad 1, salvo que hay dos especies con 10 individuos presentes como especie «A», dos especies con un individuo presente como especie «B», dos especies con un individuo presente como especie «C», dos especies con tres individuos presentes como la especie «D», y así sucesivamente. Hay un total de 12 especies en cada comunidad. Deberías ser capaz de comparar y contrastar tus resultados con los valores de la riqueza y la diversidad dados en la figura.

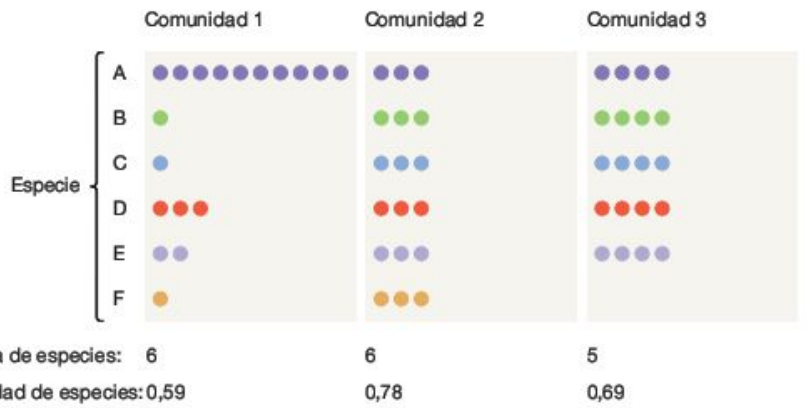


FIGURA 53.25 La diversidad de especies se puede cuantificar.

cies recolonizaba la isla y se alcanzaba el valor de equilibrio. Los pronósticos sobre la inmigración y la extinción también han sido calibrados a través de la observación de las islas.

- Es importante para las dinámicas metapoblacionales y puede ayudar en la toma de decisiones sobre el diseño de las reservas naturales. En general, las reservas más ricas en especies deberían ser las que son (1) relativamente grandes, y (2) las que estén ubicadas cerca de otras zonas de hábitat relativamente grandes.

Pautas generales en la riqueza de especies

Los biólogos han comprendido de sobra que las zonas de hábitats grandes tienden a ser ricas en especies, y la teoría de la biografía de islas ha tenido éxito enmarcando el pensamiento sobre cómo la riqueza de especies debería variar entre los hábitats parecidos a islas. Pero los investigadores lo han tenido mucho más difícil al explicar lo que puede ser la pauta más sorprendente de la riqueza de especies.

Los biólogos que comenzaron catalogando la flora y fauna de los trópicos a mediados del siglo XIX pronto identificaron

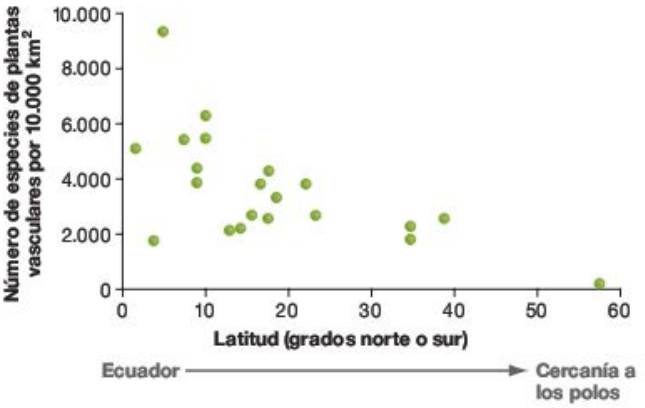


FIGURA 53.26 Hay un fuerte gradiente latitudinal en la diversidad de especies. Un ejemplo de gradiente latitudinal en la diversidad de especies.

que estos hábitats contenían muchas más especies que los medios templados o subárticos. Los datos compilados en los años de intervención han confirmado la existencia de un gradiente latitudinal fuerte en la diversidad de especies, tanto para las comunidades como conjuntos, como para muchos grupos taxonómicos. En aves, mamíferos, peces, reptiles, y muchos invertebrados terrestres y acuáticos, orquídeas y árboles, la diversidad de especies declina según aumenta la latitud (**Figura 53.26**). Aunque esta pauta no es universal está muy extendida, y un número de grupos de marinos y aves zancudas muestran una fuerte relación entre latitud y diversidad. ¿Por qué ocurre esto?

Para explicar por qué la diversidad de especies podría declinar con la latitud, los biólogos tienen que considerar dos principios fundamentales. Primero, el mecanismo causal debe ser abiótico, ya que la latitud es un fenómeno físico producido por la forma de la Tierra. La explicación debe ser un factor físico que varíe de forma predecible con la latitud, y que pueda producir cambios en la diversidad de especies. Segundo, la diversidad de especies de una zona particular es la suma de cuatro procesos: evolución de las especies, extinción, inmigración (colonización) y emigración (dispersión). De esta forma, el gradiente latitudinal debe estar causado por un factor abiótico que afecta a la tasa de evolución de las especies, la extinción, la inmigración o emigración de tal forma que pudiese haber más especies en los trópicos y menos en las cercanías de los polos.

Se han formulado más de 30 hipótesis para explicar el gradiente latitudinal. Una de ellas mantiene que la alta productividad de los trópicos promueve la diversidad alta, incrementando la evolución de las especies y mermando la tasa de extinción. (Recuerda del Capítulo 50 que la productividad es la cantidad total de fotosíntesis por unidad de área al año). La idea es que el incremento de la producción de biomasa mantiene a más herbívoros y, de esta forma, a más predadores, parásitos y animales carroñeros. Además, la evolución de especies debería aumentar cuando se dé la diferenciación de nichos dentro de las poblaciones de herbívoros, predadores, parásitos y carroñeros. Aunque esta hipótesis dé la productividad está alentada por la correlación a escala global entre la productividad y la diversidad, los estudios experimentales la desafían. Por ejemplo, los investigadores que añadieron fertilizante a las comunidades acuáticas o terrestres de forma rutinaria, observaron incrementos importantes en la productividad pero decrecimientos en la diversidad.

A la luz de resultados como este, los investigadores han concluido que la productividad por sí sola probablemente no sea una explicación suficiente para la alta diversidad de especies en los trópicos. Sin embargo los estudios continúan y los investigadores han comenzado a centrarse en un factor abiótico que está relacionado con la productividad: la temperatura. Los biólogos que analizaron los datos de los gastrópodos y otros invertebrados marinos han documentado una fuerte correlación entre la temperatura de las aguas marinas y la diversidad de especies, lo que ha inspirado la hipótesis de la energía: las temperaturas altas aumentan la diversidad de especies a través del incremento de la productividad, y la probabilidad de que los organismos puedan tolerar las condiciones físicas de una región.

Una tercera hipótesis es que las regiones tropicales han tenido más tiempo para que ocurra la evolución de especies que otras. Las latitudes templadas y árticas se vieron cubiertas por sábanas de hielo reiteradamente durante los últimos 2 millones de años, pero las regiones tropicales no. Sin embargo, los datos recientes sugieren que los bosques tropicales redujeron su tamaño drásticamente debido a grandes sequías durante las eras glaciales. Los bosques existentes pueden ser mucho más jóvenes de lo que se pensaba en un principio. Si es así, el contraste de edad entre los hábitats septentrionales y australes puede que no sea suficiente para explicar la diferencia drástica en la diversidad de especies.

Una cuarta hipótesis se inspiró en la observación de que la diversidad de especies es mucho más alta en las comunidades de sucesión media que en las comunidades pioneras o maduras. La **hipótesis de la alteración intermedia** sostiene que las regiones con alteraciones moderadas en cuanto a frecuencia y gravedad deberían tener mayor riqueza y diversidad de especies. Lo lógico aquí es que, con niveles medios de alteraciones, las comunidades tendrían especies pioneras y especies mejor adaptadas a las condiciones de sucesión tardía. Por ejemplo, recientes estudios han confirmado que tendrían lugar tres caídas y huecos en el dosel de forma regular en los bosques tropicales, y que los fuegos en estos biomas serían ocasionales. Sin embargo, todavía no hay datos convincentes que muestren que los niveles intermedios de alteraciones tienden a darse más en los trópicos que en latitudes altas.

Cada factor aquí analizado puede influir en la diversidad, pero ninguno ofrece una explicación convincente del gradiente global de diversidad. Aunque las altas temperaturas presentes en los trópicos parece que tienen una función importante en la estimulación de la riqueza de especies, no hay una explicación sencilla para los motivos que hacen que los trópicos sean mucho más ricos en especies.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Las interacciones entre especies, como la competición y el consumo, tienen dos consecuencias principales: (1) afectan a la distribución y abundancia de las especies que interactúan, y (2) son agentes de la selección natural, de forma que influyen en la evolución de las especies. La naturaleza de las interacciones entre especies suele cambiar con el tiempo.

Una comunidad es un ensamblaje de especies que interactúan. Para clasificar los diferentes tipos de interacciones entre especies, los biólogos consideran si cada participante experimenta un coste o un beneficio neto de eficacia biológica procedente de la interacción. Estos costes y beneficios dependen de las condiciones que prevalezcan en un momento particular y en un lugar determinado y pueden cambiar con el tiempo.

La competencia es una interacción –/– que tiene lugar cuando los nichos de dos especies se solapan. La competencia puede resultar en una exclusión completa de una de las especies, o también en una diferenciación de nichos, en la que las especies competidoras desarrollan rasgos que les permiten explotar diferentes recursos o vivir en distintas zonas.

La consumición es una interacción +/– que se da cuando un consumidor se come a una presa que se resiste por medio de defensas permanentes o inducibles. Los depredadores son lo suficientemente eficientes para reducir el tamaño de la población de muchas presas. Sin embargo, los niveles de herbívoros son relativamente bajos en los ecosistemas terrestres porque la depredación y las enfermedades limitan las poblaciones herbívoras, y porque las plantas contienen compuestos tóxicos u otros tipos de defensas. Los parásitos suelen pasar parte del ciclo de su vida dentro o sobre su huésped y suelen tener rasgos que les permiten evadir las defensas de los huéspedes. A cambio, los huéspedes han desarrollado contraadaptaciones que les ayudan a combatir a los parásitos.

El mutualismo es una interacción +/+ que facilita a los participantes comida, protección, transporte, gametos o defensa contra los predadores. Para cada especie involucrada, los costes y los beneficios del mutualismo pueden variar con el tiempo y la situación.

Deberías ser capaz de dar un ejemplo de cómo puede evolucionar la competencia en comensalismo, y cómo una relación mutualista puede evolucionar a una parasitaria.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Life Cycle of a Malaria Parasite

El ensamblaje de las especies encontrado en una comunidad biológica cambia con el tiempo y es básicamente una función del clima y los eventos históricos aleatorios.

Los ecologistas han debatido si las comunidades son entidades fijas y predecibles, o simplemente son lugares en los que las distribuciones de varias especies se solapan. Las evidencias históricas y experimentales apoyan el punto de vista de que las comunidades son más bien dinámicas y no estáticas, y que su composición no es ni completamente predecible ni completamente estable en el tiempo.

Además del clima, la composición de una comunidad se ve influenciada por las alteraciones. En los casos extremos, las alteraciones pueden retirar todos los organismos y todo el suelo de una gran superficie. Cada comunidad tiene un régimen de alteraciones característico, que consiste en el tipo, severidad y frecuencia de las alteraciones que experimenta. Hay tres tipos de factores que influyen en la pauta de sucesión de un lugar tras una alteración. En primer lugar, el contexto ambiental e histórico del lugar afecta a las especies que están disponibles para unirse a las comunidades resultantes. La capacidad de dispersión de las diferentes especies también afecta a su disponibilidad. En segundo lugar, los rasgos fisiológicos de cualquier especie determinada también influyen en los tipos de condiciones ambientales abióticas que puede tolerar y dictar cuando pueda unirse con éxito a una comunidad. En tercer lugar, las interacciones entre las especies influyen siempre y cuando una especie aparezca durante una sucesión.

Deberías ser capaz de explicar por qué el clima hace que se documenten tres formas de sucesión similares en Glacier Bay, y por qué los eventos históricos aleatorios los hacen diferentes.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Primary Succesion

La diversidad de especies es alta en los trópicos y baja hacia los polos. El mecanismo responsable de esta pauta todavía está siendo investigado.

Uno de los patrones más estudiados en la ecología de comunidades es el gradiente latitudinal en la diversidad de especies. En la mayoría de los grupos de taxonomía especifica y dentro de las comunidades en general, la diversidad de especies declina desde el ecuador a los polos. Las investigaciones recientes sugieren que la riqueza de especies alta observada en los trópicos resulta de la combinación de factores, entre los que se considera más importante la temperatura alta, ya que incrementa la productividad y facilita condiciones abióticas relativamente benignas.

Deberías ser capaz de formular una hipótesis para explicar una excepción de la regla del gradiente latitudinal, en concreto, que la mayoría de las especies de aves zancudas viven en latitudes altas, no en los trópicos. (Nótese que muchas aves zancudas anidan cerca de lagos de tundra ártica).

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué es la exclusión competitiva?
   a. La evolución de los rasgos que reducen el solapamiento de los nichos y la competencia.
   b. Las interacciones que permiten que las especies ocupen su nicho fundamental.
   c. El grado en el que los nichos de dos especies se solapan.
   d. La demanda de que las especies con el mismo nicho no pueden coexistir.

2. ¿Qué es la diferenciación de nichos?
   a. La evolución de los rasgos que reducen el solapamiento de los nichos y la competencia.
   b. Las interacciones que permiten que las especies ocupen su nicho fundamental.
   c. El grado en el que los nichos de dos especies se solapan.
   d. La demanda de que las especies con el mismo nicho no pueden coexistir.
3. ¿Por qué la expresión «carrera armamentística coevolucionaria» es apropiada para caracterizar los efectos a largo plazo de las interacciones entre especies?
   a. Tanto las plantas como los animales han desarrollado armas de defensa que son tan efectivas que muchas plantas no son consumidas y los depredadores no pueden reducir las poblaciones presa hasta la extinción.
   b. Las adaptaciones que otorgan a una especie una ventaja de eficacia en una interacción suelen enfrentarse a adaptaciones de otras especies que anulan esta ventaja.
   c. En todas las interacciones entre especies, salvo en el mutualismo, al menos una especie sale perdiendo (sufre una pérdida de eficacia).
   d. Incluso las interacciones mutualistas pueden volverse parasitarias si las condiciones cambian. Como consecuencia, las especies que interactúan están siempre «en guerra».
4. ¿Por qué son ventajosas las defensas inducibles?
   a. Están siempre presentes, de esta forma un individuo siempre es capaz de defenderse.
   b. Hacen que sea imposible que un consumidor lance un ataque sorpresa.
   c. Resultan de una carrera armamentística coevolucionaria.
   d. Hacen un uso eficiente de los recursos, ya que solo se producen cuando son necesarias.
5. ¿Cuál de los siguientes factores *no* está relacionado con la diversidad de especies?
   a. Latitud.
   b. Productividad.
   c. Longitud.
   d. El tamaño de la isla.
6. ¿Qué es la productividad primaria neta?
   a. El éxito reproductivo de la vida de un individuo (eficacia de la vida).
   b. El éxito reproductivo medio anual de un individuo.
   c. La cantidad total de fotosíntesis que tiene lugar en una superficie de un tamaño dado al año.
   d. La cantidad de energía que se almacena en la biomasa permanente al año.

Respuestas: 1. d; 2. a; 3. b; 4. d; 5. c; 6. d.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. El texto argumenta que las interacciones entre especies están condicionadas y son dinámicas. ¿Estás de acuerdo con esta afirmación? ¿Por qué? Cita ejemplos específicos para fundamentar tu respuesta.
2. Reproduce tres hipótesis que han sido propuestas para explicar el bajo nivel de herbívoros en las comunidades herbívoras terrestres. ¿Estas hipótesis se excluyen mutuamente? (En otras palabras, ¿puede ser correcta más de una?). ¿Por qué?
3. Los biólogos han probado la hipótesis de que las comunidades son muy predecibles, y la hipótesis de que sean muy poco predecibles. Declara las predicciones que hacen estas hipótesis para (a) la presencia e impacto de las especies clave, (b) cambios en la distribución de las especies en una comunidad particular con el tiempo, y (c) las comunidades que deberían desarrollarse en los sitios donde las condiciones abióticas son idénticas. ¿Qué hipótesis parecen ser más correctas?
4. ¿Qué es una alteración? Enumera cinco ejemplos de alteraciones. Compara y contrasta sus efectos. Para cada tipo de alteración, compara y contrasta las consecuencias de alteraciones muy frecuentes y poco frecuentes, y de alteraciones graves y leves.
5. Resumen los atributos de la historia de vida de las especies de sucesión temprana en contraposición a las de sucesión tardía. ¿Por qué se consideran adaptaciones estro atributos?
6. Describe el gradiente latitudinal de la diversidad de especies que existe para la mayoría de grupos taxonómicos. Analiza los pros y los contras de una de las hipótesis para explicar este patrón.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Algunos insectos se alimentan de néctar a través de las estructuras que los sostienen. Como consecuencia, obtienen una recompensa de néctar, pero la polinización no tiene lugar. Supongamos que observas a una determinada especie de abeja obteniendo néctar de esta forma a partir de una orquídea. Con el tiempo, ¿cómo cabría esperar que cambiasen las características de la población de orquídeas en respuesta al comportamiento de las abejas?
2. Utilizando la información de este capítulo sobre los regímenes de incendios en las arboledas de secuoyas gigantes, propón un plan de gestión para el Sequoia National Park. Explica la lógica de tu plan.
3. Supongamos que se deja en tu campus que un campo de dos acres sufra una sucesión. Describe cómo podrían afectar a la comunidad que se desarrolla los rasgos de las especies, las interacciones entre ellas y la historia del lugar.
4. Diseña un experimento para probar la hipótesis de que el aumento de riqueza de especies incrementa la productividad de una comunidad y la habilidad de resistirse a las alteraciones y recuperarse de ellas.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

54 Ecosistemas

CONCEPTOS CLAVE

- Un ecosistema tiene cuatro elementos: (1) el medio abiótico, (2) productores primarios, (3) consumidores y (4) saprofitos. Estos componentes están unidos por el movimiento de energía y nutrientes.
- La productividad de los ecosistemas terrestres está limitada por el calor y la humedad; la disponibilidad de los nutrientes es la principal restricción en los acuáticos. A medida que la energía fluye de los productores a los consumidores y los saprofitos, la mayoría de ella se pierde.
- Para analizar los ciclos de nutrientes, los biólogos se centran en la naturaleza de los depósitos de elementos y en la rapidez con que estos se mueven entre los depósitos.
- Los seres humanos están provocando grandes cambios en el medio abiótico. La quema de combustibles fósiles ha llevado a un rápido aumento del calentamiento global. La fertilización extensiva está incrementando la productividad y contaminando.

El glaciar Qori Kalis en la cordillera peruana de los Andes en el año 2006. En 1978 el glaciar se extendía pasado el límite del lago de la esquina inferior izquierda de esta fotografía. El calentamiento global está provocando una reducción dramática del tamaño de los glaciares y los campos de hielo en muchos lugares del planeta.

Un **ecosistema** consiste en organismos que viven en una superficie junto con su medio físico, o abiótico. Con el impresionante crecimiento de las poblaciones humanas, están teniendo lugar cambios drásticos en los elementos tanto abióticos como bióticos de los ecosistemas del mundo. La extinción y otros efectos sobre los elementos bióticos de los ecosistemas se exploran en el Capítulo 55, mientras que este capítulo analiza los cambios en las características químicas y físicas del medio. Los impactos humanos sobre el medio abiótico incluyen el calentamiento global, la lluvia ácida, el agujero de la capa de ozono la contaminación por nitrato (véase Capítulo 28). Los estudios sobre los ecosistemas ocupan un puesto privilegiado en la ciencia de la biología.

¿En qué difiere un ecosistema de una comunidad? En la mayoría de los casos, los ecosistemas están compuestos de múltiples comunidades junto con sus medios físicos y químicos. Por ejemplo, los biólogos que estudian lagos identifican un número de comunidades dentro de un lago. Hay distintas comunidades de especies a lo largo del fondo del lago, en la superficie y en las aguas superficiales de la zona litoral. Esas diferentes comunidades se estudian de forma unitaria como el ecosistema del lago, ya que la energía y la materia fluye entre ellos.

Los ecosistemas adyacentes, como un río, lago o bosque, pueden distinguirse porque el flujo de nutrientes y energía está autocontenido. Sin embargo, de forma ocasional los nutrientes y la energía pueden transferirse entre ecosistemas. Esto ocurre cuando los nutrientes disueltos en el agua de lluvia se escapan de los ecosistemas agrícolas a los ríos cercanos, o cuando un águila mata a un pez y se lo lleva al ecosistema de un bosque, por ejemplo.

Este capítulo presenta estudios de Ecología y hace una aproxiación al flujo de la energía entre los elementos de un ecosiste-

ma; continúa explorando la circulación del carbono, el nitrógeno y otros elementos clave que circulan a través de los organismos, sedimentos, océanos y atmósfera, y termina analizando el impacto de los seres humanos sobre el medio abiótico. La ecología de los ecosistemas ha adoptado una posición mucho más relevante, ya que los seres humanos añaden cantidades masivas de energía a los ecosistemas, alteran los ciclos de nutrientes y cambian la composición química de lagos, océanos y atmósfera. La comprensión de la ecología de los ecosistemas es fundamental para la gestión del futuro de nuestro planeta.

54.1 Flujo de energía y estructura trófica

Si un ecosistema fuese como una economía, la energía sería la moneda. Los ecosistemas tienen cuatro componentes: (1) el medio abiótico, (2) productores primarios, (3) consumidores y (4) saprofitos. Los cuatro componentes están unidos por un flujo de energía (**Figura 54.1**).

Un **productor primario** es un **autótrofo** (literalmente «auto-alimentador»), es decir, un organismo que puede sintetizar su propia comida a partir de fuentes inorgánicas. En la mayoría de los ecosistemas, los productores primarios utilizan la energía solar para manufacturar su propia comida a través de la fotosíntesis. Pero en algunos ecosistemas, como en las grietas hidrotermales de las profundidades marinas o las rocas ricas en hierro muy por debajo de la superficie de la Tierra, las bacterias utilizan la energía química que contienen los compuestos inorgánicos como el hidrógeno (H_2), metano (CH_4) o el ácido sulfhídrico (H_2S) para fabricar comida (véase Capítulo 28).

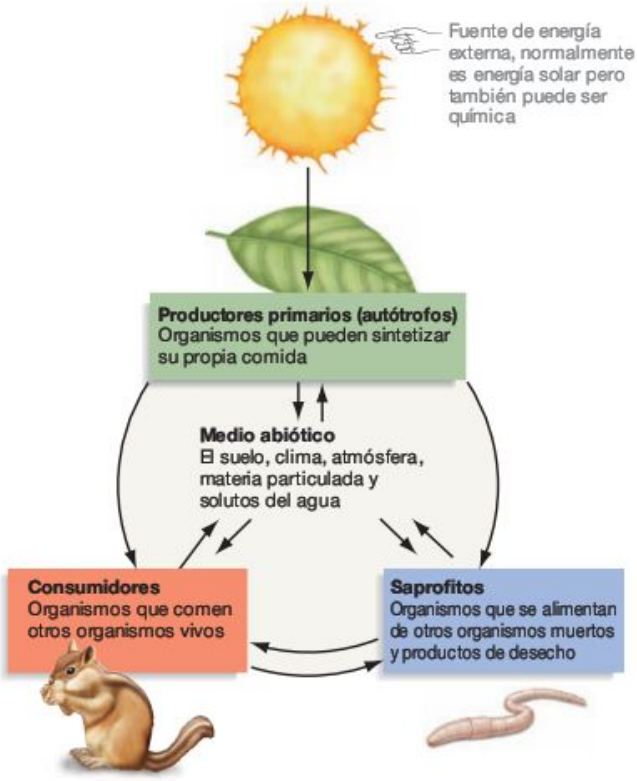


FIGURA 54.1 El cuarto componente de la interacción de un ecosistema. Las flechas representan la energía. Podría trazarse un diagrama similar para representar el flujo de nutrientes.

Los productores primarios constituyen la base de los ecosistemas porque transforman la energía de la luz solar o compuestos inorgánicos en energía química almacenada en azúcares. Los productores primarios utilizan esta energía química de dos formas: la mayoría facilitan manutención o coste respiratorio, pero otra parte se destina a hacer posible el crecimiento y la reproducción. La energía que se invierte en nuevos tejidos se llama **productividad primaria neta** (**NPP**).

La productividad primaria neta representa la cantidad de energía que está disponible para el segundo y tercer elemento de los ecosistemas: consumidores y saprofitos. Los **consumidores** se comen organismos vivos. Los **herbívoros** son consumidores que comen plantas, los **carnívoros** son consumidores que comen animales. Los **saprofitos,** o **detritívoros,** obtienen energía alimentándose de restos muertos u otros organismos o productos de desecho.

El cuarto y último elemento de un ecosistema es el medio abiótico, que incluye suelo, clima, atmósfera, el sol, la materia particulada y solutos del agua. Los cuatro componentes están vinculados porque la energía se mueve desde el sol o los compuestos inorgánicos a los consumidores, saprofitos y medio abiótico.

La comprensión de la NPP es el tema central de la ecología de los ecosistemas, ya que dicta la cantidad de energía disponible para los consumidores y saprofitos, y porque el calentamiento global está alterando la NPP en todo el mundo. Consideremos dos de las preguntas esenciales sobre la productividad primaria neta: ¿cómo varía entre los ecosistemas del mundo, y qué les ocurre?

Patrones globales de la productividad

La **Figura 54.2** resume los datos sobre la NPP de todo el mundo. Un vistazo rápido a la leyenda de color debería convencerte de que los ecosistemas terrestres de mayor productividad se encuentran en los trópicos húmedos. Nótese que, a excepción de los principales desiertos, la NPP de la tierra declina desde el Ecuador hacia los polos. Sin embargo los patrones de productividad en los ecosistemas marinos son diferentes. La productividad marina es mayor a lo largo de las costas, y puede ser tan alta cerca de los polos como en los trópicos. Las zonas oceánicas, presentadas en el Capítulo 50, tienen una NPP extremadamente baja. Normalmente 1 m^2 de mar abierto produce un máximo de 35 g de materia orgánica cada año. En términos de productividad por m^2, el mar abierto es un desierto.

La **Figura 54.3** presenta los datos de la NPP de forma diferente, organizada por biomas en lugar de geográficamente. La Figura 54.3a facilita los datos de la NPP media por m^2 por año para cada bioma; la Figura 54.3b documenta el área total que está cubierta por cada tipo de ecosistema; la Figura 54.3c, presenta el porcentaje de la productividad mundial total, el resultado de multiplicar los datos del apartado (a) por los del

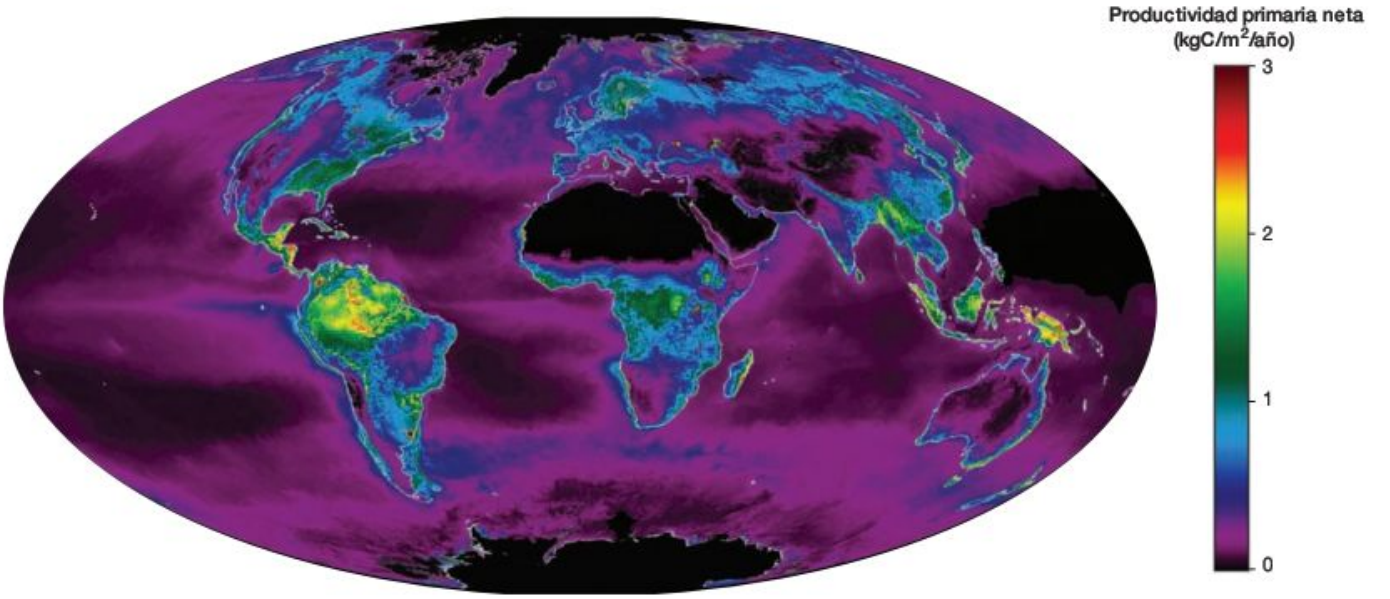


FIGURA 54.2 La productividad primaria neta varía entre regiones. Los ecosistemas terrestres de productividad primaria neta alta se encuentran en los trópicos, donde las temperaturas cálidas y la humedad alta estimulan las altas tasas de fotosíntesis. Las tundras y los desiertos tienen las productividades más bajas. Las productividades más altas en los océanos tienen lugar en las áreas costeras ricas en nutrientes.

apartado (b). Nótese que las selvas húmedas y los bosques tropicales estacionales, que tienen una estación seca, cubren menos del 5 por ciento de la superficie de la Tierra, pero juntos representan el 30 por ciento de la NPP. Entre los ecosistemas acuáticos, los hábitats más productivos son los lechos de algas y los arrecifes de corales, los pantanos y los estuarios. Sin embargo, la mayoría de la NPP total proporcionada por los ecosistemas acuáticos deriva de los océanos abiertos. Aunque la NPP por m^2 es baja en estas regiones, el océano es tan extenso que su producción total es alta.

Este patrón saca a la luz un tema interesante: ¿qué limita la NPP en los ecosistemas marinos y terrestres? La respuesta

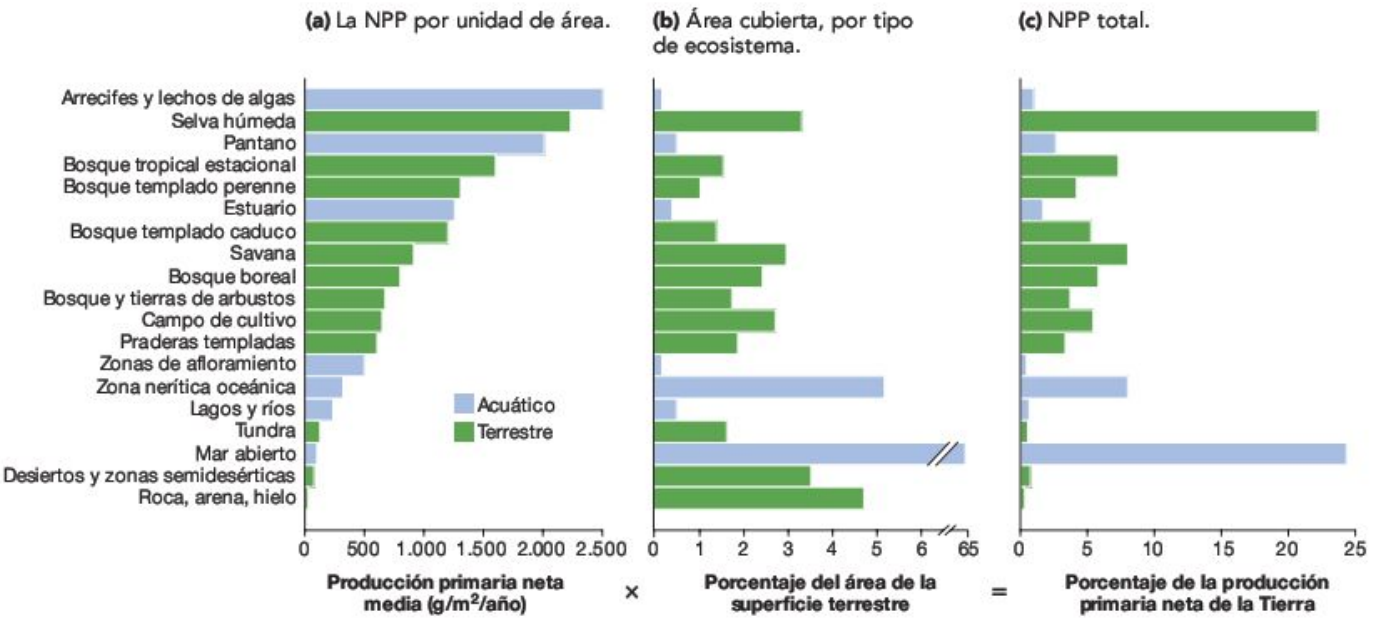


FIGURA 54.3 La productividad primaria neta varía entre ecosistemas. (a) Entre biomas, la NPP anual media por metro cuadrado varía entre tres órdenes de magnitud. **(b)** La mayoría de la superficie terrestre está cubierta de océano. La mayoría de hábitats terrestres consisten en roca sin vegetación, arena o hielo. **(c)** Aunque tiene una NPP baja por metro cuadrado, el océano es tan extenso que es responsable de más del 25 por ciento de la NPP total de la Tierra.

EJERCICIO Utiliza la información del Capítulo 50 para explicar los patrones del apartado (a).

corta es que la productividad está limitada por cualquier factor que limita la tasa de fotosíntesis, en especial, la temperatura y la disponibilidad de agua, luz del sol y nutrientes. Sin embargo, en diferentes entornos prevalecen diferentes factores de limitación. Estudiémoslo con más profundidad.

¿Qué limita la productividad? Los datos de las Figuras 54.2 y 54.3 documentan que la productividad terrestre más baja se encuentra en los desiertos y las regiones árticas. Esta observación sugiere que la productividad total de los ecosistemas terrestres está limitada por una combinación de temperatura y disponibilidad de agua y luz solar.

Para explicar por qué la productividad de los hábitats marinos es más alta a lo largo de la costa que en las profundidades marinas, los biólogos se centran en la limitación de nutrientes. Como señaló el Capítulo 50 las zonas neríticas e intermareales reciben nutrientes de dos fuentes principales: (1) los ríos transportan y depositan los nutrientes desde los ecosistemas terrestres, y (2) las corrientes oceánicas costeras traen nutrientes desde las aguas profundas y frías de la zona oceánica de vuelta a la superficie. Estas dos fuentes están ausentes en la superficie de las aguas del océano. Además, los nutrientes encontrados en los organismos cerca de la superficie del océano abierto, donde la luz solar es abundante, caen constantemente a las aguas más profundas y oscuras en forma de células muertas y se pierden.

Los análisis han confirmado que los oligoelementos como el cinc, el hierro y el magnesio son particularmente raros en el océano abierto. Estos átomos son importantes porque son necesarios como cofactores de las enzimas. Por ejemplo, el hierro es imprescindible para las proteínas que están involucradas en las cadenas de transporte de electrones (véanse Capítulos 9 y 10). En vista de estas observaciones los biólogos han propuesto que la productividad de los ecosistemas de los océanos podría incrementarse de forma espectacular por medio de la fertilización con hierro. Los resultados de un experimento de dicha fertilización se muestran en la **Figura 54.4.** Los datos muestran grandes incrementos en la concentración de clorofila en las aguas superficiales durante un intervalo de dos semanas. Como consecuencia de estos resultados las investigaciones recientes sobre las aguas oceánicas que se enriquecen de forma natural con hierro procedente de rocas cercanas indican que estas regiones tienen una NPP excepcionalmente alta. Los resultados como estos apoyan la hipótesis de que la NPP en los ecosistemas marinos está limitada principalmente por la disponibilidad de los nutrientes y que el hierro es especialmente importante en el océano.

Experimento

Pregunta: ¿La productividad primaria neta (NPP) del océano está limitada por los nutrientes?

Hipótesis: La NPP en el océano está limitada por la disponibilidad de hierro.

Contrahipótesis: La NPP en el océano no está limitada por la disponibilidad de hierro.

Diseño del experimento:

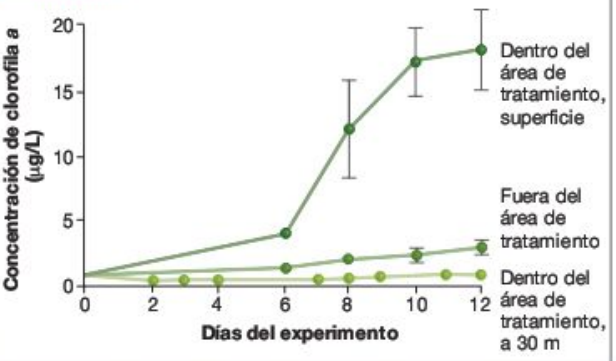
1. Se añaden 350 kg de hierro (como $FeSO_4$) al área de tratamiento, una parcela del océano de 8 km × 10 km.

2. Se toman muestras de agua durante un periodo de dos semanas tanto dentro como fuera del área de tratamiento, en la superficie y a 30 m de profundidad, y se registra la cantidad de clorofila *a* presente (como indicador de NPP).

Predicción: La cantidad de clorofila *a* cerca de la superficie correspondiente al área de tratamiento aumentará en comparación con la cantidad fuera de esta y a 30 m de profundidad.

Predicción de la contrahipótesis: La cantidad de clorofila *a* será igual en todas las muestras.

Resultados:



Conclusión: La NPP en el océano está limitada por la escasez de nutrientes, en especial de hierro.

FIGURA 54.4 La fertilización con hierro incrementa la NPP del océano.

PREGUNTA La mayoría del incremento de clorofila *a* estaba presente en una sola especie de diatomeas (véase Capítulo 29). ¿Qué pasó con la biomasa presente en las diatomeas después de que murieran?

¿Cómo fluye la energía a través de un ecosistema?

¿Qué pasa con la NPP? La productividad primaria neta deriva en la **biomasa,** materia orgánica que los organismos no fotosintéticos pueden comer. En cada medio marino y terrestre del mundo la energía química en los productores primarios se mueve por último a dos tipos de organismos: consumidores primarios o saprofitos primarios.

Un **consumidor primario** es un herbívoro, un organismo que come plantas o algas y otras células fotosintéticas. Sin embargo, como señaló el Capítulo 53 solo un pequeño porcentaje de todos los tejidos vegetales es consumido por los

herbívoros. Los tejidos que no se consumen terminan muriendo. Por ejemplo, en los ecosistemas de bosques los animales y tejidos vegetales muertos («follaje») se conocen comúnmente como **detritos.** Los detritos son consumidos por una variedad de **saprofitos primarios,** incluyendo bacterias, arqueas y hongos.

Niveles tróficos, cadenas alimenticias y cadenas tróficas La biomasa representa energía química. Cada vez que un herbívoro come una hoja o un hongo, absorbe moléculas de la madera en descomposición, y la energía química fluye desde los productores primarios a los consumidores primarios y saprofitos. Para describir estos flujos de energía, los biólogos identifican niveles de alimentación en los ecosistemas. De los organismos que obtienen energía a partir del mismo tipo de fuente se dice que ocupan el mismo **nivel trófico.**

Una **cadena alimenticia** conecta los niveles tróficos de un ecosistema particular. Al hacerlo, describe cómo se mueve la energía desde un nivel trófico a otro. Como muestra la **Figura 54.5,** los consumidores primarios son una unión clave en lo que los biólogos llaman **cadena alimenticia de pastoreo:** el conjunto de organismos que comen plantas, junto con los organismos que comen herbívoros. Los consumidores que comen herbívoros se llaman **consumidores secundarios.** Los organismos del nivel trófico superior de la cadena alimenticia no son matados o comidos por cualquier otro organismo, sino que entran en la **cadena alimenticia de saprofitos** cuando mueren, junto con la biomasa procedente de los productores primarios y otros consumidores muertos. Una cadena alimenticia de saprofitos comienza con los saprofitos primarios e incluye a los consumidores primarios que suelen especializarse en comer saprofitos primarios. Sin embargo, a niveles tróficos mayores, las cadenas alimenticias de pastoreo y saprofitos se fusionan. Por ejemplo, el petirrojo de la Figura 54.5 actúa como consumidor secundario en la cadena alimenticia de pastoreo y como consumidor terciario en la cadena alimenticia de saprofitos.

Además de alimentarse en varios niveles tróficos, la mayoría de los organismos comen más de un tipo de comida. Como consecuencia, las cadenas alimenticias casi siempre evolucionan en **cadenas tróficas** más complejas. La cadena trófica mostrada en la **Figura 54.6** es una descripción más completa de la relación trófica entre los organismos de un ecosistema.

Las cadenas tróficas son una forma concisa de resumir los flujos de energías y documentar las interacciones tróficas complejas que tienen lugar en las comunidades. Por ejemplo, las especies clave presentadas en el Capítulo 53 suelen estar en la parte superior de las cadenas alimenticias y tróficas. La retirada o introducción de alguna de ellas tiene efectos devastadores para un gran número de especies de los niveles tróficos bajos. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de predecir cómo afectaría la retirada del depredador de arriba de la Figura 54.5 a cada una de las especies restantes de la cadena trófica.

¿Por qué se pierde energía en cada nivel trófico? Todos los ecosistemas comparten una pauta característica: la

FIGURA 54.5 Los niveles tróficos identifican pasos en la transmisión de energía. Ejemplos de un ecosistema de bosque templado. Existen muchas otras especies en cada nivel de este ecosistema.

EJERCICIO Etiqueta el «mayor depredador» en estas cuatro cadenas alimenticias, una especie que no sea comida por ninguna otra.

biomasa total producida cada año declina desde los niveles tróficos bajos a los altos. Aunque la producción de biomasa de cada nivel trófico varía mucho entre ecosistemas, los datos de la **Figura 54.7** son representativos. La observación más sorprendente es que la producción de biomasa en niveles tróficos altos suele ser el 10 por ciento de la producción del nivel trófico inmediatamente inferior.

Para comprender por qué ocurre esto, considera la conexión entre productores primarios y consumidores primarios. Gran parte de la NPP producida cada año no está disponible para los herbívoros porque representa sustancias indigestibles como la lignina de la madera, o porque está protegida por compuestos defensivos nocivos. La NPP consumida por los herbívoros pasa a la cadena trófica de saprofitos. Incluso si la materia es digerida por un herbívoro, la mayoría de la energía almacenada en los enlaces químicos de los compuestos de carbono se pierde en forma de calor a medida que se metaboliza o se usa para mantener vivo al consumidor (no para crecer o reproducirse). En el siguiente nivel trófico mayor, muchos herbívoros nunca llegan a ser consumidos por un consumidor secundario, ya que estos herbívoros se defienden de forma efectiva y mueren por otros motivos. De la energía ingerida con éxito por los consumidores secundarios, alguna

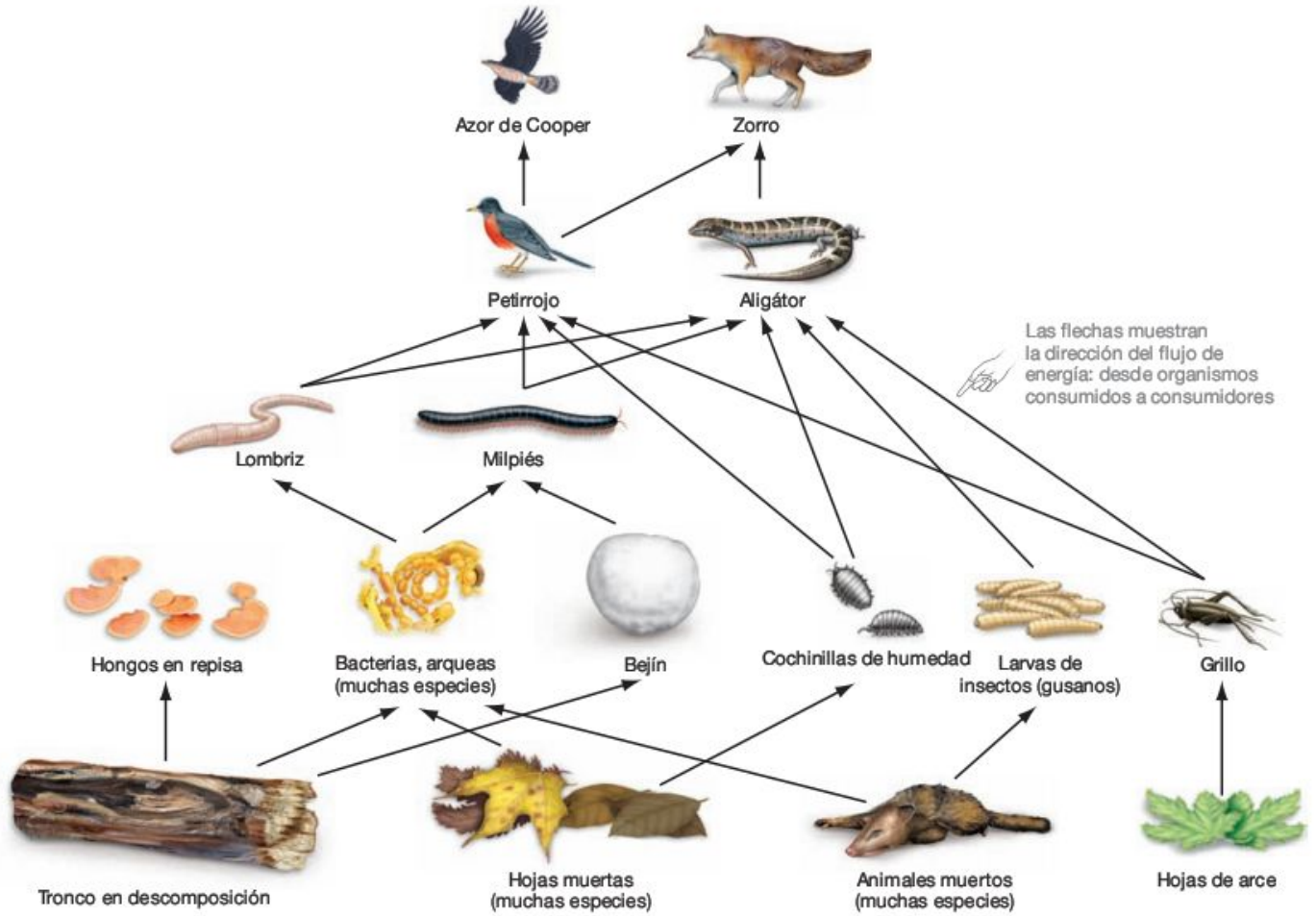


FIGURA 54.6 Las cadenas tróficas describen las relaciones tróficas de los ecosistemas. Las cadenas tróficas ofrecen un análisis más completo de las relaciones en las cadenas alimenticias. Esta cadena trófica muestra solo una fracción de las relaciones alimenticias totales y especies de un bosque templado caduco. Las cadenas tróficas más completas incluyen especies de la cadena alimenticia de pastoreo, junto con los datos de las cantidades medias de energía transmitida entre cada conexión de la cadena.

vuelve a perderse como calor o se agota por los esfuerzos de mantener la vida y capturar presas.

La idea es simple: la cantidad de biomasa producida en el segundo nivel trófico debe ser menor que la productividad del primer nivel trófico; la productividad del tercer nivel trófico debe ser menor que la del segundo. Esta pauta se mantiene en la cadena alimenticia completa y produce una pirámide de productividad. La producción de biomasa es mayor en el nivel trófico menor. Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de explicar por qué las especies clave tienen relativa-

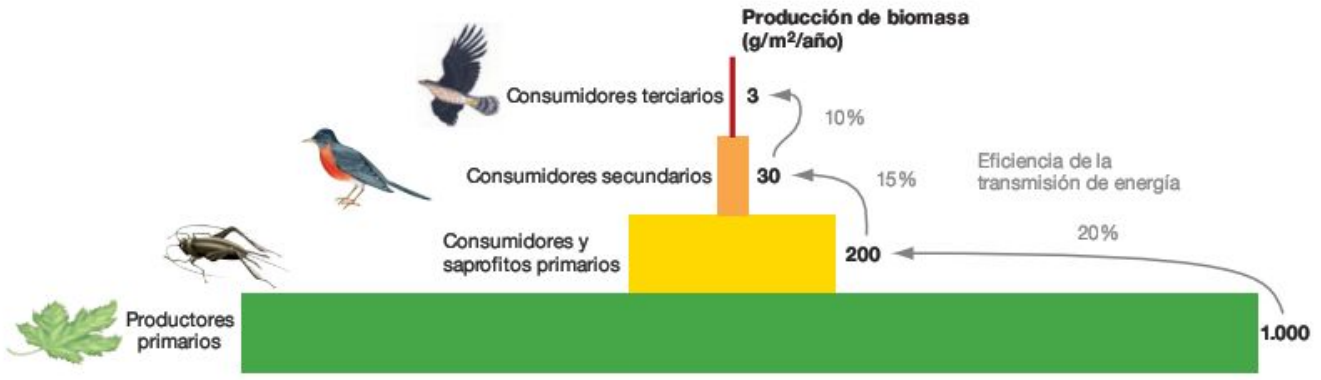


FIGURA 54.7 La productividad declina a mayor nivel trófico. En todos los ecosistemas, la producción anual de biomasa es mayor cuanto menor es el nivel trófico, y declina cuanto mayor es el nivel trófico. Esta pauta es la pirámide de productividad.

mente poca biomasa. También deberías ser capaz de explicar por qué los biólogos consideran las dietas vegetarianas humanas mucho más eficientes que las dietas que incluyen grandes cantidades de carne.

¿Qué limita el tamaño de las cadenas alimenticias?

Resulta interesante observar que la mayoría de cadenas alimenticias, cadenas tróficas o estructuras tróficas de este capítulo no contienen más de cinco niveles tróficos. Cuando un biólogo repasó las características de las cadenas alimenticias que habían sido documentadas por los investigadores que trabajaban sobre una gran variedad de ecosistemas, descubrió que el número máximo de conexiones oscilaba entre 1 y 6. Cada conexión une dos niveles tróficos. En este estudio, los ecosistemas terrestres y lacustres tenían, de media, 3,7 conexiones por cadena alimenticia, mientras que los ríos tenían una media de 3,2. ¿Por qué los ecosistemas no tienen 8, 9 ó 10 niveles tróficos? ¿Por qué el número medio general de niveles parece ser de 3,5? Se han barajado varias hipótesis que compiten para explicar esta observación. Consideremos tres:

- *Hipótesis 1: transmisión de energía* A medida que la energía se transfiere hacia arriba en la cadena alimenticia, una gran fracción de esa energía se pierde. Para cuando la energía alcanza el nivel trófico tope, puede que no quede suficiente para sostener un conjunto adicional de consumidores. Supongamos que la eficiencia de la transmisión de energía entre cada par de niveles tróficos es del 10 por ciento. Si el nivel trófico inicial de un ecosistema hipotético produce 10.000 kcal al día, entonces el segundo, tercer y cuarto nivel producirá 1.000, 100 y 10 kcal al día respectivamente. ¿Puede cualquier organismo obtener suficiente energía como para sobrevivir en el quinto nivel trófico?

  La hipótesis de que el tamaño de la cadena alimenticia está limitada por la productividad concluye que debería haber más niveles tróficos en los ecosistemas con mayor productividad o mayor eficiencia en la transmisión de energía que en los ecosistemas con menor productividad o menor eficiencia de transmisión de energía. Sin embargo, cuando un investigador analizó los datos de la productividad de cuatro ecosistemas terrestres y cuatro acuáticos descubrió que los ecosistemas de productividad baja tenían tantas posibilidades de contener cuatro niveles tróficos como los ecosistemas de alta productividad. Hasta la fecha, las investigaciones no han apoyado esta teoría de que los ecosistemas más productivos tienen mayores cadenas alimenticias.

- *Hipótesis 2: estabilidad* Stuart Pimm propuso una hipótesis alternativa a la transmisión de energía para explicar por qué las cadenas alimenticias son pequeñas. Su idea era que las cadenas alimenticias grandes se alteran fácilmente con las sequías, inundaciones y otras alteraciones, y así tienden a desaparecer. Con la utilización de modelos matemáticos, demostró que las cadenas alimenticias grandes tardaban más tiempo en restablecer su estado inicial tras una alteración que las cadenas menores. Entonces pensó que las cadenas alimenticias grandes tienen pocas posibilidades de persistir en un medio cambiante.

  La hipótesis de Pimm también prevé que el tamaño de la cadena alimenticia debería incrementarse con la estabilidad del medio. Un biólogo puso a prueba este pronóstico comparando las comunidades animales que se desarrollan dentro de los agujeros de los árboles en Australia y Reino Unido. Después de que se acumule el agua en las depresiones o en los agujeros de las ramas o raíces de un árbol, el follaje de los árboles cae y forma la base de la cadena trófica. El investigador descubrió que las comunidades de los árboles en Australia y Reino Unido eran similares respecto a muchos rasgos, salvo que la caída de hojas anual era mucho más variable en las comunidades británicas que en las australianas. Como predecía la hipótesis de la estabilidad, los ecosistemas británicos tenían solo dos niveles tróficos mientras que los australianos poseían tres.

  Sin embargo, otros investigadores han cuestionado las suposiciones tras el análisis teórico de Pimm y los partidarios de la teoría de la estabilidad siguen siendo numerosos. Los experimentos y observaciones para probar esta hipótesis siguen en curso.

- *Hipótesis 3: complejidad del medio* Los biólogos también han pensado que el tamaño de la cadena alimenticia es una función de la estructura física del ecosistema. En concreto, los investigadores han propuesto que la tundra, las praderas, los lagos y los fondos marinos, el lecho fluvial y las zonas intermareales proporcionan una superficie plana en gran medida, o de dos dimensiones, para los organismos que albergan. Por el contrario, los bosques, caudales de ríos y el mar abierto proporcionan volúmenes tridimensionales. Esta hipótesis prevé que los ecosistemas tridimensionales deberían tener cadenas alimenticias mayores que los lugares bidimensionales.

  Para probar esta hipótesis, los investigadores examinaron 113 publicaciones que describían las cadenas alimenticias de una gran variedad de medios terrestres y acuáticos. Estos datos apoyaron el pronóstico de que las cadenas tróficas son notoriamente mayores en ecosistemas tridimensionales. Como resultado, los investigadores concluyeron que la dimensionalidad sí influye en la estructura de una cadena trófica. Sin embargo, nadie sabe todavía por qué. Aún queda por descubrir el mecanismo de este patrón.

En resumen, no parece que haya una sola respuesta simple para la pregunta de qué limita el tamaño de una cadena alimenticia. Las ineficiencias de la transmisión de energía, la estabilidad y la complejidad medioambiental pueden influir en el número de niveles tróficos que puede mantener un ecosistema dado. La causalidad múltiple no es rara en Biología. Por ejemplo, en genética, la expresión génica no suele estar desencadenada por una sola situación reguladora del DNA y una sola proteína reguladora. De hecho, la cantidad y tiempo de la expresión génica deriva de las interacciones entre decenas de secuencias de DNA y proteínas reguladoras. El reconocimiento de la causalidad múltiple es productivo porque puede sugerir nuevos e inquietantes experimentos y análisis. Por ejemplo, si el tamaño de una cadena alimenticia tiene muchas causas, los hábitats que son particularmente productivos, es-

tables y muy complejos en cuanto a estructura física deberían tener las cadenas alimenticias mayores. Las investigaciones sobre esta cuestión esencial de la ecología de los ecosistemas continúan.

Análisis del flujo de energía: caso histórico

Las investigaciones sobre el flujo de energía en los ecosistemas han destapado una serie de principios importantes. Tanto en los ecosistemas terrestres como marinos, la NPP varía con la región y el bioma. En tierra, las restricciones más importantes sobre la productividad son el calor y la humedad, mientras que en los hábitats acuáticos la disponibilidad de nutrientes es la clave. La energía química de la biomasa fluye hasta las cadenas tróficas de los consumidores o saprofitos, donde desperdician una serie de niveles tróficos. En los ecosistemas terrestres, la biomasa total declina con cada nivel trófico.

Para ver en acción estos principios generales, analicemos el flujo de energía en un ecosistema específico. Durante casi cinco décadas, un equipo de investigadores ha estado estudiando cómo fluye la energía y los nutrientes a través del ecosistema de un bosque templado del noreste de EE.UU.: el bosque experimental de Hubbard Brook, en New Hampshire. Este bosque puede considerarse como el ecosistema estudiado con más intensidad en el mundo.

Como muestra la **Figura 54.8,** el flujo de energía en este ecosistema comienza cuando las plantas capturan la energía de la radiación solar a través de la fotosíntesis. En Hubbard Brook, la cantidad de energía que entra en el ecosistema procedente de la luz solar varía a lo largo del año y, en menor grado, de un año a otro. Desde el 1 de junio de 1969, hasta el 31 de mayo de 1970, que fue un año típico, llegaron al bosque 1.254.000 kcal de radiación solar por m^2. Si esta cantidad de energía estuviera disponible en forma de electricidad, podría alimentar bombillas de 75 vatios durante un año.

Registrando las tasas de fotosíntesis de un gran muestreo de plantas del bosque, los biólogos calcularon que las plantas utilizaban 10.400 kcal/m^2 de energía en la fotosíntesis. Este valor representa la **productividad primaria bruta,** es decir, la cantidad total de fotosíntesis en una superficie y tiempo determinado. El equipo también calculó la **eficiencia fotosintética bruta,** o la eficiencia con la que las plantas utilizan la cantidad total de energía disponible, a razón de la fotosíntesis bruta a la radiación solar en kcal/m^2. En Hubbard Brook, la eficiencia era de 10.400/1.254.000 = 0,8 por ciento. Este valor también es típico de otros ecosistemas.

¿Por qué la eficiencia es tan baja? La respuesta tiene varios elementos. Las plantas de los biomas templados no pueden fotosintetizar durante todo el invierno, aunque la luz del sol esté disponible. Si las condiciones se vuelven secas durante el verano, los estomas se cierran para conservar el agua y la fotosíntesis se para por la falta de CO_2. Incluso si las condiciones son ideales, los pigmentos que desencadenan la fotosíntesis pueden responder solo a una fracción de longitudes de ondas disponibles y de esa forma a una fracción de energía total recibida.

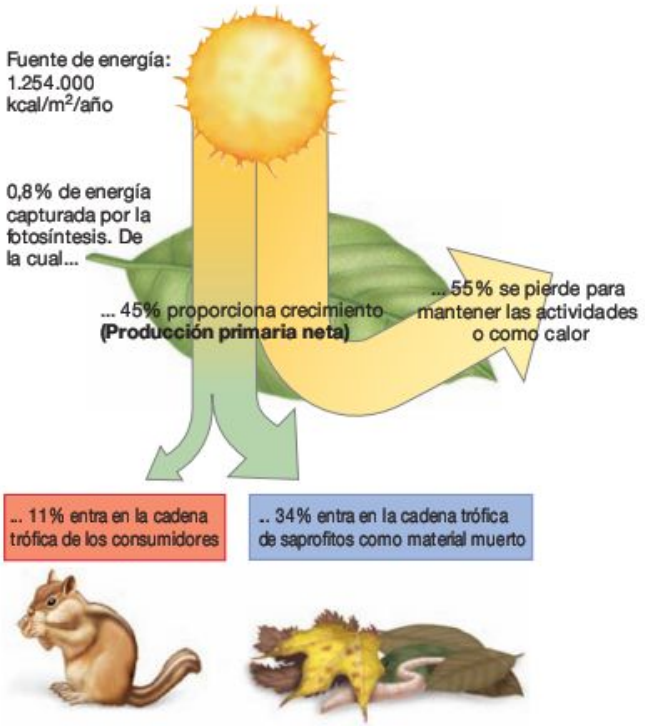


FIGURA 54.8 Flujo de energía a través del ecosistema del bosque de Hubbard Brook. La energía procedente de la luz solar se transforma en energía química por la fotosíntesis. Los productos de la fotosíntesis alimentan el crecimiento de la planta, que termina entrando en la cadena trófica de consumidores o saprofitos.

EJERCICIO Calcula la cantidad de energía transferida a los consumidores primarios y saprofitos cada año en kcal/m^2.

PREGUNTA Si la NPP de este ecosistema aumenta por el calentamiento global, predice el impacto sobre los consumidores primarios y saprofitos.

Dado que solo una diminuta fracción de luz solar entrante se convierte en energía química, y solo una fracción de su productividad primaria bruta se utiliza para construir biomasa, consideremos la siguiente pregunta: ¿qué pasa con la NPP en Hubbard Brook?

¿Cómo fluye la energía a través del ecosistema de Hubbard Brook? Entre 1969 y 1971 la cantidad de energía que entró en la cadena alimenticia de consumidores en Hubbard Brook varió alrededor del 1 por ciento de la productividad primaria neta al año a más del 40 por ciento. Las hojas, semillas y frutos fueron las partes de las plantas más comúnmente consumidas; la madera apenas se consumió.

La **Figura 54.9** ilustra lo que pasa con la energía obtenida por los consumidores, usando a las ardillas como ejemplo de consumidores. Las ardillas son pequeños roedores depredadores de semillas. De media, estos consumidores primarios cosechan 31 kcal/m^2 de energía cada año. De ese total, el 17,7 por ciento se desperdicia y excreta; y el 80,7 por ciento se pierde por la respiración y otros procesos de manutención. Solo el 1,6 por ciento del total anual se destina a la producción de tejido nuevo para el crecimiento y la reproducción. La producción de

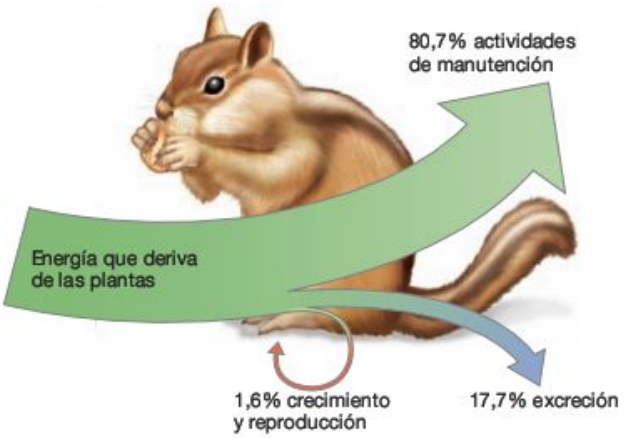


FIGURA 54.9 ¿Cómo utilizan los consumidores la producción primaria? Una pequeña parte de la energía consumida por las ardillas, que son consumidores primarios (herbívoros), se utiliza para la producción secundaria. La mayoría de la energía se usa para la respiración celular.

PREGUNTA Los áfidos son ecotérmicos, bastante sedentarios, y consumen alimentos de alta calidad que apenas contienen moléculas que no se puedan digerir. Describe cómo el porcentaje aquí facilitado se compararía con los áfidos.

tejido nuevo por los consumidores primarios se llama **producción secundaria.**

En comparación con animales endotermos como las ardillas, la producción secundaria es mucho mayor en consumidores ectotermos. Por ejemplo, las orugas transforman alrededor del 5,4 por ciento de la energía que ingieren en tejido nuevo. Ya que los ectotermos dependen del calor obtenido del medio y no oxidan azúcares para mantener el calor, destinan mucha menos energía a la respiración celular que los endotermos. Incluso en el caso de los ectotermos queda claro que solo una diminuta fracción de la radiación solar disponible está involucrada en la producción secundaria.

¿Qué hay de la biomasa que entra en la cadena trófica de saprofitos? En Hubbard Brook, alrededor del 75 por ciento de la productividad primaria neta total no se consume mientras está viva. Esta energía entra en la cadena trófica de saprofitos, saltándose niveles tróficos, justo como en la cadena trófica de los consumidores. Pero además, los investigadores de Hubbard Brook descubrieron que hay energía que abandona la cadena trófica en forma de detritos que se arrastran hasta los ríos. Esta transmisión de energía desde los ecosistemas de los bosques hasta los ecosistemas acuáticos es importante porque es la principal fuente de energía para los organismos acuáticos. En Hubbard Brook, la fotosíntesis de las algas y plantas introducía solo unas 10 kcal/m^2/año de energía. Por el contrario, cada año se arrastraban 6.039 kcal en cada metro cuadrado de agua procedente del bosque colindante.

Los estudios a largo plazo han documentado el flujo de energía entre, a través y desde Hubbard Brook y otros tipos de ecosistemas. Aunque las cifras específicas de Hubbard Brook son exclusivas de ese sitio y del intervalo de tiempo de estudio, las pautas generales han resultado ser típicas para los ecosistemas del mundo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- En un ecosistema, la energía fluye desde la luz solar o compuestos inorgánicos con alta energía potencial, hasta los productores, y de ellos a los consumidores y saprofitos.
- En la mayoría de ecosistemas, la NPP está limitada por las condiciones que limitan la tasa de fotosíntesis: temperatura y/o la disponibilidad de la luz del sol, agua y nutrientes.
- La productividad se reduce en cada nivel trófico superior de un ecosistema.

Deberías ser capaz de...

1) Resumir la variación anual de la NPP entre ecosistemas y explicar brevemente por qué algunos ecosistemas son especialmente productivos o no.
2) Dar dos razones por las que la cantidad total de biomasa presente en los ecosistemas terrestres disminuye a mayor nivel trófico.
3) Evaluar al menos una hipótesis para explicar por qué la mayoría de las cadenas alimenticias solo tienen dos o tres conexiones.
4) Predecir lo que pasará en una cadena alimenticia de consumidores y saprofitos de un ecosistema donde el calentamiento global lleva a un incremento o disminución de la NPP.

54.2 Ciclos biológicos

La energía no es lo único que se transfiere cuando un organismo se come a otro. El organismo que es comido también contiene carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P), calcio (Ca) y otros nutrientes. Los átomos son reutilizados constantemente a medida que circulan a través de los niveles tróficos y el aire, agua y suelo. El camino que toma un elemento para desplazarse de un sistema abiótico a través de los organismos y viceversa se denomina **ciclo biogeoquímico.**

Ya que los seres humanos están alterando los ciclos biogeoquímicos a gran escala, las investigaciones de este aspecto de la ecología de los ecosistemas se está echando por tierra. Para adquirir una comprensión básica de cómo funciona un ciclo biogeoquímico particular, los investigadores se centran en tres cuestiones fundamentales:

1. ¿Cuál es la naturaleza y el tamaño de los **depósitos,** o áreas donde se almacenan los elementos durante un periodo de tiempo? En el caso del carbono, la biomasa de organismos vivos, así como los sedimentos y el suelo representan un importante depósito. Otro depósito importante de carbono queda enterrado en forma de carbón y petróleo.
2. ¿A qué velocidad se mueven los elementos entre depósitos, y qué factores influyen en ella? Por ejemplo, la tasa global de fotosíntesis mide la tasa del flujo de carbono desde el CO_2 de la atmósfera a la biomasa viva. Cuando se queman combustibles fósiles, el carbono que estaba enterrado en

carbón o petróleo pasa a la atmósfera en forma de dióxido de carbono (CO_2).

3. ¿Cómo interactúa un ciclo bioquímico con otro? Por ejemplo, los investigadores intentan comprender cómo afectan los cambios en el ciclo del nitrógeno al carbono.

Sin embargo, antes de continuar con estos temas empezaremos con un repaso general de lo que es un ciclo de nutrientes.

Ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas

La **Figura 54.10** muestra una versión simplificada de un ciclo de nutrientes terrestre. En este caso, el ciclo empieza cuando los nutrientes son recogidos del suelo por las plantas y asimilados en el tejido vegetal. Si la planta es consumida, los nutrientes pasan a los animales de la cadena trófica de consumidores del ecosistema; si la planta muere, los nutrientes entran en la cadena trófica de saprofitos. Una vez consumidos por un animal, los nutrientes son excretados como materia fecal u orina, y recogidos por un parásito o depredador, o añadidos al depósito de biomasa muerta cuando muere el animal.

Los nutrientes del follaje, las excreciones animales y los cuerpos de animales muertos son utilizados por las bacterias, arqueas, lombrices, hongos y otros saprofitos primarios. La combinación de saprofitos microscópicos con los iones y moléculas que liberan forma la materia orgánica del suelo. La materia orgánica del suelo es una mezcla compleja de detritos parcial y completamente descompuestos. La materia orgánica por completo descompuesta se llama **humus,** porque es rica en moléculas de la familia con contenido rico en carbono llamada ácidos húmicos. (El Capítulo 38 describe otros componentes del suelo). Finalmente los nutrientes de la materia orgánica del suelo se convierten en inorgánicos. Por ejemplo, la respiración celular de las bacterias que moran en el suelo y las arqueas convierte el nitrógeno presente en los aminoácidos que se encuentran en los detritos en amonio (NH_4^+) o en iones de nitrato (NO_3^-). Una vez que se lleva a cabo este paso, los nutrientes están disponibles para la ingesta de las plantas.

Un aspecto clave de este proceso es que los nutrientes se reutilizan. Sin embargo, la reutilización no es completa. Los nutrientes dejan el ecosistema en cuanto la biomasa animal o vegetal lo abandona. Por ejemplo, la biomasa de las plantas se retira si un herbívoro entra en el ecosistema, se come una planta y emigra del ecosistema antes de excretar los nutrientes o morir. Los nutrientes también se van del ecosistema cuando el flujo de agua o viento retira partículas o iones inorgánicos y los deposita en algún otro sitio. La erosión del suelo tiene un impacto enorme en el ciclo de los nutrientes, ya que los retira rápidamente en grandes cantidades.

¿Qué factores controlan la tasa del ciclo de nutrientes? De todas las conexiones de un ciclo de nutrientes, la descomposición de detritos suele limitar la tasa general a la que los nutrientes se desplazan a través de un ecosistema. Hasta que se descomponen, los nutrientes se quedan adheridos a tejidos intactos. En cambio, la tasa de descomposición está influida por dos tipos de factores: las condiciones abióticas como la temperatura y las precipitaciones; y la calidad de los detritos como fuente de nutrientes para hongos, bacterias y arqueas que llevan a cabo la descomposición.

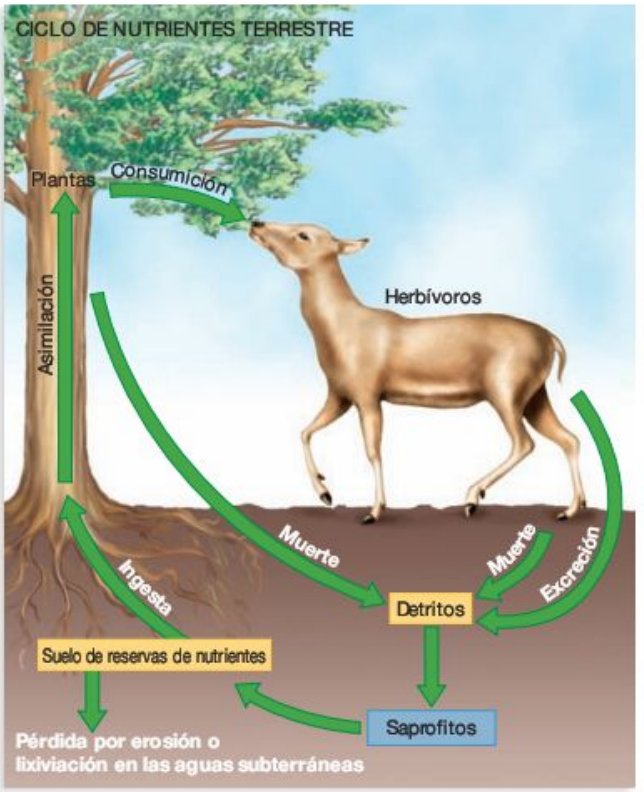


FIGURA 54.10 Ciclo terrestre de nutrientes generalizado. El ciclo de nutrientes de organismo a organismo en un ecosistema a través de la asimilación, el consumo y la descomposición. Los nutrientes se exportan a otros ecosistemas cuando el agua o los organismos abandonan la zona.

Para apreciar la importancia de las condiciones abióticas sobre la tasa de descomposición, considera la diferencia en la acumulación de detritos entre los bosques boreales y las selvas húmedas. El Capítulo 50 indica que los bosques boreales se encuentran en áreas donde la temperatura es baja. Por consiguiente, los retos de estos ecosistemas son el frío y la humedad. En cambio las selvas húmedas se dan en áreas donde las temperaturas y las lluvias son altas. Los suelos tienden a permanecer húmedos y cálidos durante todo el año.

La **Figura 54.11** ilustra los típicos suelos de los bosques boreales y de las selvas. Nótese que la parte más superior del suelo del bosque boreal consiste en detritos parcialmente descompuestos y materia orgánica. No existe tal capa en el suelo de la selva. El contraste se explica por las condiciones frías y húmedas del bosque boreal, que limita las tasas metabólicas de los saprofitos. Por tanto, la descomposición cae hasta mantenerse con el aporte de detritos, y la materia orgánica se acumula ahí. En los trópicos, las condiciones son tan favorables para los hongos, bacterias y arqueas que la descomposición puede seguir el ritmo de las aportaciones de detritos. Los

(a) Bosque boreal: acumulación de detritos y materia orgánica.

(b) Selva húmeda: apenas hay acumulación orgánica.

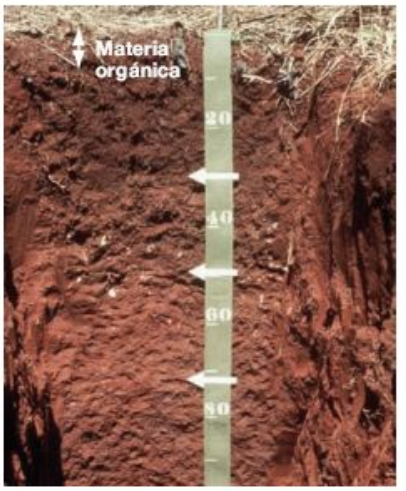


FIGURA 54.11 La temperatura y humedad afectan a la tasa de descomposición. (a) En los bosques boreales, la tasa de descomposición está limitada por las temperaturas frías del suelo. La materia orgánica se acumula porque la aportación de detritos al suelo excede la tasa de descomposición. **(b)** En las selvas, las temperaturas cálidas permiten que la descomposición ocurra rápidamente de forma que la materia orgánica no se acumula.

nutrientes circulan lentamente a través de los bosques boreales pero en las selvas lo hacen más rápido.

La calidad de los detritos también ejerce una potente influencia sobre la tasa de descomposición y de esa forma sobre la disponibilidad de los nutrientes. Por ejemplo, los saprofitos pueden entorpecerse por la presencia de los grandes componentes de los detritos que son difíciles de digerir, como la lignina. La presencia de lignina, es uno de los motivos por los que la madera es más difícil de descomponer que las hojas. Como señaló el Capítulo 31, solo los hongos basidiomicotas, los ascomicetos y algunas bacterias poseen las enzimas necesarias para descomponer por completo la lignina. El crecimiento de los saprofitos también se inhibe si los detritos son bajos en nitrógeno.

¿Qué factores influyen en la tasa de pérdida de nutrientes? La disponibilidad de nutrientes tiene un gran efecto sobre la productividad, con lo que la tasa de pérdida de nutrientes es una característica importante de un ecosistema. Varios de los mayores impactos que ejercen los seres humanos sobre los ecosistemas, como el cultivo, la explotación forestal, los incendios y la erosión, aceleran la pérdida de nutrientes.

Para probar el efecto de la retirada de vegetación de la exportación de nutrientes, los investigadores iniciaron un experimento a gran escala en Hubbard Brook. Eligieron dos **cuencas** similares (superficies cuyas aguas vierten todas a un mismo río) de estudio (**Figura 54.12**). Entonces talaron toda la vegetación, incluyendo árboles, del bosque de una de las dos cuencas. En los tres años sucesivos, se trató esa zona con herbicida para evitar que creciese la vegetación. Como consecuencia, en la cuenca experimental no había vegetación. La cuenca sin tratar sirvió de control.

Antes de retirar la vegetación, los investigadores documentaron que el 90 por ciento de los nutrientes del ecosistema se encontraba en la materia orgánica del suelo, y un 9,5 por ciento adicional en la biomasa de las plantas. Después de que la vegetación se retirase, el equipo controló las concentraciones de nutrientes en los ríos a los que desembocaban las dos cuencas. El gráfico de la Figura 54.12 registra la cantidad de sustancias disueltas que eran arrastradas a los ríos de cada cuenca durante el transcurso de cuatro años. Las pérdidas del lugar deforestado fueron 10 veces tan altas como las del lugar de control.

Basándose en estos datos, los investigadores concluyeron que la deforestación tiene un gran impacto en la exportación de nutrientes. En lugar de mantenerse en el ecosistema y reciclarse, los nutrientes se arrastraban bajo la ausencia de vegetación. La pérdida ocurre porque los nutrientes del suelo se disuelven en el agua o se adhieren a pequeñas partículas de arena o arcilla (véase Capítulo 38). Si las raíces de las plantas ya no sujetan las partículas del suelo en su sitio y si no ingieren ni reciclan nutrientes acuosos, las moléculas y los iones son desplazados del suelo y se pierden del ecosistema. En consecuencia, la productividad puede declinar con el tiempo si la zona permanece deforestada. La deforestación a largo plazo de este tipo se ha visto en Oriente Próximo, el norte de África, y en cualquier otra parte donde exista el cultivo intensivo y el pastoreo. Por tanto, la productividad de estas regiones es una diminuta fracción de lo que una vez fue.

Ciclos biogeoquímicos globales

Cuando los nutrientes abandonan un ecosistema, entran en otro. En este sentido, el movimiento de iones y moléculas entre ecosistemas une ciclos biogeoquímicos locales en un sistema mundial. Los ciclos locales y globales interactúan cuando

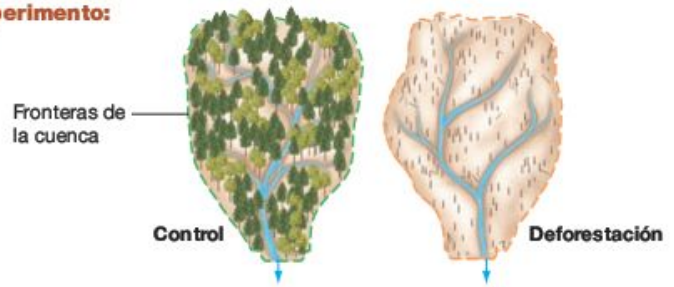
(a) Bosque experimental de Hubbard Brook.

Experimento

(b) Pregunta: ¿Cómo afecta la presencia de vegetación a la tasa de exportación de nutrientes en un ecosistema de bosque templado?

Hipótesis: La presencia de vegetación frena la tasa de exportación de nutrientes porque incrementa la estabilidad del suelo y el reciclaje de nutrientes.
Hipótesis nula: La presencia de vegetación no tiene efecto alguno sobre la tasa de exportación de nutrientes.

Diseño del experimento:



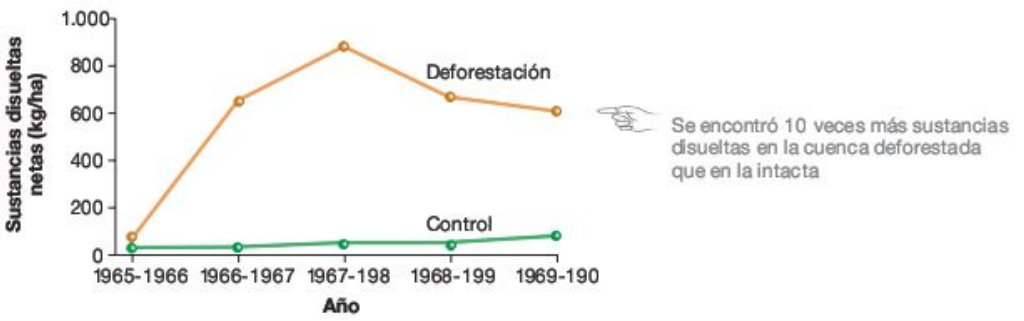
1. Elección de dos cuencas similares. Se documentan los niveles de nutrientes de materia orgánica del suelo, plantas, y corrientes.

2. Se deforesta una cuenca y se deja la otra intacta.

3. Se controla la cantidad de sustancias disueltas en las aguas.

Predicción: La cantidad de sustancias disueltas en las aguas de la cuenca deforestada será mucho mayor que la cantidad de sustancias disueltas en las aguas de la cuenca intacta.
Predicción de la hipótesis nula: No se observará ninguna diferencia en la cantidad de sustancias disueltas en las dos corrientes.

Resultados:



Conclusión: La presencia de la vegetación limita la pérdida de nutrientes. La retirada de vegetación deriva en un gran incremento de la exportación de nutrientes.

FIGURA 54.12 Evidencia experimental de que la deforestación incrementa la tasa de pérdida de nutrientes de los ecosistemas.

PREGUNTA En efecto, este experimento retiró una de las flechas de la Figura 54.10, ¿cuál?

el agua, los organismos o el viento mueven nutrientes. Como introducción al funcionamiento de estos ciclos biogeoquímicos globales, consideremos los ciclos globales de agua, carbono y nitrógeno. Estos ciclos se han visto modificados recientemente por las actividades humanas, con graves consecuencias ecológicas.

Ciclo global del agua En la **Figura 54.13** aparece un **ciclo global de agua** simplificado. El diagrama muestra la cantidad estimada de agua que se desplaza entre los principales componentes del ciclo durante el curso de un año.

Para analizar este ciclo, comencemos con la evaporación de agua del océano y la consecuente precipitación de agua. Para el componente marino del ciclo, la evaporación excede las precipitaciones, es decir, que a lo largo de los océanos hay una ganancia neta de agua en la atmósfera. Cuando ese vapor de agua se desplaza por los continentes, está unido por una pequeña cantidad de agua evaporada de los lagos y ríos y un gran volumen del agua transpirada por las plantas. El volumen total de agua en la atmósfera a lo largo de la tierra está equilibrado por la cantidad de lluvia y otras formas de precipitaciones de los continentes. El ciclo se completa con el agua que se desplaza desde la tierra a los océanos a través de los ríos y **aguas subterráneas.**

Los seres humanos influyen en el ciclo de agua de formas complejas. Puede que los impactos más simples y directos sean relativos a las tasas del relleno de las aguas subterráneas. El asfalto y las superficies de hormigón añadidas a través de la suburbanización reducen la cantidad de precipitaciones que se filtra desde la superficie para entrar en capas del suelo más profundas. La transformación de praderas y bosques en campos de cultivo también incrementa la cantidad de agua que corre por la superficie de la Tierra hacia los ríos en lugar de penetrar a las capas de aguas subterráneas. Los terrenos y bosques intactos pierden menos agua que los campos de cultivo porque los sistemas de raíces extensivas que sujetan el agua están en su sitio durante todo el año. Y lo que es más importante, el incremento drástico de la agricultura de irrigación durante las últimas tres décadas ha derivado en la retirada de cantidades masivas de agua de los depósitos subterráneos.

En conjunto, estos impactos han llevado a caídas alarmantes de las reservas de agua subterránea. La **tabla de agua** es el límite superior bajo el que la superficie de la Tierra se satura con agua almacenada, y está disminuyendo en todo el mundo. Entre 1986 y 2006, la tabla de agua del norte de Pekín (China) experimentó caídas de casi 61 m. Por toda India, las tablas de agua están experimentado un descenso de entre 1 y 3 m al año. Se están registrando tasas semejantes en Yemen, México y la zona de las Grandes Llanuras de EE.UU. La falta de agua está exacerbando las tensiones políticas en varias partes del mundo, incluyendo Oriente Próximo. Los seres humanos están minando el agua en muchas partes del mundo, es decir, las poblaciones han crecido ya por encima de la capacidad de carga de agua.

Ciclo global de carbono Como muestra la **Figura 54.14,** el **ciclo global del carbono** documenta el movimiento del carbono entre los ecosistemas terrestres, los océanos y la atmósfera. De estos tres depósitos, el océano es con mucho el mayor. El depósito atmosférico también es importante a pesar de su tamaño relativamente pequeño, ya que el carbono entra y sale rápidamente.

Las flechas de la Figura 54.14 resaltan los movimientos frecuentes del carbono dentro y fuera de la atmósfera a través de los organismos. Por ejemplo, en los ecosistemas terrestres y acuáticos, la fotosíntesis es responsable de la salida el carbono fuera de la atmósfera y la incorporación en el tejido. Por el contrario, la respiración celular libera carbón que ha sido incorporado en organismos vivos a la atmósfera, en forma de dióxido de carbono.

FIGURA 54.13 Ciclo global del agua.

PREGUNTA Pronostica el cambio de la cantidad total de agua evaporada del océano en respuesta al calentamiento global. Analiza una posible consecuencia de este cambio.

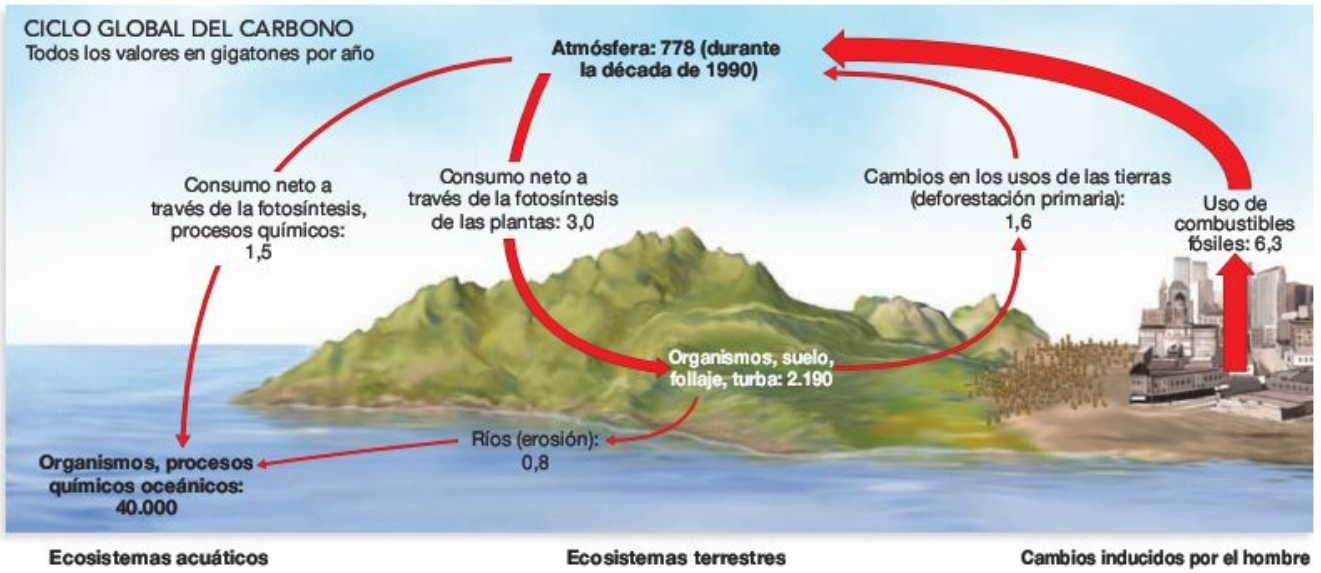


FIGURA 54.14 Ciclo global del carbono. Las flechas indican cómo se mueve el carbono dentro y fuera de un ecosistema. La deforestación y el uso de los combustibles fósiles están añadiendo 7,9 gigatones de carbono a la atmósfera cada año, de los que: 2 gigatones son fijados por la fotosíntesis de los ecosistemas terrestres y 2 gigatones se fijan por los procesos físicos y químicos de los océanos, y los 3,9 gigatones restantes pasan a la atmósfera.

¿Cómo han cambiado los seres humanos el ciclo del carbono? Se estima que los combustibles fósiles encontrados en la Tierra, que derivan de los sedimentos ricos en carbono contienen un total de 5.000-10.000 gigatones de carbono (un gigatón, Gt, son mil millones de toneladas). Esto es entre un octavo y un cuarto del tamaño del depósito oceánico y entre 2,5 y 5 veces el tamaño del depósito terrestre. En efecto, la quema de combustibles fósiles mueve el carbono desde un depósito geológico inactivo a uno activo, la atmósfera. Cuando quemas gasolina, estás liberando átomos de carbono que habían quedado bloqueados en las reservas de carbón o petróleo durante cientos de millones de años.

Los cambios del uso de las tierras también han alterado el ciclo global del carbono. Por ejemplo, la deforestación reduce la productividad primaria neta de una zona. También libera CO_2 cuando el fuego se usa para quemar cualquier tipo de material. Los investigadores que utilizan los datos sobre la cantidad de tierra acondicionada para la agricultura y la explotación forestal para estimar la cantidad de carbono liberado descubrieron que, a escala global, el movimiento neto del carbono a la atmósfera se ha estado dando desde los ecosistemas terrestres durante al menos los últimos 100 años. El cambio del almacenaje neto de carbono a la liberación neta de carbono es la consecuencia de la expansión de las poblaciones humanas (véase Capítulo 52).

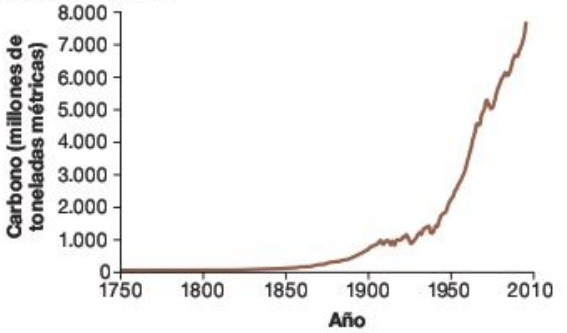
La **Figura 54.15a** muestra la cantidad de carbono liberado a partir de la quema de los combustibles fósiles durante el último siglo; la **Figura 54.15b** muestra las consecuencias de esta liberación acelerada de carbono. En solo 45 años, el CO_2 en la atmósfera en el observatorio de Mauna Loa en la isla de Hawai ha incrementado de 315 a 375 partes por millón (ppm), es decir, miligramos de CO_2 por kilogramo de aire. Se ha observado la misma tendencia por todo el mundo. Como muestran los datos de la **Figura 54.15c,** las concentraciones de CO_2 en la atmósfera han alcanzado niveles muy superiores a 280 ppm, que era el valor común anterior a 1860.

Estos cambios en el ciclo global del carbono son importante porque el dióxido de carbono funciona como un **gas invernadero:** atrapa el calor que ha sido irradiado por la Tierra e impide que se escape al espacio, del mismo modo que el cristal de un invernadero atrapa el calor. De forma más específica, el dióxido de carbono es uno de los varios gases en la atmósfera que absorbe y refleja las longitudes de onda infrarrojas radiadas de la superficie terrestre. Los incrementos en las cantidades de gases de efecto invernadero están calentando el clima de la Tierra y aumentando el potencial de capacidad calorífica de la atmósfera.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
The Global Carbon Cycle

Ciclo global del nitrógeno La **Figura 54.16** ilustra el **ciclo global del nitrógeno.** Un aspecto clave de este ciclo biogeoquímico es que las plantas también son capaces de utilizar el nitrógeno presente en forma de amonio o iones de nitrato (NH_4^+ o NO_3^-). Por tanto, la vasta reserva de nitrógeno molecular (N_2) que se encuentra en el aire envolviendo a la Tierra (el N_2 compone el 78 por ciento de la atmósfera) no está disponible para las plantas. El nitrógeno pasa al ecosistema de forma que solo se pueda utilizar cuando se reduce, o fija, es decir cuando el N_2 se transforma en NH_3. La fijación de nitrógeno deriva de las reacciones provocadas por los rayos en la atmósfera y por las reacciones que catalizan las enzimas de las bacterias que viven en el suelo y los océanos. (El Capítulo 38 explicó cómo fijan las bacterias el nitrógeno).

(a) Incrementos en las emisiones de CO_2 por el uso de combustibles fósiles.



(b) Cambios recientes del CO_2 atmosférico registrados en Hawai.

(c) Cambios globales en el CO_2 atmosférico con el tiempo.

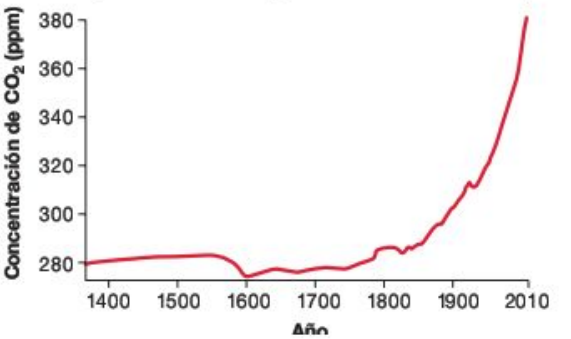


FIGURA 54.15 El hombre provoca incrementos de dióxido de carbono atmosférico. (a) Las tasas del flujo de carbono a partir de la quema de combustibles fósiles han aumentado a medida que las poblaciones humanas han incrementado (véase Capítulo 52). **(b)** Ya que el observatorio de Mauna Loa, en Hawai, está lejos de las influencias a gran escala de los seres humanos, debería representar con precisión las condiciones medias atmosféricas del hemisferio norte. **(c)** Durante siglos, las concentraciones medias de CO_2 en la atmósfera han sido de 280 ppm.

PREGUNTA ¿Por qué las concentraciones atmosféricas de CO_2 en el hemisferio norte son bajas durante el verano y altas durante el invierno? ¿Qué patrones esperas que se den en el hemisferio sur?

La actividad humana también ha alterado el ciclo del nitrógeno. La fijación de nitrógeno derivada de la actividad humana es en la actualidad equivalente a la fijación de nitrógeno de fuentes naturales (**Figura 54.17**). Hay tres fuentes humanas de esta fijación de nitrógeno: (1) fertilizantes industriales, (2) cultivos de vaina como la soja y los guisantes que albergan bacterias que fijan nitrógeno, y (3) la liberación de óxido nítrico durante la combustión de combustibles fósiles.

Añadir nitrógeno a los ecosistemas terrestres suele incrementar la productividad. En algunos casos un incremento masivo de la disponibilidad de nitrógeno es beneficioso, pero en otras situaciones no. Por ejemplo, el Capítulo 28 detalló cómo la aplicación excesiva de fertilizantes con contenido en nitrógeno a los campos de cultivo ha producido escorrentías con contenido en nitrógeno, lo cual tiene consecuencias nefastas (formación de «zonas muertas» libres de oxígeno) en

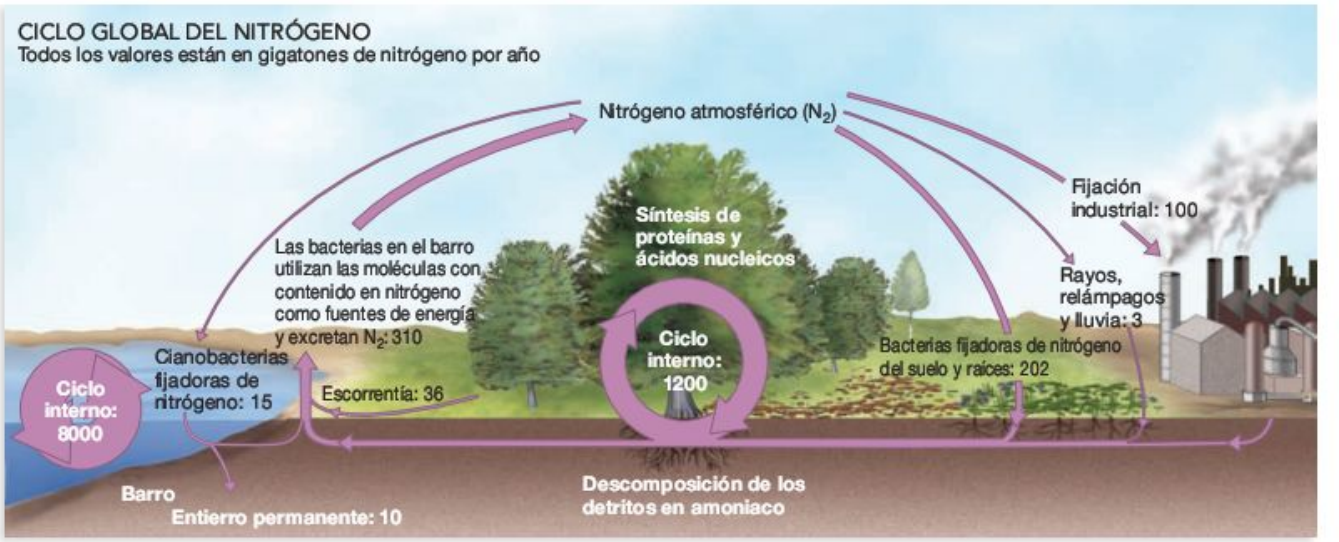


FIGURA 54.16 Ciclo global del nitrógeno. El nitrógeno entra en el ecosistema como amoniaco o nitrato a través de la fijación del nitrógeno atmosférico. Se exporta en la escorrentía y como gas de nitrógeno emitido por las bacterias que usan los compuestos que contienen nitrógeno como aceptador de electrones.

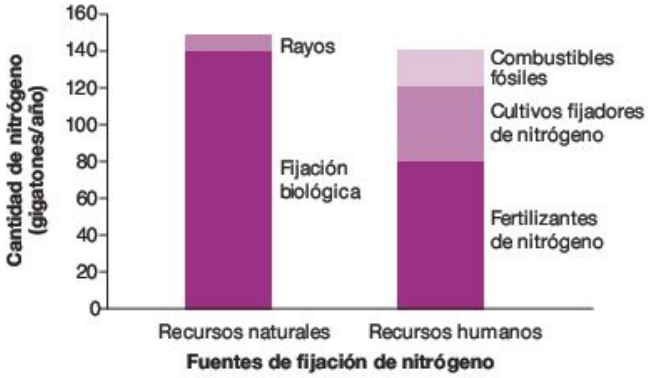


FIGURA 54.17 Los seres humanos están añadiendo grandes cantidades de nitrógeno a los ecosistemas. Las actividades humanas están fijando casi tanto nitrógeno cada año como los recursos naturales. De esa forma, las actividades humanas han doblado prácticamente la cantidad total del nitrógeno disponible para los organismos.

numerosos ecosistemas acuáticos. Los investigadores también han descubierto que las entradas de nitrógeno pueden llevar a una pérdida significativa de la biodiversidad en los ecosistemas terrestres. Por ejemplo, cuando los biólogos añadieron nitrógeno a solares de unas praderas en el medio este de Norteamérica, algunas especies que dominaban la competencia tienden a tomar el control. Como estas especies crecen de forma rápida, desplazan a otras especies que no responden tan bien a las aceptaciones de nitrógeno. En los ecosistemas de praderas, el incremento de nitrógeno fomentó la productividad pero disminuyó la diversidad de especies alterando el balance entre las interacciones competitivas. En los solares de estudio del experimento de Park Grass (presentado en el Capítulo 52), se dio el mismo resultado. Los solares fertilizados con nitrógeno desde 1856 contienen muchas menos especies que los solares sin fertilizar.

Como revelan los datos de esta sección, varios de los problemas medioambientales más graves a los que se enfrentan nuestras especies derivan de las alteraciones masivas y recientes en los ciclos biogeoquímicos. Incluso los cambios regionales en los ciclos biogeoquímicos tienden a tener consecuencias a gran escala, ya que los nutrientes se mueven entre los ecosistemas. Si rondas los veinte años cuando leas esto, serás parte de una generación que probablemente experimente el episodio más traumático del cambio medioambiental de la historia humana. Es traumática por dos motivos: la pérdida masiva de especies registrada en el Capítulo 55 y los profundos cambios en la biogeoquímica registrados aquí. Veamos con más detalle las consecuencias de la alteración de los ciclos biogeoquímicos.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los ciclos biogeoquímicos trazan el desplazamiento del agua o los elementos entre los componentes de un ecosistema.
- Los biólogos analizan tres aspectos de estos ciclos: (1) la naturaleza y tamaño de los depósitos donde se almacenan o acumulan los elementos, (2) la tasa del movimiento entre depósitos, y (3) las interacciones entre los ciclos.

Deberías ser capaz de...

Describir cómo las actividades humanas están influyendo en estos tres aspectos de los ciclos de agua, carbono y nitrógeno.

CUADRO 54.1 ¿Cuál es tu «huella ecológica»?

La huella ecológica es una herramienta *online* que ayuda a las personas a evaluar su consumo de recursos. Una vez que hayas completado el cuestionario, el programa calcula la huella de tu uso de recursos, es decir, la cantidad de tierra y agua necesaria para sostener tu estilo de vida. El cálculo se basa en la información sobre cuatro aspectos del uso de los recursos:

- Consumo de alimentos: ya que se pierde mucha energía entre los niveles tróficos, la gente que solo come productores primarios deja una huella mucho menor que los individuos que comen gran cantidad de carne y productos lácteos. La consumición de alimentos que tienen que ser transportados desde grandes distancias también aumenta la huella.
- Consumo de bienes: la adquisición de bienes manufacturados y la producción de grandes cantidades de desechos sólidos incrementa la huella; el reciclaje la reduce.
- Alojamiento: las huellas se maximizan cuando la gente vive en casas grandes y no limita su uso de electricidad y agua corriente.
- Transporte: como podrás suponer, la huella aumenta cuando los individuos conducen coches que consumen petróleo para grandes distancias y cuando la gente vuela mucho. La huella se reduce con vehículos de consumo eficiente de combustible, el ciclismo, ir andando y el transporte público.

Muchos estudiantes (y profesores) que viven en naciones industrializadas se extrañan al descubrir que su estilo de vida demanda más de 8 ha de tierra productiva, incluso aunque la media mundial sea de 0,88 ha por persona.

Además de elevar la concienciación personal, las huellas señalan otro tema importante: no es posible que los recursos de la Tierra sostengan un estilo de vida occidental durante más de una fracción minúscula del total de la población humana. La mayoría de los investigadores están de acuerdo en que la población humana ya ha sobrepasado la capacidad de carga debido a sus estilos de vida basados en un uso elevado de los recursos.

54.3 Impactos del hombre sobre el ecosistema

Los biólogos han registrado dos factores responsables del impacto humano sobre los ecosistemas. El primero es el incremento del tamaño de la población humana, analizado en el Capítulo 52. El segundo es un incremento de los recursos utilizados por el hombre. La Figura 54.15a registró el uso de los combustibles fósiles durante los últimos 150 años; la **Figura 54.18** facilita los datos de 2006 de la media anual de consumo de petróleo por persona en el mundo. El punto clave es que los residentes de los países industrializados, a pesar de que son relativamente pocos, tienen un impacto desproporcionado en los ciclos biogeoquímicos, ya que utilizan muchísima energía, agua, alimentos y otros recursos (**Cuadro 54.1,** página 1.237).

El Capítulo 55 evaluará la influencia de los cambios en el tamaño de la población humana y cómo afecta el uso de los recursos a la extinción de las especies. Aquí nos centraremos en las consecuencias de los ciclos biogeoquímicos. El crecimiento explosivo de la población humana y el consumo intensivo están haciendo que la temperatura media mundial aumente y, en muchos biomas, incremente la NPP. ¿Cómo responden los ecosistemas?

Calentamiento global

Recuerda que la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera ha ido incrementando a lo largo del siglo XX y que la mayoría de los análisis indican que el incremento se debe a la quema de combustibles fósiles y la deforestación de los bosques para su uso urbanístico y agrícola. Sin embargo, si el incremento de CO_2 está provocando el calentamiento global (el incremento de la temperatura de la superficie de la Tierra) o no ha sido hasta hace poco una cuestión de controversia.

En 1998 un grupo internacional de científicos, llamado Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC), se formó para evaluar las consecuencias del aumento del CO_2. Desde entonces el grupo ha producido una serie de informes que resumen el estado del conocimiento científico sobre el tema. El informe del IPCC de 1998 concluyó que la evidencia vigente sugiere una «influencia humana distinguible sobre el clima». Esta fue la primera afirmación del IPCC en apoyo de la hipótesis de que las concentraciones de CO_2 en aumento debidas a la actividad humana están teniendo un impacto apreciable sobre el clima. El siguiente informe principal del IPCC, publicado en 2001, declaró que «hay una nueva y fuerte evidencia de que la mayoría del calentamiento observado durante los últimos 50 años se puede atribuir a las actividades humanas». En su informe más reciente, publicado en

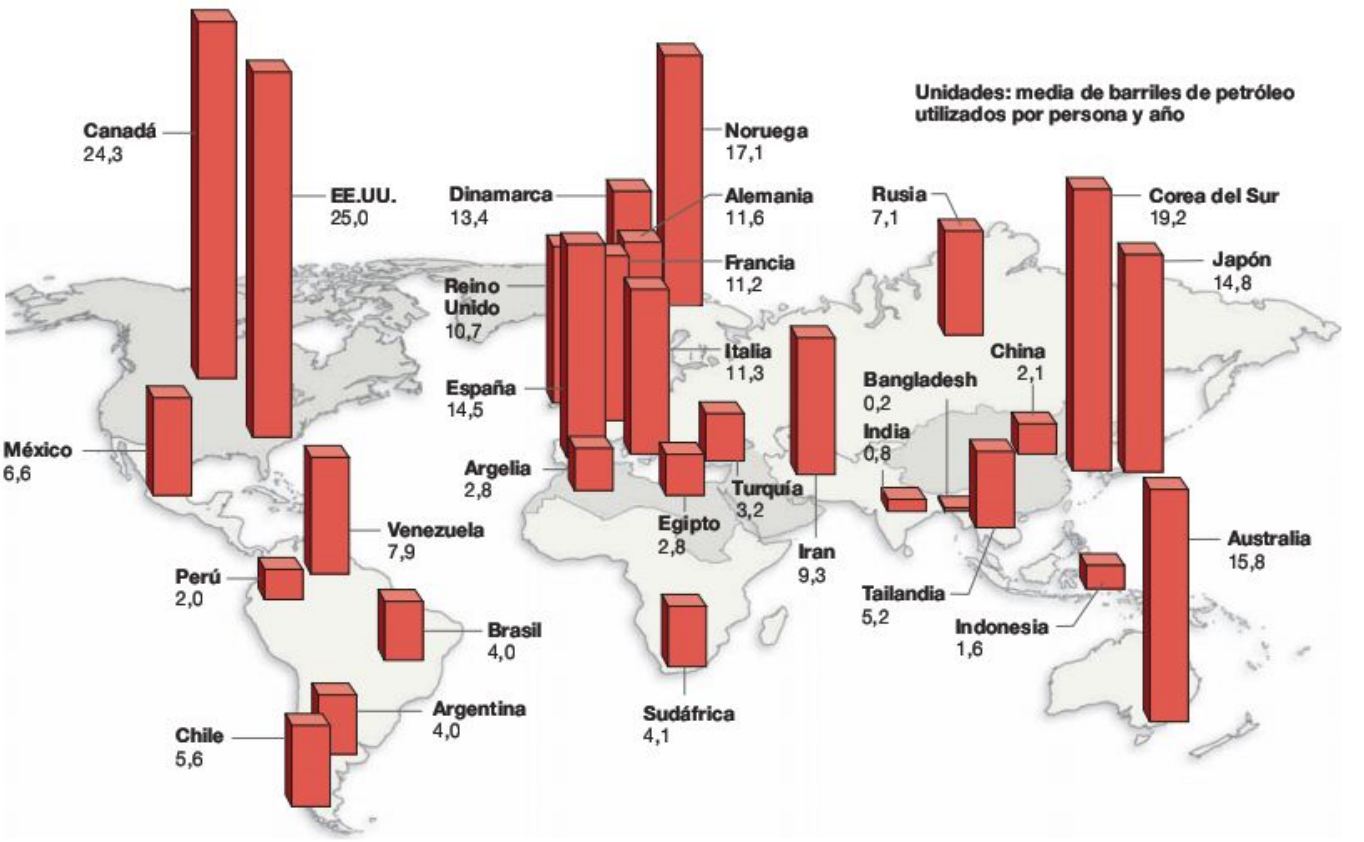


FIGURA 54.18 El consumo de petróleo per cápita varía entre países. Datos del 2006.

2007, el IPCC declaró que la evidencia del calentamiento global es rotunda y es «muy probable» que se deba a los cambios inducidos por los gases de efecto invernadero.

¿Cuánto subirán las temperaturas durante el transcurso de nuestras vidas? Pronosticar el futuro del estado de un sistema tan complejo y variable como el clima de la Tierra es muy difícil. Los modelos de clima mundial son herramientas primarias que los científicos utilizan para hacer estos pronósticos. Un modelo climático global está basado en grandes series de ecuaciones que describen las interacciones entre las concentraciones de varios gases en la atmósfera, la radiación solar, las tasas de transpiración y otros parámetros para influir en el clima. Los modelos actuales se usan para sugerir que la temperatura media global subirá entre 1,1-6,4 °C para el año 2100. La cifra menor se basa en los modelos que asumen que no habrá muchos más aumentos de los gases de efecto invernadero por encima de los niveles actuales; la cifra mayor se basa en los modelos que asumen el uso continuo e intensivo de combustibles fósiles y un aumento de los gases de efecto invernadero.

¿Cómo responderán los ecosistemas a estos incrementos? Responder a esta pregunta es igualmente difícil, ya que los ecosistemas responden al calentamiento de forma que aumenten o disminuyan las concentraciones de CO_2 y así exacerbar o mitigar el calentamiento. Por ejemplo, las retroalimentaciones positivas tienen lugar cuando las condiciones climáticas más cálidas y secas llevan a más incendios, lo que en cambio libera más CO_2 que lleva a un mayor calentamiento. Los investigadores documentaron una forma de retroalimentación positiva que tiene lugar en la tundra ártica. La tundra aísla carbón en forma de materia orgánica del suelo, porque las tasas de descomposición son extremadamente bajas en esos lugares. Sin embargo, durante una serie de veranos cálidos en de la década de 1980, los investigadores descubrieron que las tasas de descomposición aumentaron lo suficiente como para liberar carbono de la materia orgánica del suelo almacenada, y producir un flujo neto de carbono a la atmósfera.

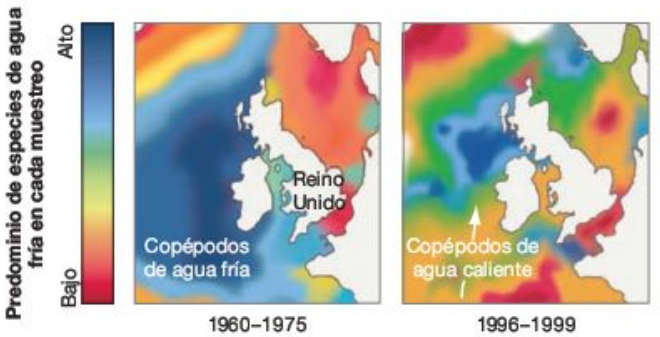
Por el contrario, las retroalimentaciones negativas se elevan cuando las condiciones cálidas llevan a un incremento de las tasas de fotosíntesis y por tanto, a un incremento de la aceptación de CO_2. Por ejemplo, los experimentos han mostrado que las tasas de crecimiento de varias especies de árboles y algunos cultivos agrícolas incrementan como respuesta directa al aumento atmosférico de CO_2. Ya que el CO_2 es necesario para la fotosíntesis, puede actuar como fertilizante.

¿Las respuestas de los ecosistemas aumentarán o disminuirán el calentamiento global? Actualmente, no está claro si predominará la retroalimentación positiva o negativa. Los investigadores están trabajando para averiguarlo utilizando modelos informáticos, experimentos como los dos destacados en el Capítulo 50, y analizando las respuestas de los ecosistemas a los cambios climáticos anteriores.

Aunque las temperaturas globales han aumentado ligeramente en comparación con las previsiones durante los últimos 50-100 años, los biólogos ya han registrado consecuencias drásticas sobre los organismos.

- Los rangos geográficos de muchos organismos, incluyendo el parásito de la malaria, están cambiando. La Figura 54.19a muestra datos recientes de los rangos de pequeños crustáceos, llamados copépodos, en el Atlántico Norte. Los copépodos son depredadores importantes del plancton marino y son consumidos por muchos peces. Los mapas muestran cambios que ocurrieron durante un periodo de 40 años, desde 1960, en el número de especies de copépodos típica de las aguas marinas del sur de Europa, en contraposición al número de las especies de copépodos de las aguas del norte de Europa. La observación clave es que las especies del sur se han mudado hacia el norte, mientras el rango de especies de agua fría ha declinado.
- La fecha fijada para los eventos está cambiando en muchos medios estacionales. El gráfico de la **Figura 54.19b** muestra los cambios en la fecha de la primera floración de una planta nativa del medio oeste de EE.UU. Durante los

(a) Los copépodos de agua fría están disminuyendo en el norte del Atlántico.



(b) La fecha de floración de algunas especies del medio oeste de Norteamérica es más temprana.

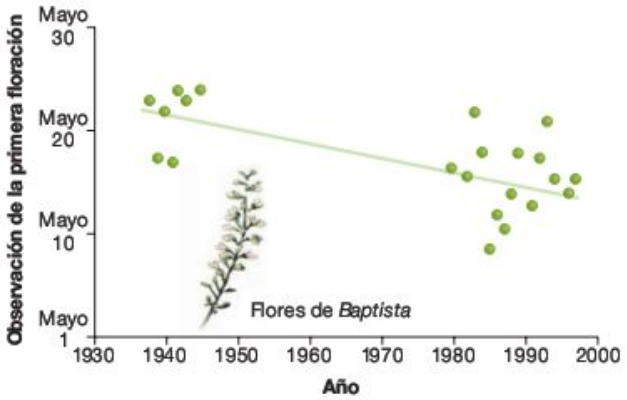


FIGURA 54.19 El calentamiento global está causando cambios en los rangos geográficos y el comportamiento. **(a)** La mayoría de las especies de copépodos se restringen a las aguas de cierta temperatura. **(b)** En los conjuntos de datos de Wisconsin, 19 de los 55 eventos rastreados durante un periodo tuvieron lugar más temprano. Solo se retrasó un evento, los 35 restantes no mostraron ningún cambio.

últimos 60 años, el primer día del año en que *Baptisia leucantha* producía flores se desplazó 10 días. Para interpretar esta observación, los biólogos formularon la hipótesis de que el clima se había calentado lo suficiente como para facilitar un crecimiento y una floración más temprana. De forma similar, los recientes estudios han confirmado que las especies de aves migratorias están llegando a sus territorios de crías en Europa más pronto y los hongos están aflorando antes en algunos medios estacionales.

- Hay una gran evidencia de que la mayoría de las 122 especies de ranas que se han extinguido hace poco sucumbieron a causa de un hongo parasitario. Los datos publicados en 2006 sugieren que el calentamiento global ha aumentado la frecuencia y gravedad de estas infecciones micóticas.
- Los arrecifes de corales están entre los ecosistemas más productivos y ricos en especies del mundo. Sin embargo, su integridad está amenazada por la subida de la temperatura del agua que provoca que la composición de los arrecifes de corales expelan las algas fotosintéticas. Cuando este «blanqueo de coral» continúa debido a la exposición ininterrumpida de agua caliente, los corales empiezan a morir de hambre.
- En algunas poblaciones, el cambio de las temperaturas han hecho que la frecuencia de los alelos cambie, es decir, que algunas especies están evolucionando en respuesta al calentamiento global. Por ejemplo en la mosca de la fruta *Drosophila subobscura* los alelos que incrementan la eficacia en hábitats cálidos han incrementado su frecuencia en Europa, Sudamérica y Norteamérica.

El calentamiento global, ya ha provocado importantes cambios en los rangos geográficos, el comportamiento y la frecuencia de los alelos. Si los modelos publicados hasta la fecha son correctos, provocarán muchos cambios en el transcurso de tu vida.

Cambios en la productividad

Varios de los cambios que los seres humanos han inducido en los ciclos biogeoquímicos tienen el mismo efecto: alteran la NPP. Por ejemplo, los experimentos han documentado que las temperaturas cálidas, la adición de nitrógeno y otros nutrientes, y los niveles elevados de CO_2 aumentan la NPP en algunos ecosistemas terrestres.

La **Figura 54.20** muestra el cambio global de la NPP media anual, en (1) medios terrestres entre 1982 y 1999 (Figura 54.20a) y (2) medios marinos entre 1999 y 2004 (Figura 54.20b). Estos son los intervalos más recientes para los que hay datos disponibles. En tierra firme, la NPP global incrementó más de un 6 por ciento en 17 años de estudio. Sin embargo, en los océanos los datos entre 1999 y 2004 mostraron una correlación convincente entre la subida de las temperaturas del agua superficial y el descenso de la productividad.

Se cree que el aumento general de la productividad terrestre se debe a la subida de las temperaturas, al incremento de las lluvias en los trópicos y a la fertilización con CO_2, todos los factores que incrementan la tasa de fotosíntesis en las plantas. Recordarás del Capítulo 50 que los lagos pueden estratificarse porque el agua es más densa a 4 °C y mucho menos densa a mayores temperaturas. El agua del mar también se estratifica. Por ejemplo, el agua de la zona béntica se encuentra a 4 °C durante todo el año en las grandes regiones del océano (**Figura 54.21a**). Cuando la temperatura de la superficie del agua aumenta por el calentamiento global, el agua de la superficie se vuelve incluso menos densa que el agua béntica. Esto es importante porque el agua en la zona béntica es rica en nutrientes, debido a la caída de materia orgánica en descomposición desde la superficie. Cuando el agua de la superficie se vuelve más ligera, las corrientes de agua tienen más posibilidad de ser lo suficientemente fuertes para superar la diferencia de densidad y traer riqueza de nutrientes, el agua a 4 °C en su camino a la superficie, donde los nutrientes pueden estimular el crecimiento de las bacterias y algas fotosintéticas (**Figura 54.21b**). Si las corrientes no se vuelven más fuertes, el calentamiento global hace que la superficie del agua se vuelva más pobre en nutrientes.

Sin embargo, es importante destacar que estos cambios se encuentran a merced de las variaciones locales. En tierra firme, la productividad ente 1982 y 1999 tendía a incrementar cerca del ecuador y en latitudes a 60° N, pero decrecía en el ártico y en muchas más zonas. En el océano, la productividad entre 1999 y 2004 cayó drásticamente en extensas regiones de la zona pelágica, pero se incrementó en muchas otras.

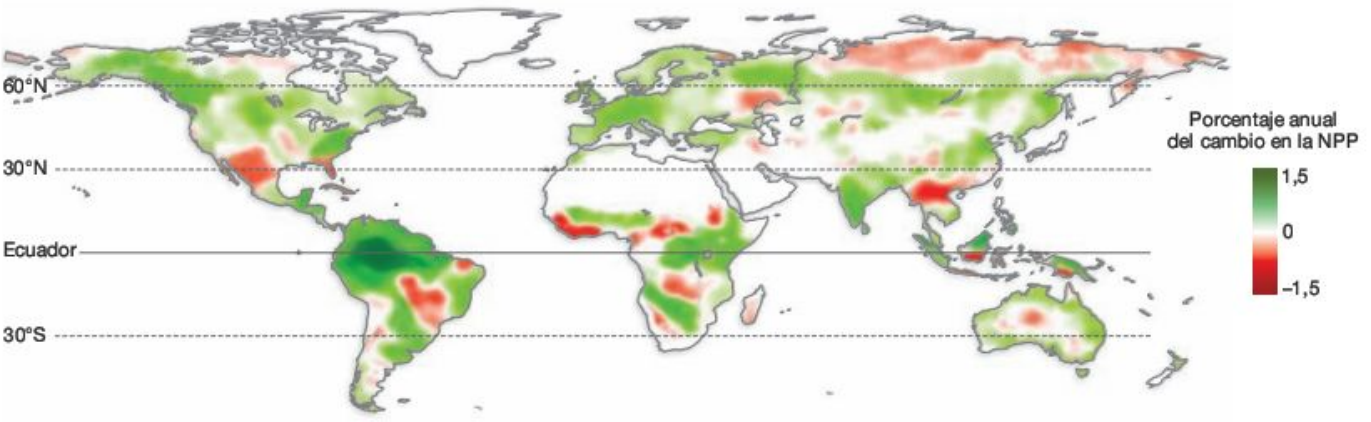
¿Cuáles son las consecuencias de estos cambios globales y locales en la NPP? La respuesta corta, que depende.

En superficies locales del océano, las consecuencias del incremento drástico de la productividad suelen ser negativas. Por ejemplo, el Capítulo 28 detalló cómo los iones de nitrato, derivados de los fertilizantes aplicados a los cultivos de maíz del medio oeste norteamericano son arrastrados al Golfo de México. El incremento de las concentraciones de nitrato han estimulado el crecimiento de los organismos planctónicos, cuya subsiguiente descomposición ha agotado el oxígeno disponible y provocado la formación de una «zona muerta» axónica. Los biólogos creyeron que los incrementos de nitrato y otros fertilizantes de origen humano han contribuido a la frecuencia o intensidad de explosiones de algas dañinas en el océano, es decir, grandes poblaciones de dinoflagelados que liberan toxinas en el agua (véase Capítulo 29).

Los biólogos están concienciados de que si la NPP total en el océano continúa declinando por el calentamiento global, tendrá lugar la retroalimentación positiva: el CO_2 atmosférico aumentará porque se fija menos CO_2 en la atmósfera a partir de la fotosíntesis. Por el contrario, el incremento de la NPP en tierra firme proporciona una retroalimentación negativa de las concentraciones de CO_2 y el calentamiento global. Además, la baja NPP del océano significa que la productividad de las piscifactorías mundiales puede declinar, pero el incremento de biomasa en los medios terrestres debería propulsar el número de consumidores primarios y de niveles altos.

En general, no está claro si los cambios en la productividad beneficiarían o perjudicarían a los ecosistemas. Las temperaturas globales continúan aumentando y las adicio-

(a) Cambio anual medio de la NPP terrestre, 1982-1999.



(b) Cambio anual medio de la NPP marina, 1982-1999.

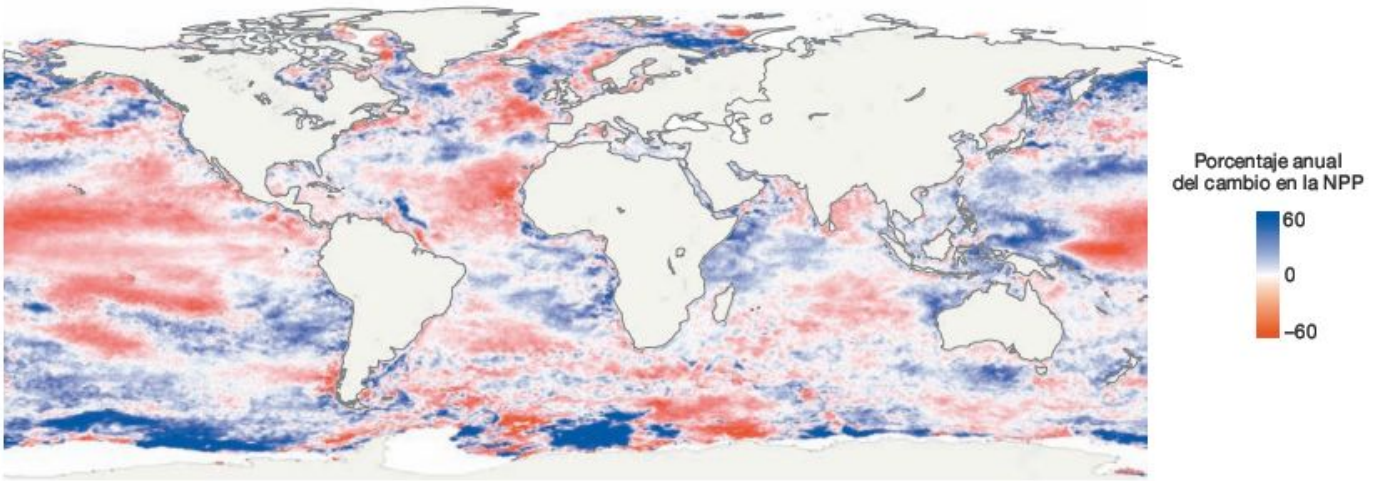


FIGURA 54.20 Consecuencias del calentamiento global: cambios recientes en la NPP terrestre y marina.

nes a gran escala de nitrógeno, fósforos y dióxido de carbono continúan, los humanos están implementando un experimento a escala mundial sobre los efectos de la alteración de la NPP. Algunos de los problemas más urgentes a los que se enfrenta tu generación están arraigados en la ecología de los ecosistemas.

(a) La mayoría del océano se estratifica con la densidad y la temperatura.

(b) El calentamiento global incrementa el gradiente de densidad, haciendo menos probable que se mezclen las capas.

FIGURA 54.21 La estratificación de la temperatura en el océano puede afectar a la productividad.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Un ecosistema tiene cuatro componentes: (1) el medio abiótico, (2) los productores primarios, (3) los consumidores y (4) los saprofitos. Estos componentes están conectados por los movimientos de energía y nutrientes.

Un ecosistema consiste en una o más comunidades de especies que interactúan y su medio abiótico. A medida que la energía fluye a través de los ecosistemas y los nutrientes circulan, se intercambian entre elementos bióticos y abióticos del ecosistema. La energía fluye en los ecosistemas como resultado de la fotosíntesis o de la respiración de las moléculas inorgánicas con alto potencial de energía. La energía química de los productores entra en la cadena trófica a través de los consumidores primarios y saprofitos.

Deberías ser capaz de dibujar las relaciones entre los cuatro componentes de un ecosistema donde no hay fotosíntesis, la fuente exterior de energía es el hierro, y componentes que no contienen sulfuro liberados por el magma (roca líquida).

La productividad de los ecosistemas terrestres está limitada por el calor y la humedad, mientras que la disponibilidad de nutrientes es la restricción clave en los ecosistemas acuáticos. Se pierde mucha energía a medida que fluye desde los productores a los consumidores y saprofitos.

Entre los ecosistemas terrestres, la productividad primaria neta (NPP) es mayor en las selvas tropicales. Entre los ecosistemas acuáticos, la productividad es mayor en los arrecifes de coral, humedales y estuarios. Aunque la productividad es muy baja en la zona oceánica, el área cubierta por este ecosistema es tan extensa que el océano abierto representa el mayor porcentaje de la productividad de la Tierra.

Los organismos que adquieren energía a partir del mismo tipo de fuente ocupan el mismo nivel trófico. La mayoría de los ecosistemas tienen al menos tres niveles tróficos: productores primarios, herbívoros o saprofitos primarios, y carnívoros. Ya que la transferencia de energía de un nivel trófico a otro es ineficaz, los ecosistemas tienen una pirámide de productividad: la producción de biomasa es la más productiva en el nivel trófico más bajo, y la productividad disminuye a medida que subimos de nivel trófico.

Las relaciones alimenticias entre especies de un ecosistema particular se describen por la cadena alimenticia o cadena trófica. Las cadenas alimenticias no suelen exceder los cinco o seis niveles tróficos. Se han propuesto las hipótesis del flujo de energía, la estabilidad de las dinámicas y la complejidad medioambiental para explicar por qué las cadenas tróficas y las cadenas alimenticias no son mayores.

Deberías ser capaz de describir la naturaleza de una cadena alimenticia en la que se pudiera perder la energía mínima.

Para analizar los ciclos de nutrientes, los biólogos se centran en la naturaleza de los depósitos donde se encuentran y en la rapidez con que se trasladan entre estos.

Los nutrientes se mueven a través de ecosistemas en ciclos biogeoquímicos. La tasa de la circulación de nutrientes se ve afectada por la tasa de descomposición de los detritos. En cambio, las condiciones del medio abiótico, como la temperatura y la calidad de los detritos, afectan a la tasa de descomposición. En los ecosistemas también se pierden nutrientes. Los experimentos han mostrado que la pérdida de vegetación incrementa en gran medida la tasa de pérdida de nutrientes.

Deberías ser capaz de describir las condiciones bajo las que las tasas de descomposición en medios terrestres y marinos son extremadamente bajas, creando una cuenca debido a la acumulación de materia orgánica.

Los seres humanos están provocando grandes cambios en el medio abiótico. La quema de combustibles fósiles ha conducido al calentamiento global. La fertilización extensiva incrementa la productividad y la contaminación.

Las temperaturas medias globales incrementa rápidamente debido a los cambios del uso de las tierras; y la quema de combustibles fósiles ha incrementado el flujo de carbono bajo la forma de CO_2 (gas de efecto invernadero) en la atmósfera. La fijación de nitrógeno procedente de la producción de fertilizantes y de la plantación de cultivos fijadores de nitrógeno es hoy en día equivalente a la cantidad de fijación de nitrógeno natural. Estos incrementos conllevan a un aumento de la productividad, pero también a la contaminación y a la pérdida de la biodiversidad.

Deberías ser capaz de proponer tres ideas para reducir el calentamiento global. Explica tus motivos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

The Global Carbon Cycle

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Cuáles son las diferencias entre una comunidad, un grupo de comunidades y un ecosistema?
   a. Un ecosistema consiste en una comunidad y el medio abiótico.
   b. Un ecosistema es un tipo de ecosistema.
   c. Un bioma incluye solo la comunidad vegetal o las comunidades presentes en un medio.
   d. Un ecosistema incluye solo los aspectos abióticos de un medio particular.

2. ¿Cuál de los siguientes ecosistemas tendrá la producción primaria mayor?
   a. Desierto subtropical.
   b. Estepa.
   c. Bosque boreal.
   d. Bosque tropical seco.

3. ¿Con qué fin se consume la mayoría de la productividad primaria neta?
   a. La respiración de los consumidores primarios.
   b. La respiración de los consumidores secundarios.
   c. El crecimiento de los consumidores primarios.
   d. El crecimiento de los consumidores secundarios.
4. Según la hipótesis de la estabilidad de las dinámicas del tamaño de las cadenas alimenticias, ¿en qué tipos de medios serán las cadenas alimenticias más pequeñas?
   a. Frío.
   b. Constante.
   c. Variable.
   d. De disponibilidad de nutrientes baja.
5. ¿Cuál de los siguientes depósitos suele ser el más longevo?
   a. La atmósfera (CO_2).
   b. Plancton marino (productores primarios y consumidores).
   c. Petróleo.
   d. Madera.
6. ¿Qué efectos tiene la deforestación en las dinámicas de los ecosistemas?
   a. Incrementa la biomasa bajo tierra.
   b. Incrementa la exportación de nutrientes.
   c. Incrementa las tasas de relleno de las aguas subterráneas (penetración de las precipitaciones en la tabla de agua).
   d. Incrementa la reserva de materia orgánica del suelo.

Respuestas: 1. a; 2. d; 3. a; 4. c; 5. c; 6. b.

Comprueba tu aprendizaje

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Dibuja una pirámide de productividad para un ecosistema de bosque templado y explica su forma.
2. Explica la diferencia entre la productividad primaria bruta y la productividad primaria neta. ¿Cuál es mayor y por qué?
3. Explica por qué las tasas de descomposición son mayores en algunos ecosistemas que en otros y da ejemplos. ¿Cómo regula la cadena trófica de saprofitos la disponibilidad de nutrientes en un ecosistema?
4. Compara y contrasta las hipótesis de del flujo de energía, la estabilidad de la dinámica y la complejidad del medio para la longitud de una cadena alimenticia.
5. Dibuja un diagrama de los ciclos globales del agua, el carbono y el nitrógeno. Etiqueta los principales depósitos y flujos. Compara y contrasta la esperanza de vida del agua o un elemento en cada depósito y evalúa los factores que afectan la tasa del tránsito entre reservas.
6. ¿Por qué el océano abierto es pobre en nutrientes? ¿Por qué los hábitats de las zonas neríticas e intermareales relativamente ricos en nutrientes?

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Supongamos que tienes un pequeño conjunto de estanques experimentales a tu disposición y una variedad de algas, plantas y animales propios de este medio. ¿Cómo utilizarías los isótopos de carbono o fósforo para estudiar el flujo de energía o la circulación de nutrientes en estos ecosistemas experimentales?
2. Algunos investigadores son conscientes de que la fertilización del océano con hierro supondría una fertilización excesiva de las zonas neríticas, porque las corrientes oceánicas arrastrarían grandes cantidades de nutrientes hasta las costas. Piensa en un experimento y un estudio de simulación por ordenador para probar esta hipótesis. Comprueba qué acercamiento, el experimento o la simulación, será más efectivo para dirigir esta hipótesis.
3. Supongamos que se retiran los herbívoros de un ecosistema de bosque templado caduco. Prevé qué pasaría con la tasa de circulación de nitrógeno. Explica tus motivos.
4. Explica por qué los cambios provocados por el hombre en el ciclo del carbono están afectando al clima de la Tierra. Di por qué piensas que estos cambios son beneficiosos o perjudiciales.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

55 Biodiversidad y biología de la conservación

CONCEPTOS CLAVE

- La biodiversidad puede analizarse a un nivel genético, de especies y de ecosistema.
- Si continúan las pautas actuales de extinción provocada por la población humana y la destrucción de los hábitats, tendrá lugar una extinción masiva.
- Los seres humanos dependen de la biodiversidad en lo que se refiere los productos que proporcionan las especies salvajes y para los servicios de los ecosistemas que protegen la calidad del medio abiótico.

La ganadora del premio Nobel de la paz en 2004, Wangari Maathai, fundó el Green Belt *Movement* que ha respaldado la plantación de más de un billón de árboles, comenzando en Kenia y expandiéndose a todo el mundo. Aquí la vemos plantando un árbol.

La mayoría de los biólogos eligen su profesión por dos razones: aman los organismos, y les encanta responder preguntas sobre ellos. Pero incluso a medida que los límites de nuestro conocimiento sobre la vida se echan por tierra y la ciencia de la biología se expande, el número de especies disminuye. Para la gente que ha dedicado su vida al estudio del planeta, la ironía es cruel. En respuesta, muchos estudiantes citan una tercera razón para convertirse en biólogos: aprender a preservar la biodiversidad. Ese es el enfoque de este capítulo.

Empecemos adquiriendo una mejor compresión de qué es la biodiversidad y cómo se cuantifica y analiza la diversidad de la vida. La Sección 55.2 explora los datos en los lugares en los que la biodiversidad es mayor. La segunda mitad de este capítulo se centra en los esfuerzos para conservar la biodiversidad. La Sección 55.3 profundiza en los datos sobre el grado y motivos de la extinción, y la Sección 55.4 se centra en los esfuerzos por prevenir la extinción, comenzando por los motivos que la inducen y deberían alertarnos. Como biólogos, ¿qué motivos podríamos tener para la conservación de las especies? ¿Son estos motivos lo suficientemente convincentes para influir a los urbanistas, granjeros, pescadores, leñadores, mineros u otros cuyas vidas se ven directamente afectadas por los esfuerzos de conservación?

Los biólogos que se preocupan por la conservación se dan cuenta de que, para ser efectiva, tienen que hacer más que recopilar y analizar datos de las especies y comunidades amenazadas. También deben tener respaldo económico y político. Un biólogo de la conservación es parecido a un médico que procura la recuperación de un paciente enfermo grave. El éxito exige más que habilidades clínicas para realizar el diagnóstico correcto y recetar medicamentos; se necesita empatía con la persona afectada, la habilidad de gestionar los costes y la aplicación del tratamiento, y una colaboración con otros profesionales para alcanzar su objetivo. La biología de la conservación es un campo exigente.

55.1 ¿Qué es la biodiversidad?

Quizás la manera más fácil de pensar en la biodiversidad es en términos del árbol de la vida (el árbol filogenético de todos los organismos, presentado en el Capítulo 1 y explorado en detalle entre los Capítulos 28 y 35). Si finalmente un biólogo es capaz de calcular por completo el árbol de la vida, usando las técnicas repasadas en el Capítulo 27, las ramas representarían todos los linajes de los organismos que viven hoy y las puntas representarían todas las especies.

Cuando la biodiversidad se incrementa, se añaden ramas y puntas y el árbol de la vida se vuelve más frondoso. Cuando ocurre la extinción, se retiran puntas y probablemente ramas; el árbol de la vida se vuelve más escaso.

Se están realizando esfuerzos internacionalespara calcular el árbol filogénico de las ramas principales del árbol de la vida, incluyendo hongos, algas y plantas terrestres. Estos y otros esfuerzos para calcular las filogenias están produciendo una imagen cada vez mejor de las relaciones entre linajes y especies, y una comprensión más clara de la influencia de la extinción en la biodiversidad. Pero aunque el árbol de la vida es una manera convincente de documentar la biodiversidad, no cuenta toda la historia.

La biodiversidad puede medirse y analizarse en distintos niveles

Para adquirir una compresión precisa de la diversidad de la vida, los biólogos reconocen y analizan la biodiversidad en tres niveles:

1. La **diversidad genética** es la información genética contenida dentro de todos los individuos de una especie y se mide como el número y la frecuencia relativa de todos los alelos presentes en una especie. Ya que no hay dos miembros de la misma especie que sean genéticamente idénticos, cada especie es un depósito de una inmensa variedad de alelos. En este nivel, la biodiversidad está en todo tu entorno, desde la variedad de manzanas del mercado hasta la diversidad de la coloración y la habilidad de canto de los cuervos en tu jardín. El **Cuadro 55.1** detalla las innovaciones técnicas recientes que están permitiendo que los biólogos documenten la diversidad genética a gran escala.
2. La **diversidad de especies** se basa en la variedad de especies de la Tierra. Recuerda del Capítulo 53 que, en la práctica, la diversidad de especies se mide cuantificando el número y la frecuencia relativa de especies en una región particular. Sin embargo, hay un aspecto adicional de la diversidad de espe-

CUADRO 55.1 Secuenciación medioambiental: nuevo acercamiento para cuantificar la diversidad genética

Cuando las primeras técnicas para analizar los genes y proteínas se pusieron a disposición en la década de 1960, los biólogos comenzaron inmediatamente a cuantificar el nivel de biodiversidad genética dentro de las especies. El acercamiento básico fue recopilar muestras de tejido de muchos individuos dentro de una población o especie, aislar las proteínas o el DNA de las muestras, y documentar cuántos alelos diferentes existían en un gen determinado o conjunto de genes. Con algunas excepciones notables, la conclusión de ese estudio era que la mayoría de especies contenían un nivel importante de diversidad de alelos. Este fue un resultado importante, porque indicó que los cambios en la selección natural u otros procesos evolutivos podrían provocar cambios importantes en la frecuencia de los alelos existentes, y de esa forma una rápida respuesta evolutiva a los cambios medioambientales. También está demostrado que la extinción de una especie significa que se pierden muchos alelos únicos.

Los trabajos recientes sobre la diversidad genética se han centrado en el estudio de comunidades enteras o ecosistemas más que en las poblaciones de individuos o especies. Las investigaciones sobre las bacterias del mar Sargazo facilitan un buen ejemplo de este acercamiento. El mar Sargazo está en el Caribe, cerca de las Bahamas. Ya que es excepcionalmente más pobre en nutrientes y especies, está considerado uno de los mayores desiertos oceánicos en términos de biodiversidad. El mar Sargazo es un ecosistema atractivo para el estudio por una razón: los biólogos suelen empezar por el estudio de ecosistemas simples antes de que progresen a situaciones más complejas.

Para inventariar la completa variedad de genes bacterianos presentes, el equipo de investigación recopiló células de diferentes profundidades y ubicaciones. El equipo aisló DNA de las muestras y las secuenció usando las técnicas presentadas en el Capítulo 20. Llamaron al trabajo **secuenciación experimental,** porque su objetivo era analizar todos los genes presentes en un ecosistema. Después de analizar más de un billón de pares básicos, el equipo concluyó que estaban presentes al menos 1800 especies de bacterias, de las cuales 148 no se habían descubierto anteriormente. También identificaron más de 1,2 millones de alelos que nunca antes habían sido caracterizados.

El resultado sugiere que existe una gran diversidad genética incluso en el ecosistema más simple de la Tierra. Para entender por qué es importante, considera que los investigdores descubrieron más de 780 alelos bacterianos nuevos que codifican proteínas similares a las moléculas de rodopsina que hay en nuestros ojos. Al igual que la redopsina, ¿funcionan estas proteínas como receptores de luz? ¿O absorben la energía de la luz y la usan para bombear protones fuera de las células, estableciendo un gradiente de protones que puede llevar a la síntesis de ATP y mantener vivo el organismo? Nadie lo sabe todavía. Los nuevos hallazgos despiertan nuevas preguntas.

cies que los biólogos llaman diversidad de taxonomía, y que documentan estimando las filogenias. Además de comprender el número y la frecuencia relativa de especies terrestres, los investigadores también quieren conocer su relación evolutiva. Por ejemplo, algunos linajes del árbol de la vida son muy ricos en especies. Ejemplos destacados incluyen los cíclidos africanos, presentados en el Capítulo 27, y las 35.000 especies de orquídeas. Por el contrario, otros linajes están representados por una sola especie (**Figura 55.1**). Algunos biólogos argumentan que es especialmente importante preservar las poblaciones de especies pobres en linajes, porque son las últimas representantes de sus linajes. Si esas poblaciones se extinguen, se perdería un linaje entero para siempre.

3. La **diversidad de ecosistemas** es la variedad de comunidades bióticas en una región junto con los componentes abióticos, como el suelo, los nutrientes y el agua. La diversidad de los ecosistemas es más difícil de definir y medir que la diversidad genética o de especies, porque los ecosistemas no tienen fronteras cerradas. Recuerda del Capítulo 54 que los ecosistemas son ensamblajes complejos y dinámicos de organismos que interactúan entre sí y con su medio abiótico. Los intentos de medir la diversidad de los ecosistemas se centran en el cálculo de la variedad de comunidades bióticas en una región, junto con la variación de las condiciones físicas presentes. Por ejemplo, las zonas cercanas a estuarios suelen presentar gran diversidad de ecosistemas debido a la combinación de hábitats de ríos, humedales, neríticos, intermareales y de meseta (véase Capítulo 50). Cuando se draga o llena un estuario la biodiversidad se ve afectada en tres niveles: la diversidad genética y de especies cambia debido a la diferencia del número y tipo de especies de individuos presentes, y la diversidad del ecosistema se altera por el cambio de las condiciones abióticas.

La biodiversidad puede reconocerse y cuantificar en distintos niveles, pero también es dinámica. Las mutaciones que crean nuevos alelos incrementan la diversidad genética; la selección natural, la deriva genética y el flujo genético pueden eliminar ciertos alelos o cambiar su frecuencia, lo que lleva a un incremento o disminución de la diversidad genética general. La evolución de las especies incrementa la diversidad; la extinción la disminuye. Los cambios en el clima y otras condiciones físicas pueden derivar en la formación de nuevos ecosistemas, así como la evolución de nuevas especies que interactúan de formas nuevas. Las alteraciones como las erupciones volcánicas, las actividades humanas y la glaciación pueden destruir ecosistemas.

La biodiversidad no es estática. Ha cambiado desde el principio de la vida en la Tierra.

FIGURA 55.1 Distintas especies filogenéticas pueden ser objetivos potenciales de la conservación. Los pandas rojos y los delfines del río Yangtsé tienen pocos parientes y representan distintas ramas del árbol de la vida. Si las medidas de conservación intentan preservar la diversidad taxonómica, estas especies podrían ser una gran prioridad de la preservación. Por desgracia, los esfuerzos de preservación para los delfines del río Yangtsé son pocos y llegan tarde esta especie está ahora técnicamente extinguida (quedan muy pocos individuos para criar y sostener la población).

¿Cuántas especies viven actualmente?

Una de las preguntas más simples sobre la biodiversidad es también una de las más difíciles de responder. ¿Cuántas especies hay en la Tierra? Se desconoce la respuesta. Dado el esfuerzo masivo que llevaría documentar cada forma de vida en la Tierra, probablemente nunca se conozca la respuesta.

Sin embargo, los biólogos son conscientes de que los 1,5 millones de especies catalogados hasta la fecha representan una fracción diminuta del número que realmente existe. El Capítulo 31, por ejemplo, resaltó que una media de 6 especies micóticas viven en cada especie de planta. Ya que se han descrito más de 300.000 especies de plantas, basándose en la ratio de hongos:plantas de 6:1, un conservador sugiere que existen 1,65 millones de especies de hongos, aunque solo se han descrito 80.000. El estudio es mucho más profundo en linajes poco estudiados como las bacterias y las arqueas, donde los investigadores suelen descubrir docenas de cientos de especies descono-

cidas con cada nueva secuenciación directa o estudio de secuenciación medioambiental (véanse Capítulo 28 y Cuadro 55.1). Por ejemplo, un estudio de secuenciación directa reciente estimó que en la boca del ser humano viven más de 500 especies de bacterias, aunque solo se han descrito o puesto nombre a la mitad. Incluso en grupos bien estudiados como las aves y los mamíferos, cada año se descubren nuevas especies.

Dado que solo se ha descubierto una parte de los organismos vivos, ¿cómo pueden los biólogos estimar el número total de especies de la Tierra? Se han usado dos acercamientos generales. Uno se basa en el estudio intensivo de grupos de especies en sitios pequeños. El segundo se basa en los intentos de identificar todas las especies presentes de una región particular.

Estudio específico de taxón Terry Erwin y J. C. Scott publicaron un estudio clásico sobre la diversidad de especies de un solo taxón. Comenzaron estimando el número de especies de insectos que viven en el dosel de un solo árbol tropical (**Figura 55.2**). Después de usar un *spray* insecticida para que los insectos de la copa del árbol *Luehea seemannii* cayeran al suelo, identificaron más de 900 especies de escarabajos entre los individuos que cayeron. La mayoría de estos individuos eran nuevos para la ciencia.

Para utilizar los datos como indicadores de la diversidad global de especies de artrópodos, Erwin y Scott usaron la siguiente secuencia lógica: basándose en trabajos anteriores con insectos presentes en esta especie de árbol, estimaron que 160 de las 900 especies de escarabajos habitaban solo en *L. seemannii*.

FIGURA 55.2 La estimación de la riqueza de especies a través del muestreo intensivo local. Una pequeña muestra de los insectos recolectados de un solo árbol en la selva amazónica.

En el mundo entero los escarabajos representan alrededor del 40 por ciento de todos los artrópodos conocidos. Así, era razonable sugerir que 400 especies de artrópodos viven solo en las copas de *Luehea seemannii*. Añadiendo una estimación de la especialización de artrópodos al tronco y raíces de este árbol, Erwin predijo que albergaba hasta 600 especies de artrópodos. Si cada una de las 50.000 especies de árboles tropicales acoge el mismo número de artrópodos, el número de especies de artrópodos mundial excede los 30 millones. Basándose en tales estudios, los biólogos estiman que existen al menos 10 millones, y probablemente hasta 100 millones, de especies en la actualidad.

Estudios más recientes de un solo taxón han muestreado mayores áreas geográficas. Por ejemplo, Philippe Bouchet y sus colaboradores realizaron un estudio masivo de los moluscos marinos en los arrecifes de coral a lo largo de la costa oeste de Nueva Caledonia, una isla tropical del suroeste del océano Pacífico. El equipo pasó más de un año recolectando moluscos de 42 lugares en una superficie de más de 300 km^2. El estudio representó el esfuerzo más minucioso de muestreo jamás realizado para determinar la diversidad de especies de moluscos, y produjo más de 127.000 individuos que representaban 2.738 especies.

Estas cifras exceden la diversidad de moluscos registrada para cualquier superficie comparable en tamaño. El total de especies fue entre 2 y 3 veces el número total de especies de moluscos que se habían registrado en hábitats similares de la región. Redactando sus descubrimientos, los biólogos registraron que el 20 por ciento de las especies encontradas estaban representadas por un solo espécimen. Esta observación sugiere que muchas especies son cada vez más raras y por consiguiente más susceptibles de olvidarse en trabajos de muestreo menos intensivos.

Cuando los investigadores compararon sus datos con los estudios en progreso en un segundo emplazamiento, distinto en la estructura del arrecife pero solo a 200 km del primer lugar de estudio, descubrieron que solo el 36 por ciento de las especies se encontraban en ambos enclaves. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la biodiversidad global de los moluscos, que actualmente se piensa que consta de unas 93.000 especies, está subestimada.

Estudios de todos los taxones El primer esfuerzo para encontrar y catalogar todas las especies presentes en una gran superficie está en curso en el Parque Nacional Great Smoky Mountains, en el sureste de EE.UU. (**Figura 55.3**). Un consorcio de organizaciones de biólogos, voluntarios e investigadores iniciaron este estudio de todos los taxones en 1999. Hasta la fecha, el estudio ha descubierto más de 650 especies que son nuevas para la ciencia y más de 4.650 especies que nunca se habían encontrado en el parque. Cuando el inventario esté completo, en 2015, los biólogos tendrán una base de datos mejor para usar en la estimación del alcance de la biodiversidad mundial.

(a) Parque Nacional Great Smoky Mountains.

(b) Trabajadores de un estudio de todos los taxones evalúan los organismos de una muestra.

FIGURA 55.3 El primer estudio de todos los taxones está en curso. El primer intento de documentar cada especie que viva en un área determinada está en curso en el Parque Nacional Great Smoky Mountains, a lo largo de la frontera entre Tennessee y Carolina del Norte.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los biólogos documentan la biodiversidad a un nivel genético, de especies y de ecosistemas.

Deberías ser capaz de...

Llevar a cabo un estudio que cuantificase los niveles de diversidad genética, de especies y de ecosistemas de tu campus.

55.2 ¿Dónde es mayor la biodiversidad?

Si la documentación del alcance de la diversidad genética, de especies y ecosistemas es el objetivo esencial de la investigación sobre la biodiversidad, entonces el segundo objetivo más importante es la comprensión de su distribución geográfica: en la mayoría de los grupos taxonómicos, la riqueza de especies es mayor en los trópicos, y disminuye hacia los polos. Las selvas tropicales son especialmente ricas en especies. Aunque representan solo el 7 por ciento de la superficie terrestre del globo, se cree que contienen al menos el 50 por ciento de todas las especies existentes. Como señaló el Capítulo 53, la comprensión de por qué las selvas tropicales son tan ricas en especies y por qué se da un gradiente latitudinal es una de las áreas más activas de investigación en la ecología de comunidades y la biodiversidad.

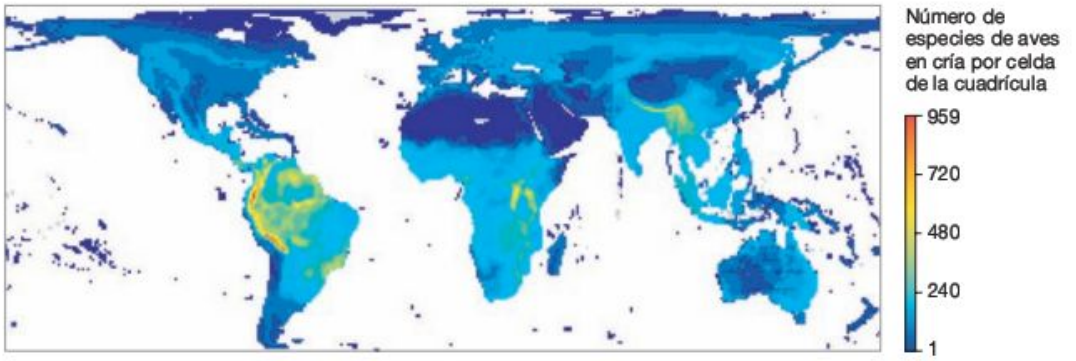
Sin embargo, los biólogos también han estado trabajando para entender la distribución de la riqueza de especies a escalas espaciales más precisas. Por ejemplo, el mapa de la **Figura 55.4a** se construyó dividiendo las masas terrestres mundiales en una rejilla de celdas de 1° de latitud por 1° de longitud. En los trópicos, esto se traduce en rectángulos de aproximadamente 111 km por 111 km; ya que las líneas convergen en los polos, los rectángulos son de unos 111 km por 55 km a 60° de latitud. Usando los datos publicados, los investigadores trazaron el número de especies de aves de cría en cada celda de la rejilla. Estos datos son coherentes con el gradiente latitudinal de la riqueza de especies, pero indican que en algunas áreas de los trópicos hay muchas más especies que en otras. Los biólogos usan el término **punto crítico** para este concepto. En términos de riqueza de aves, los Andes, la cuenca del Amazonas y partes del este africano y suroeste chino son importantes puntos críticos.

Los investigadores también se han interesado en especial por la comprensión de las regiones del mundo en las que hay una alta proporción de **especies endémicas,** es decir, especies que se encuentran exclusivamente en una región. La **Figura 55.4b** ubica la localización de especies de aves endémicas, basándose en las mismas celdas y datos que el mapa de la riqueza de especies de la Figura 55.4a.

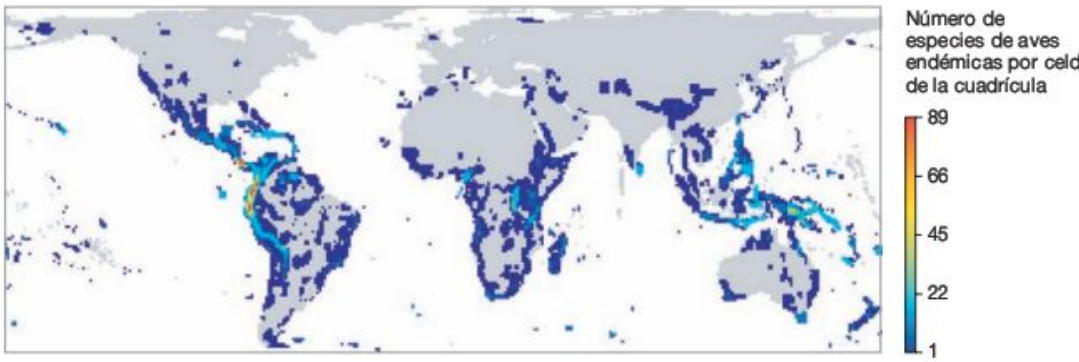
La localización de los puntos críticos de riqueza de especies y el centro de endemismo pueden inspirar preguntas interesantes, y esfuerzos por comprender por qué ciertas regiones contienen muchas especies o una gran proporción de taxones. Pero además, los biólogos estudian la distribución geográfica de la biodiversidad como una forma de centrarse en los esfuerzos de conservación. Por ejemplo, en el año 2000 un equipo se propuso identificar las regiones del mundo que cumplían dos criterios: (1) contenían al menos 1.500 especies endémicas, y (2) se había perdido al menos el 70 por ciento de su vegetación tradicional o primaria. El objetivo del estudio era identificar las regiones del mundo que tienen una necesidad más urgente de actividades de conservación, áreas donde los esfuerzos para preservar el hábitat necesitarían una mayor inversión. La idea era que los esfuerzos para proteger una diversidad de productores primarios garantizaría la protección de una gran variedad de consumidores primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios.

Las 25 regiones que cumplían los dos criterios de «puntos críticos de conservación» se muestran en la **Figura 55.4c.** Aunque estas áreas representan solo el 1,4 por ciento de la superficie terrestre del globo, contienen el 44 por ciento de todas las especies de plantas y el 35 por ciento de todas las especies de vertebrados. También es importante destacar que las regiones clave con mayor diversidad de especies vegetales, en especial las selvas del Amazonas, la cuenca del río del Congo y Nueva Guinea, no están incluidas como puntos críticos de conservación, porque todavía no han perdido el 70 por ciento de su vegetación primaria. La protección efectiva de estas áreas junto con los puntos críticos definidos en el mapa facilitarían la protec-

(a) Puntos críticos en términos de riqueza de especies de aves.



(b) Puntos críticos en términos de especies endémicas de aves.



(c) Puntos críticos en términos de alta proporción de plantas endémicas y amenaza alta.

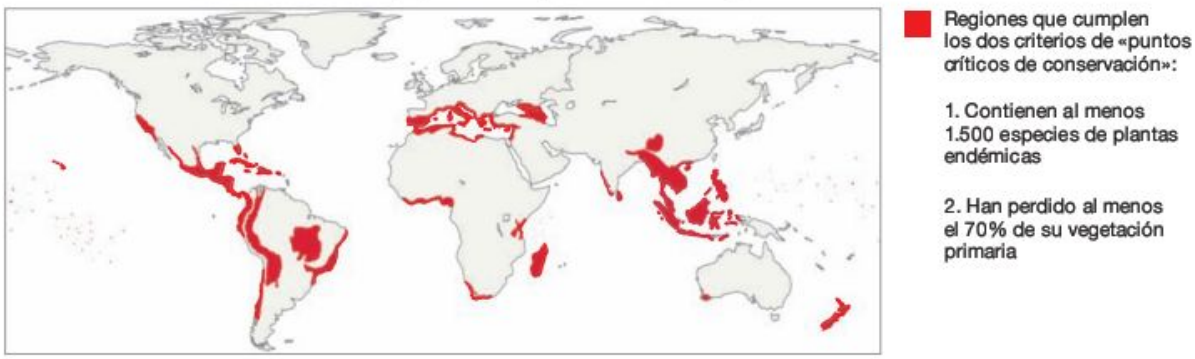


FIGURA 55.4 Los puntos críticos de conservación pueden definirse de diferentes formas. Los mapas de **(a)** y **(b)** se basan en una cuadrícula de 1° de longitud por 1° de latitud. Las áreas mostradas en rojo en **(c)** han perdido el 70 por ciento de su vegetación original y contienen una gran diversidad de especies de plantas vasculares.

PREGUNTA Supongamos que ibas a diseñar superficies naturales centradas en la preservación de las especies de aves. ¿Qué áreas de los tres mapas cumplen los términos de prioridad de conservación? ¿Cuáles son conflictivas?

ción del 60 por ciento de todas las plantas terrestres en tan solo el 5 por ciento de la superficie terrestre.

Este análisis es una introducción a los estudios sobre la biodiversidad, campo conocido como biología de la conservación. Para comprender la importancia de los datos de la Figura 55.4 necesitamos explorar dos cosas en profundidad: ¿por qué hay tantas especies amenazadas por la aniquilación y por qué deberíamos hacer algo al respecto? Consideremos cada tema a por separado.

55.3 Amenazas a la biodiversidad

Ninguna especie dura para siempre. El cambio climático, las enfermedades, la competencia de especies recién llegadas y las alteraciones del hábitat son procesos naturales. Han estado sucediéndose desde que empezó la vida.

La extinción, como la muerte, es una consecuencia de la vida. Si la extinción es natural, ¿por qué los biólogos están

tan comprometidos con la conservación de los hábitats y la conservación de las especies? La respuesta es la tasa. Hoy en día las especies están desapareciendo más rápido que en prácticamente cualquier otra época de la historia de la Tierra. Las modernas tasas de extinción son entre 100 y 1.000 veces mayores que la tasa media o los «antecedentes» registrados en la historia fósil durante los 550 últimos años.

Las extinciones actuales están provocadas por la demanda de rápido crecimiento de la población humana, que está incrementándose actualmente en unos 77 millones de personas al año. Si las tendencias presentes en el crecimiento de la población humana continúan, tendrá lugar una extinción masiva de la escala de los acontecimientos descritos en el Capítulo 27. La gran mayoría de los biólogos afirman que la sexta extinción en masa de la historia de la vida multicelular está en camino. Entre el momento en el que leas esto y el momento en el que crezcan tus bisnietos, los impactos del hombre en el planeta prometen igualar o exceder los del asteroide gigante que chocó contra la Tierra hace 65 millones de años. Sin embargo, cabe destacar que los impactos del ser humano sobre la biodiversidad no son un fenómeno nuevo.

La influencia del ser humano en la biodiversidad a lo largo de la historia

A lo largo de la historia, los seres humanos no tienen buenos antecedentes de conservación de recursos y protección de especies. Por ejemplo, las investigaciones recientes de las aves fosilizadas encontradas en islas del sur del Pacífico sugieren que alrededor de 2.000 especies de aves fueron devastadas a medida que la gente colonizó esa región hacia el año 1200 d.C. Muchas de esas extinciones se debían a la depredación de seres humanos, ratas, cerdos y otros animales introducidos por el hombre.

Incluso los seres humanos tienen un historial pobre de preservación de las especies de las que depende su supervivencia. Para comprender esto, considera los datos de la isla más oriental de sur del Pacífico, la Isla de Pascua (**Figura 55.5**). Cuando los exploradores europeos llegaron a la Isla de Pascua en 1722, allí vivían unas 1.000 personas. La isla carecía de árboles y poseía unas estatuas monolíticas gigantes. Los investigadores que analizaron las muestras de polen enterradas y recogidas en los pantanos de la isla revelaron que una vez estuvo cubierta de un bosque exuberante dominado por palmeras. Una rápida disminución del polen del árbol coincidió con la llegada de los primeros colonizadores.

Las primeras extracciones de fósiles confirmaron que, al mismo tiempo, la fauna de la isla sufrió cambios drásticos. En la acumulación de desperdicios humanos más antigua excavada por biólogos, eran abundantes los huesos de delfines, aves marítimas y terrestres. Pero estas especies desaparecieron del historial fósil hacia el año 1300 d.C., aproximadamente cuando se completó la deforestación.

Jared Diamond interpretó estos datos como la evidencia de un desastre ecológico. Bajo su punto de vista, la gente que llegó encontró una isla tropical exuberante que rebosaba de recursos naturales. La población humana prosperó y la gente

FIGURA 55.5 En la Isla de Pascua, el declive social coincidió con el agotamiento de los recursos naturales. La Isla de Pascua fue una de las islas del pacífico colonizadas más tardíamente por los seres humanos. La prosperidad que facilitaba el arte mostrado en el recuadro se basaba en los recursos que fueron sobreexplotados.

tuvo el tiempo libre y los recursos necesarios para esculpir los monolitos gigantes y colocarlos en su sito con la ayuda de troncos de palmera. Pero tras la deforestación y el comienzo de la extinción local, el sistema se colapsó. Sin troncos de palmera para hacer canoas, los nativos de la Isla de Pascua pescaban menos y cazaban menos delfines. La erosión del suelo puede haber interrumpido la productividad de las plantaciones de plátanos y patata dulce. La población se fue a la quiebra, y las grandes estatuas cayeron.

Amenazas actuales de la biodiversidad

La mayoría de las extinciones que han ocurrido durante los últimos 1.000 años tuvieron lugar en islas, y tenían su raíz en la caza excesiva o en la introducción de **especies exóticas** (competidores foráneos, enfermedades o depredadores). Aunque a comienzos del siglo XX la situación empezó a cambiar. Las **especies en peligro,** que se extinguirán a menos que se pongan en marcha programas de conservación efectivos, son más susceptibles de vivir en continentes que en islas. Además, la destrucción de hábitats ha reemplazado la caza excesiva y la introducción de especies como amenazas principales de tales especies.

La **Figura 55.6** muestra los resultados de un análisis reciente de las causas de que 488 especies autóctonas de Canadá estén en peligro. Varios patrones se infieren de los datos:

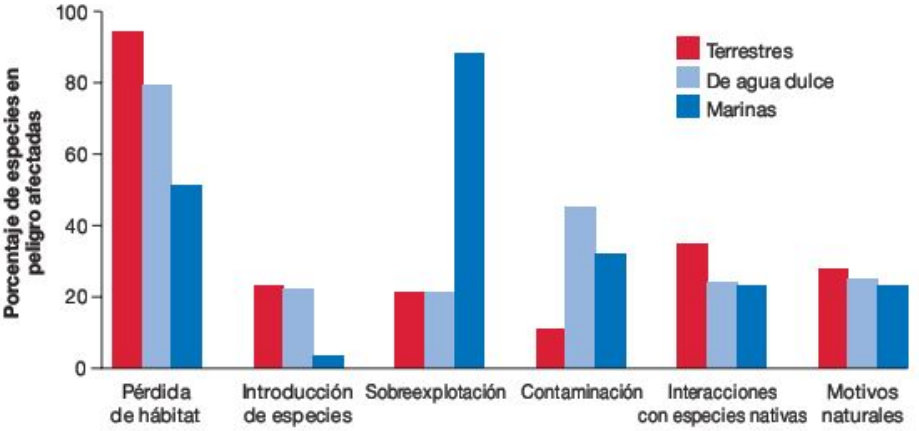


FIGURA 55.6 Los peligros tienen su origen en múltiples factores. Estos datos pertenecen a Canadá.

PREGUNTA ¿Por qué los datos para las especies terrestres, de agua dulce y marinas suman más del 100 por ciento cada una?

- Prácticamente todas las especies en peligro se ven afectadas por más de un factor. Esto es importante porque significa que la biología de la conservación puede tener que solucionar más de un problema para recuperar cualquier especie.
- La pérdida de hábitats es el factor más importante en el declive de estas especies. Es una cuestión importante para el 90 por ciento de las especies en peligro en los medios terrestres.
- La recolección excesiva es el problema dominante de las especies marinas, mientras que la contaminación lo es para las especies de agua dulce.
- Los factores bajo el control humano pueden ser importantes. Estos incluyen la depredación o la competición con las especies autóctonas, las alteraciones naturales como fuegos o sequías, o el hecho de que algunas especies tienen nichos estrechos y han sido históricamente raras. Dicho de otra forma, los antecedentes de extinción continuarán.

¿Son estas conclusiones válidas para otras partes del mundo? Aunque las especies invasoras son un problema más importante en algunas regiones (**Figura 55.7,** véase también Capítulo 50), la mayoría de los análisis completados hasta la fecha son bastante coherentes con los datos de Canadá. Por ejemplo, la sobreexplotación es un asunto grave para las piscifactorías marinas de todo el mundo. Dos tercios de las especies que se pueden pescar se consideran actualmente explotadas por completo o agotadas, y un estudio reciente sobre la industria mundial pesquera concluyó que el 90 por ciento de los peces grandes que viven en los fondos marinos o en mar abierto han sido retirados de los océanos. Las especies afectadas incluyen el atún, el pez espada, el bacalao y las platijas. La caza excesiva también ha salido recientemente a la luz como amenaza funesta para muchas poblaciones africanas de mamíferos (**Figura 55.8**). Los biólogos ven los cambios en el hábitat provocados por el calentamiento global, ya implicado en la extinción de decenas de cientos de anfibios, como una amenaza suficientemente seria como para merecer un control

(a) Las especies invasoras incrementan la **competencia.**

La arroyuela está desplazando los organismos nativos en las marismas de Norteamérica.

(b) Las especies invasoras introducen **enfermedades.**

Un hongo invasor ha acabado prácticamente con el castaño americano.

(c) Las especies invasoras incrementan la **depredación.**

La serpiente arborícola parda ha extinguido docenas de especies de aves en Guam.

FIGURA 55.7 Las especies invasoras son destructivas. En muchas partes del mundo, las especies invasoras están siendo la causa de poner en peligro de extinción a otras especies. [Fotografía (b) © Gary Braasch].

FIGURA 55.8 La caza excesiva continúa siendo un problema en algunas regiones. El reciente crecimiento del mercado de «carne de lemúridos» ha devastado muchas poblaciones de primates y otros mamíferos en África. La sobrepesca es también una causa principal de peligro para las especies marinas de todo el mundo (véase Figura 55.6).

FIGURA 55.9 La suburbanización es una causa principal de pérdida de hábitats en Norteamérica.

más cercano. Dado el número de especies y ecosistemas afectados, la alteración humana de los hábitats naturales es hoy en día la causa principal de que la biodiversidad disminuya en todo el mundo, como lo hace en Canadá.

Destrucción de hábitats Los seres humanos provocan la **destrucción de hábitats** por la explotación forestal y la quema de bosque, el daño a los ríos, la draga o el llenado de estuarios y humedales, el arado de praderas, el pastoreo, la minería, y la construcción derivada del desarrollo urbanístico, de campos de golf, centros comerciales, complejos empresariales, aeropuertos y carreteras (**Figura 55.9**).

A escala mundial, uno de los tipos más importantes de destrucción de hábitats es la deforestación, en especial, la conversión de los bosques primarios en campos de cultivo y asentamientos humanos. Para apreciar el alcance de la deforestación en algunas regiones, considera las imágenes del satélite de la selva tropical de Rondônia (Brasil) que fueron tomadas en 1975 y 2001 (**Figura 55.10**). Los análisis de las fotos del satélite como estas han mostrado que cada año de la década de 1990 se deforestaron hasta 3 millones de hectáreas en el Amazonas.

Análisis más recientes sugieren que la tasa mundial de deforestación se ha ralentizado en comparación con los repuntes de la década de 1990. Los últimos informes de la FAO, publicados en 2005, declaran que los bosques del mundo experimentaron una pérdida neta de 7,3 millones de ha/año ente 2000 y 2005, lo que supone una tasa inferior a la media de 8,9 millones de ha/año registrada durante la década anterior. Aunque la mayoría de los de la conservacións acogieron este informe como una buena noticia, también recomiendan cautela. Las pérdidas netas cayeron debido a la repoblación extensiva de bosques en China, Norteamérica y Europa, aunque se perdieron más de 8 millones de ha/año de bosque primario en Sudamérica y África desde 2000 hasta 2005. La pérdida de bosques en Sudamérica y África es especialmente importante porque afecta a los puntos críticos de biodiversidad.

(a) La devastación de la deforestación.

(b) Vista de satélite de la deforestación en Rondônia, Brasil.

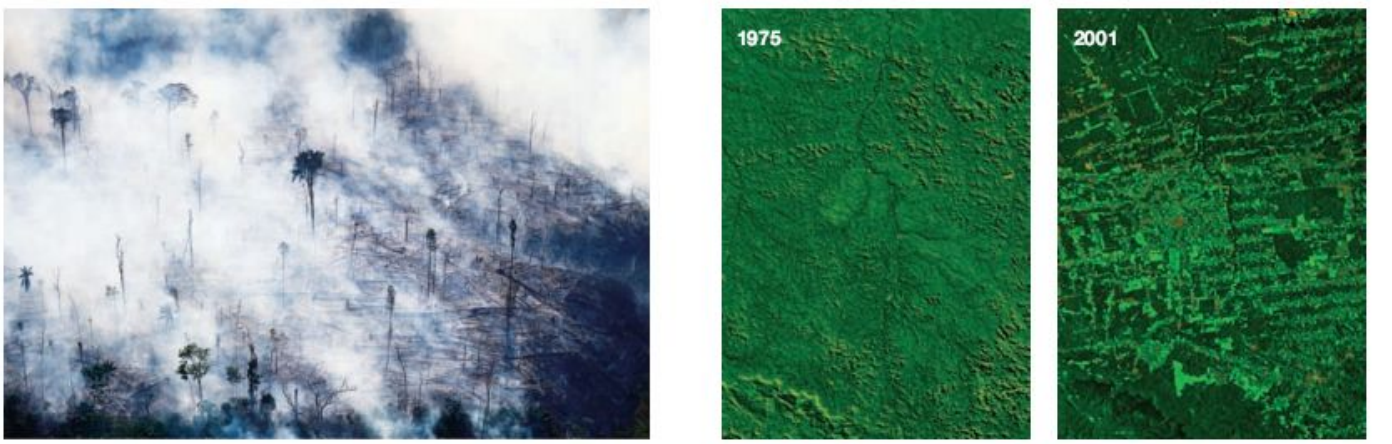


FIGURA 55.10 Las tasas de deforestación en las selvas tropicales se están acercando al 1 por ciento anual. Las fotografías del satélite del apartado (b) muestran el alcance de la deforestación en Rondônia, Brasil, en menos de 30 años. Las zonas en verde oscuro son bosque intacto, mientras que las zonas más claras se han quemado o explotado forestalmente y han sido convertidas en campos agrícolas y pastos.

Fragmentación de hábitats Además de destrozar las superficies naturales por completo, las actividades humanas fragmentan grandes superficies contiguas de hábitat natural en pequeñas partes aisladas. La **fragmentación de hábitats** concierne a los biólogos por varias razones:

1. Puede reducir los hábitats hasta un tamaño demasiado pequeño para mantener algunas especies. Esto es especialmente válido para los depredadores clave como los pumas, osos pardos, y el atún azul, que necesitan amplios espacios naturales en los que alimentarse, encontrar pareja y reproducirse con éxito.
2. Con la creación de islas de hábitat en un mar de parajes dominados por el hombre, la fragmentación reduce la capacidad de los individuos para dispersarse de un hábitat a otro. En efecto, la fragmentación está forzando a muchas especies a adoptar una estructura metapoblacional (véase Capítulo 52). Las poblaciones pequeñas y aisladas que componen una metapoblación son mucho más susceptibles de ser arrasadas por tormentas, brotes de enfermedades o eventos catastróficos que las poblaciones grandes. También pueden sufrir depresiones endogámicas y pérdida aleatoria de alelos debido a la deriva genética (véase **Cuadro 55.2**).
3. La fragmentación crea grandes cantidades de «orillas» de hábitat. Las orillas de los hábitats intactos son objeto de la invasión de hierbajos y están expuestas a una luz solar más intensa y al viento, donde se crean condiciones difíciles para las plantas.

El declive de las cualidades del hábitat provocado por la fragmentación está siendo documentado en experimentos a largo plazo en las selvas tropicales. En una zona cerca de Manaus, Brasil, que comenzó a deforestarse, un grupo de investigación diseñó 66 cuadrados experimentales, solares de una hectárea, que conservaron la vegetación. De ellos, 39 se ubicaron en fragmentos diseñados para contener 1, 10 o 100 hectáreas de bosque intacto. Se colocaron cerca 27 de los solares, en un bosque continuo. Como muestra el apartado «Diseño del experimento» de la **Figura 55.11,** la distribución de los solares de estudio permitió que el equipo de investigación controlara los cambios dentro de los fragmentos de bosque de diferentes tamaños y comparar a estos cambios con las condiciones del bosque sin fragmentar.

Cuando el grupo de investigación estudió los solares al menos 10 años después de la tala inicial, registraron dos efectos predominantes: una rápida pérdida de la diversidad de especies, especialmente en los fragmentos menores, y una alarmante caída de la **biomasa,** o la cantidad total de carbono fijado, en los solares de estudio localizados cerca de las orillas de los fragmentos explotados forestalmente. En las selvas tropicales, la mayoría de la biomasa está concentrada en grandes árboles. Las orillas de los solares experimentales contenían árboles caídos o al borde de la muerte. Basándose en esta observación, los investigadores dedujeron que la disminución de la biomasa ocurrió debido a que grandes árboles cercanos a las orillas de los fragmentos murieron por exposición a fuertes vientos y condiciones secas. El trabajo de seguimiento mostró que en las orillas de los hábitats y en las parcelas frag-

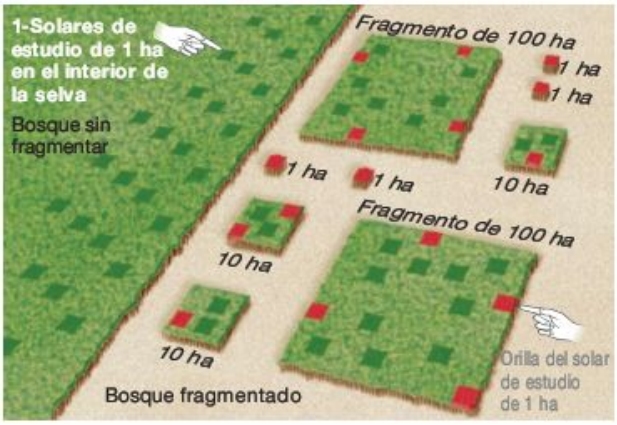
Experimento

Pregunta: ¿Cómo afecta la fragmentación a la calidad de los hábitats de selva tropical?

Hipótesis: La fragmentación reduce la calidad del hábitat de las selvas.

Hipótesis nula: La fragmentación no tiene ningún efecto en la calidad del hábitat de las selvas.

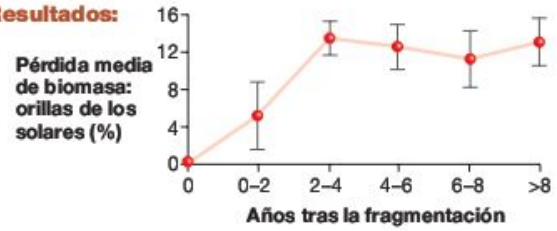
Diseño del experimento:



Predicción: La diversidad de especies y biomasa declinará en los fragmentos de selva en comparación con las partes interiores del bosque, en particular en las orillas de los fragmentos.

Predicción de la hipótesis nula: La diversidad de especies y biomasa será la misma dentro y fuera de la selva y en las orillas del hábitat.

Resultados:



Conclusión: La biomasa declina mucho en las orillas de los fragmentos de selva. Para interpretar este resultado, se establece la hipótesis de que los árboles grandes cerca de las orillas del bosque tienden a morir.

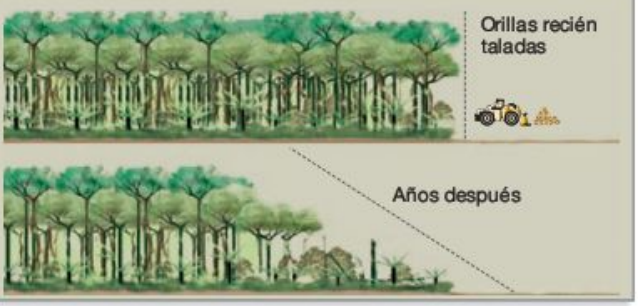


FIGURA 55.11 Evidencia experimental de los efectos de las orillas en selvas fragmentadas. Los investigadores rastrearon 66 solares entre fragmentos de 1 ha, tres fragmentos de 10 ha y dos fragmentos de 100 ha.

CUADRO 55.2 Introducción a la genética de la conservación

Los análisis presentados en los Capítulos 24 y 25 destacaron las cuatro fuerzas evolutivas (selección natural, deriva genética, flujo genético y mutación) que afectan a la frecuencia de los alelos y provocan la evolución. Además, la depresión endogámica y otras formas de apareamiento no aleatorias cambian las frecuencias de los genotipos. Los biólogos de la conservación se han interesado especialmente en cómo afecta este proceso a las poblaciones pequeñas y en peligro.

Varias décadas de estudios de observación y experimentales sobre la genética de la conservación aportan las siguientes conclusiones:

- Cuando las poblaciones se fragmentan en una estructura metapoblacional, el flujo genético entre grupos aislados se merma o elimina. Puede que recuerdes del Capítulo 25 que el principal impacto del flujo genético entre poblaciones es homogenizarlos genéticamente. Cuando el flujo genético se reduce, las poblaciones aisladas empiezan a diferenciarse.
- La deriva genética es mucho más pronunciada en poblaciones pequeñas que en poblaciones grandes. El Capítulo 25 presentó teorías y experimentos sobre el principal impacto de la deriva: ya que lleva a la pérdida aleatoria de fijación de alelos, la deriva reduce la variación genética de las poblaciones. La pérdida de variación genética se ha documentado en una gran variedad de especies en peligro y otras poblaciones pequeñas. Esto resulta de interés porque si el medio cambia por la evolución de una nueva enfermedad o por el calentamiento global, la población puede carecer de alelos que confieran alta eficacia en el nuevo medio.
- Las poblaciones pequeñas se cierran en sí mismas, y suelen llegar a una eficacia ralentizada, fenómeno conocido como depresión endogámica.

Entonces, en general, cabe esperar que las pequeñas poblaciones que están aisladas entre sí sean mucho menos sanas genéticamente que las poblaciones sólidas que ocupan grandes áreas contiguas.

Cuando los biólogos documentan un declive de eficacia en poblaciones pequeñas y aisladas una opción es incrementar el flujo genético de forma experimental importando individuos de la misma especie desde una población diferente. Por ejemplo, la **Figura 55.12** muestra los datos de la tasa anual de crecimiento poblacional (λ; véase Capítulo 52) en una población pequeña de *Ovis canadensis* aislada en un refugio al noroeste de Montana. Desde el momento de fundación de la población en 1922, hasta que se incrementó el flujo genético de forma experimental, el tamaño medio de la población era de 42 individuos y la tasa de crecimiento media disminuyó. Después de introducir 5 individuos nuevos en 1985 y aunque se introdujeron otros 10 entre 1990 y 1994, λ se ha estabilizado y el tamaño de la población se ha incrementado. La introducción de nuevos alelos de esta forma puede contrarrestar los efectos de la deriva genética y la endogamia.

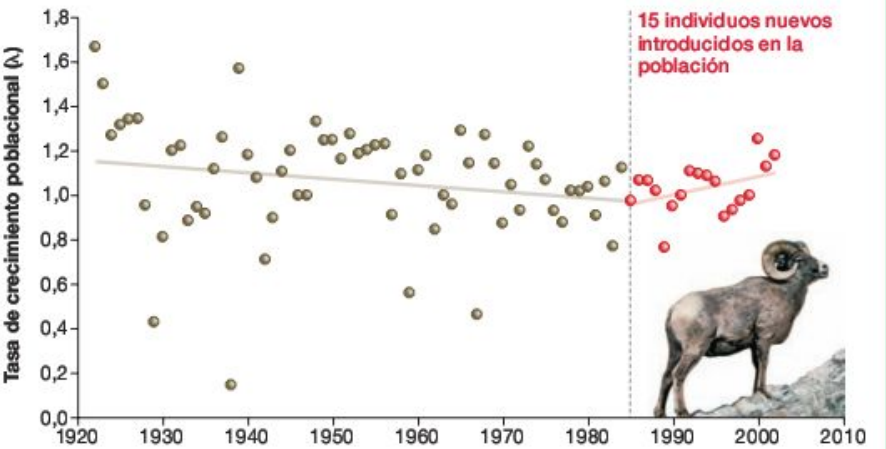


FIGURA 55.12 Evidencia experimental de que el flujo genético puede mitigar los problemas genéticos en poblaciones pequeñas. El eje *y* representa la tasa finita de crecimiento (λ) en una población aislada de *Ovis canadensis*, antes y después de que se introdujeran individuos sin parentesco.

EJERCICIO Traza una línea horizontal que indique el valor de λ donde el tamaño de la población es constante (no hay crecimiento).

mentadas, los árboles de crecimiento lento y semillas grandes típicos de selvas sin alterar estaban siendo sustituidos por especies de sucesión temprana o hierbajos (véase Capítulo 53). Un gran número de aves y especies de plantas del monte bajo también han desaparecido.

El mensaje más destacable de este experimento y otras investigaciones está claro: cuando los hábitats se fragmentan, la calidad y cantidad de hábitat disminuye drásticamente. Además de la pérdida de más de 8 millones de ha de bosque primario en Sudamérica y África cada año, estamos perdiendo grandes cantidades de hábitat de gran calidad debido a la fragmentación. ¿Cuántas extinciones originadas por este problema pueden preverse?

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Habitat Fragmentation

¿Cómo pueden predecir los biólogos las tasas de extinción futuras?

Si la pregunta primordial sobre la biodiversidad es cuántas especies vivas existen, la pregunta básica de la biología de la conservación es la rapidez con la que se extinguen las especies. Pero ambas preguntas son difíciles de responder.

Los biólogos usan dos acercamientos para estimar las tasas vigentes de extinción y predecir cómo cambiarán en el futuro próximo. El primero se basa en el recuento directo de las especies que se sabe que se extinguirán pronto o están bajo peligro inminente de extinguirse. El segundo se basa en la predicción de las consecuencias de la pérdida de hábitats, utilizando los datos existentes sobre las relaciones entre el tamaño del hábitat y el número de especies presentes.

Estimaciones basadas en el recuento directo La mejor información sobre las tasas vigentes de extinción procede de los estudios sobre los principales linajes del árbol de la vida mejor estudiados: las aves. Basándose en los datos de los registros fósiles, los antecedentes de extinción en linajes como el de las aves se estiman que se producirán con una tasa de una extinción por millón de especies conocidas; por tanto, una especie se extinguiría cada 100 años debido a los eventos normales o a los antecedentes.

Los análisis recientes se han centrado en las especies que fueron devastadas durante los últimos 1.000 años, coincidiendo con la expansión de los polinesios a través del Pacífico y de los europeos por todo el mundo. De media, cada año se ha extinguido una especie de ave. Aunque el éxito de los programas de conservación se centran en las aves que han ralentizado su tasa en las últimas décadas, las estimaciones basadas en el número de especies que se encuentran actualmente en peligro sugieren que la tasa podría alcanzar las 1.000-1.500 extinciones por millón de especies vivas al año a finales de este siglo. Si la previsión se mantiene, puede que vivas lo suficiente para ver cómo se extinguen 10 o más especies de aves cada año.

También hay tendencias similares en las listas de otros grupos taxonómicos. Por ejemplo, un grupo de investigación observó especies endémicas de aves, mamíferos, reptiles, anfibios y coníferas, y determinó que 794 de esas especies corren peligro inminente de extinguirse, lo que es tres veces el número de todas las especies de estos grupos que se sabe que se han extinguido desde el año 1500. En lugar de que se extingan cada año unas pocas especies, estaremos perdiendo docenas o centenares. El mensaje de estos análisis es que la tasa vigente de extinción es ya mucho mayor que la pasada, y está lista para incrementarse drásticamente en el futuro cercano.

Relaciones entre especies de la zona Una segunda estrategia para predecir el futuro de la biodiversidad de la tierra se centra en las consecuencias del problema más urgente: la destrucción de hábitats. Los biólogos pueden estimar las tasas de extinción basándose en las **relaciones entre especies de una zona.**

Para entender cómo se realiza este trabajo, consideremos que las estimaciones recientes de la destrucción de hábitats en las selvas tropicales del mundo sugieren que alrededor del 10

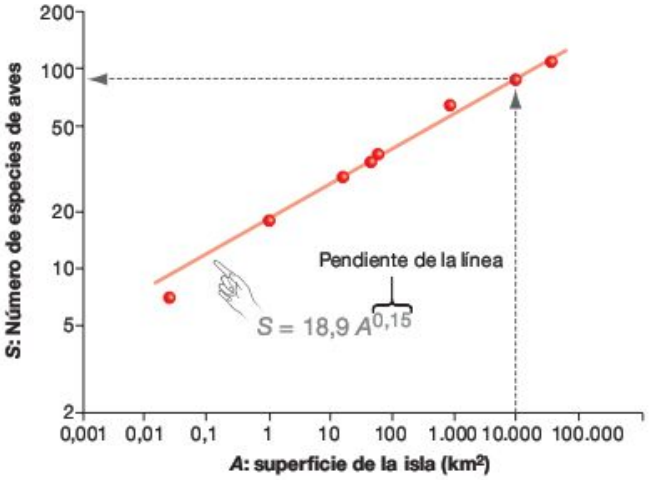


FIGURA 55.13 Las gráficas de superficie-especies cuantifican la relación entre la riqueza de especies y la superficie del hábitat. La gráfica traza el tamaño de las islas del surdel Pacífico (eje horizontal) frente al número de especies de aves presentes en cada isla (eje vertical). Cabe destacar la escala logarítmica. Las flechas de rayas muestran el número de especies de aves que se espera que vivan en una isla de una superficie de 10.000 km^2.

por ciento de la superficie original cubierta por este bioma se está perdiendo cada década. Por consiguiente no tiene lógica prever que el 90 por ciento del hábitat de las selvas tropicales se perderá durante el próximo siglo.

Para predecir cuántas especies llegarán a extinguirse, los biólogos usan curvas de superficie-especies como la mostrada en la **Figura 55.13.** Esa gráfica la diseñó un biólogo que analizó el número de especies de aves encontradas en islas del archipiélago Bismarck, cerca de Nueva Guinea, al sur del Pacífico. La gráfica muestra el número de especies en islas de varios tamaños. Cabe destacar que ambos ejes de la gráfica son logarítmicos. La línea sólida dibujada a través de los puntos viene descrita por la función $S = (18{,}9)A^{0{,}15}$, donde S es el número de especies y A es la superficie. En este grupo de islas, la función indica que cada incremento en diez veces del tamaño de la isla aumenta el número de especies de aves presentes en un 40 por ciento aproximadamente; y un descenso del área en diez veces, reduce las especies de aves alrededor de un 30 por ciento.

Parece que estos datos también son típicos de otros hábitats y grupos taxonómicos. Cuando los biólogos trazaron la relación entre superficie y especies para las plantas, mariposas, mamíferos o aves de hábitats isleños o continentales en el planeta, la relación se describe constantemente por la función $S = cA^z$. El término c es una constante que escala los datos. Su valor es alto en zonas ricas en especies, y bajo en zonas pobres en especies, como la tundra ártica. El exponente z representa la pendiente de la línea de una gráfica de escala logarítmica. Así z describe la rapidez con la que el número de especies cambia en una superficie. Normalmente z tiene un valor de alrededor de 0,25.

Para entender cómo utilizan los biólogos estos análisis en la previsión de las tasas de extinción, estudia la Figura 55.13 de nuevo. Si se destruyese el 90 por ciento de los hábitats —por ejemplo, si A se redujese de 10.000 a 1.000 km^2—, ¿qué por-

centaje de especies desaparecería? De acuerdo con la gráfica, el número de especies de aves en el archipiélago de Bismarck caería de 75 a 53. Así, la respuesta es el 30 por ciento. Esta es una conclusión importante. Si z es mayor que 0,25 para los taxones que habitan en selvas tropicales y otros hábitats amenazados, el pronóstico es que más del 30 por ciento de todas las especies serán aniquiladas en los próximos 100 años.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Hasta hace poco, la mayoría de las extinciones inducidas por el hombre han tenido lugar en islas y se debieron al exceso de caza o el impacto de la introducción de especies.
- Aunque las especies invasoras siguen siendo la amenaza principal de la biodiversidad, la mayoría de los problemas actuales están en los continentes y se deben a la destrucción de hábitats y la fragmentación de estos.
- Las tasas actuales y previstas de extinción pueden estimarse a partir de los recuentos directos y de los análisis de la relación entre superficie y especies.

Deberías ser capaz de...

1) Explicar por qué la fragmentación reduce la calidad del hábitat y deriva en problemas genéticos.
2) Usar la relación entre superficie y especies para comparar la proporción de especies perdidas cuando el 90 por ciento del hábitat de 100.000 km^2 se destruya en una región en la que $c = 0{,}19$ y $z = 0{,}20$; en contraposición a otra región del mismo tamaño donde $c = 0{,}19$ y $z = 0{,}25$.

55.4 Protección de la biodiversidad

La conservación de la biodiversidad se encuentra entre los problemas más urgentes pero menos reconocidos a los que nos enfrentamos en la actualidad. A diferencia de los agujeros en la capa de ozono, la lluvia ácida, la contaminación por fósforo, el calentamiento global, y otros problemas medioambientales que está abordando la humanidad, la extinción es irreversible. La única solución para la crisis de la biodiversidad es prevenir la pérdida de alelos, especies y ecosistemas.

La solución de cualquier problema mundial requiere que se defina un objetivo común. En el caso de la protección de la biodiversidad, el objetivo es mantener las diversas comunidades en parajes naturales mientras que se mantiene la extracción de los recursos necesarios para conservar la salud y el bienestar de la población humana.

En casi todos los casos, las causas subyacentes de la crisis de la biodiversidad son presiones políticas y económicas que fomentan la sobreexplotación a corto plazo de los recursos y el desaliento del **desarrollo sostenible,** el uso controlado de recursos a un ritmo equivalente al de su recuperación. ¿Qué motivos pueden dar los biólogos para conservar la biodiversidad además de los beneficios económicos directos enumerados en el **Cuadro 55.3**? Desde el punto de vista biológico, ¿por qué es importante la biodiversidad?

¿Por qué es importante la biodiversidad?

Los beneficios de la biodiversidad van más allá del uso directo de los diversos genes y especies por los seres humanos para introducirlos en los **servicios de los ecosistemas,** procesos que incrementan la calidad del medio abiótico. Recuerda del Capítulo 10 que las plantas verdes y otros organismos fotosintéticos producen oxígeno que nosotros respiramos, y del Capítulo 30 que la presencia de plantas terrestres construye los suelos, reduce la erosión, modera la temperatura local y las condiciones ventosas, e incrementa el volumen de agua retenida en los lagos, ríos y suelos. Las especies de todo el árbol de la vida están involucradas en la circulación de nitrógeno, carbono y otros nutrientes a través de los ecosistemas (véanse Capítulos 28-31 y 54). Pero, ¿mejora el medio abiótico en ecosistemas cuando la biodiversidad es alta?

El esfuerzo para contestar esta pregunta comenzó a mediados de la década de 1980 y se ha convertirdo en uno de los límites de la investigación de la ecología de las comunidades y de la conservación.

La biodiversidad incrementa la productividad La **Figura 55.14** resume un experimento clásico de cómo afecta la riqueza de especies a uno de los aspectos más básicos de la función de un ecosistema: la producción de biomasa. Como muestra el apartado de «Diseño del experimento», David Tilman y sus colaboradores clasificaron 32 especies de plantas de pradera en cinco categorías funcionales. Los grupos funcionales difieren en el tiempo de su estación de crecimiento y en la asignación de la mayoría de sus recursos en la producción de troncos leñosos o semillas. Los investigadores plantaron solares de 13 × 13 m con una mezcla de ente 0 y 32 especies elegidas al azar, que representaban de 0 a 5 categorías funcionales. Después de dos años de crecimiento de las plantaciones, los investigadores recolectaron y midieron los tejidos exteriores de los solares. Los datos proporcionaron un índice de **productividad primaria neta** (**NPP**), la cantidad total de fotosíntesis por unidad de superficie al año que termina como biomasa.

El grupo de Tilman comparó la productividad de los solares con los diferentes números de especies y grupos funcionales, y descubrieron que tanto el número como el tipo de especies presentes tenían efectos importantes. Los solares con más especies y mayor diversidad de grupos funcionales eran más productivos. Sin embargo, la biomasa total se estabilizó a medida que la riqueza de especies y la diversidad funcional aumentaban. Esta observación sugiere que el incremento de de la diversidad de especies mejora la función del ecosistema solo hasta un punto. Los datos apoyan la hipótesis de que al menos algunas especies son superfluas en los ecosistemas.

Los experimentos que se sucedieron en variedad de ecosistemas no solo apoyaron la conclusión de que la riqueza de especies tiene un efecto positivo sobre la NPP, sino que mostró que pueden estar en funcionamiento varios mecanismos causales.

- *Eficacia del uso de recursos* Diversos ensamblajes de especies de plantas hacen más eficaz el uso de la luz solar, el agua y otros recursos disponibles para así llegar a una productividad general mayor. Por ejemplo, algunas plantas de pradera extraen agua cerca de la superficie del suelo,

Experimento

Pregunta: ¿La alta diversidad funcional y de riqueza de especies incrementa los aspectos de funcionamiento del ecosistema como la productividad primaria neta (NPP)?

Hipótesis: La NPP incrementa con el aumento de la riqueza de especies y de la diversidad de especies funcionales.

Hipótesis nula:

Diseño del experimento:

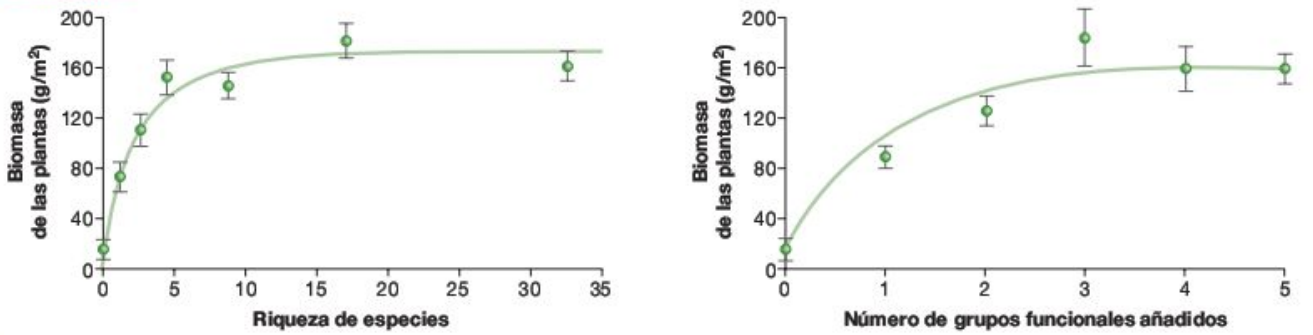
Plantación de un total de 289 solares experimentales, cada uno con hasta 32 especies y 5 grupos funcionales:

Ejemplos de solares experimentales:

Predicción:

Predicción de la hipótesis nula:

Resultados:



Conclusión: En esta comunidad vegetal, la NPP incrementa con el aumento de la riqueza de especies y la diversidad funcional de las plantas, al menos hasta un punto.

FIGURA 55.14 Evidencia de que la productividad de un ecosistema depende del número y tipo de especies presentes.

EJERCICIO Escribe la hipótesis nula y las predicciones.

mientras otras usan el agua disponible a uno o más metros de profundidad. Cuando la diversidad de especies es alta, se consume más agua y puede haber más fotosíntesis.

- *Facilitación* Ciertas especies de grupos funcionales pueden facilitar el crecimiento de otras especies proporcionando nutrientes, sombra parcial y otros beneficios. En las praderas, la presencia de plantas de la familia de las cebollas, puede ahuyentar a los herbívoros, o las raíces en descomposición de especies fijadoras de nitrógeno pueden fertilizar a otras especies.
- *Eficacia del muestreo* En muchos hábitats es normal observar que una o dos especies son muy productivas. Si el número de especies de un estudio es bajo, es probable que los «grandes productores» se pierdan y la NPP sea baja. Pero si el número de especies en un solar de estudio es alto, es probable que el gran productor esté presente y que la NPP sea alta. Simplemente debido al muestreo, los solares con muchas especies tenderán a producir más que los solares con pocas especies.

Estos tres mecanismos no son excluyentes entre sí, pueden operar varios a la vez. Es más, los experimentos a largo plazo como de de la Figura 55.14 han demostrado que el motivo del patrón puede cambiar con el tiempo. A medida que las plantas maduran, la eficacia del uso de los recursos y la facili-

CUADRO 55.3 Beneficios económicos de la biodiversidad

Las primeras sociedades humanas a gran escala y altamente organizadas comenzaron a formarse hace unos 10.000 años, cuando la gente de diferentes lugares del mundo empezó a cultivar plantas salvajes. Desde entonces, las especies salvajes han proporcionado la materia prima para alimentar el continuo desarrollo de las sociedades humanas. Grandes extensiones de bosque han sido taladas para servir de material de construcción o combustible; se han cultivado plantas de forma selectiva para facilitar comida y fibras; los animales se han domesticado para proporcionar comida, trabajo y bienes materiales; los océanos se han explotado para conseguir proteínas; y se han procesado como fuentes de medicina plantas, animales y hongos. Durante miles de años, los seres humanos han dependido de la diversidad de especies salvajes para sobrevivir.

El uso directo de la biodiversidad continúa hoy en día:

- Los programas de investigación conocidos como bioprospectiva se centran en la evaluación de bacterias, arqueas, plantas, hongos y ranas como nuevas fuentes de medicamentos o ingredientes de los productos de consumo. La bioprospectiva se ha beneficiado de la reciente explosión de información genética y filogénica, porque ahora los biólogos pueden buscar genomas de muchas especies para encontrar los alelos que quieran. Los últimos avances en la biotecnología facilitaron el desarrollo de un nuevo analgésico a partir del aguijón paralizante de un cónido, y un anticoagulante sanguíneo de la saliva de los murciélagos vampiro.
- Los científicos agrícolas están conservando diversas cepas de plantas de cultivo en bancos de semillas y continúan usando especies parientes de las salvajes ya domesticadas en los programas de cultivo destinados a mejorar las propiedades de los cultivos. Además, las técnicas de la ingeniería genética se usan para transferir alelos de una gran variedad de especies a plantas de cultivo. En algunos casos, estos esfuerzos han reducido la dependencia de los pesticidas, aumentado la resistencia a sequías y enfermedades, y mejorado los valores nutricionales de la producción de los cultivos (véase Capítulo 19).
- La producción de almendras, manzanas, cerezas, chocolate, alfalfa y muchos otros cultivos depende de la presencia de polinizadores salvajes. Solo en EE.UU., los cultivos polinizados por insectos representan una producción anual de 40.000 millones de dólares.
- Las estrategias para limpiar las mareas negras, las minas abandonadas, y las zonas contaminadas por la industria, están incorporando los biorremedios, es decir, el uso de las bacterias, arqueas y plantas para metabolizar los contaminantes y que se vuelvan inofensivos (véase Capítulo 28 y 30).
- El ocio basado en la visita de lugares salvajes, o ecoturismo, es una de las principales industrias internacionales y está creciendo rápido. En Sudáfrica, por ejemplo, el número de turistas que visitan las reservas naturales pasó de 454.458 en 1986, a más de 6 millones en 1999. En 2004, el ecoturismo creció tres veces más rápido que el conjunto de la industria turística.
- La alta diversidad de ecosistemas (en concreto la presencia de bosques o praderas en laderas abruptas, y la presencia de humedales en depresiones), reduce drásticamente el daño de las inundaciones y el peligro que representan los corrimientos de tierra.

Muchos biólogos, filósofos, y líderes religiosos argumentan que además de sacar dinero de la biodiversidad, los hombres tienen la obligación ética de preservar las especies y los ecosistemas. Su postura es que los organismos tienen un valor intrínseco, y que los seres humanos disminuyen el mundo extinguiendo especies y destruyendo ecosistemas. Si esto es verdad, la extinción es un tema no solo moral, sino también biológico y económico. Una de las razones más importantes para preservar la biodiversidad es que simplemente supone hacer lo correcto.

tación pueden llegar a ser más importantes que la eficacia del muestreo.

¿La biodiversidad lleva al desarrollo sostenible?

Cuando los biólogos se refieren al desarrollo sostenible de una comunidad, se refieren a su capacidad para (1) aguantar una alteración sin cambiar, (2) recuperarse de los primeros niveles de productividad o riqueza de especies tras una alteración, y (3) mantener la productividad y otros aspectos de la funcionalidad de un ecosistema según cambien las condiciones con el tiempo. La **resistencia** es una medida de cuánto se ve afectada una comunidad por una alteración. La **elasticidad** es una medida de la rapidez con la que se recupera una comunidad tras una alteración.

Para probar la hipótesis de que la diversidad incrementa la resistencia y la elasticidad, el equipo que realizó el trabajo destacado en la Figura 55.14 continuó con un experimento natural. Entre 1987 y 1988 una sequía grave azotó su lugar de estudio. Cuando terminó la sequía, el equipo se preguntó si la riqueza de especies se vería afectada en respuesta a la alteración. Los resultados se muestran en la **Figura 55.15.** La gráfica documenta el cambio en la biomasa total que tuvo lugar desde al año anterior a la sequía hasta su momento más severo. Esta cuantificación refleja la resistencia de la comunidad ante una alteración. Una comunidad completamente resistente no mostraría ningún cambio. Como se predijo, la resistencia a la sequía pareció ser mayor en las comunidades más diversas.

Además, el grupo analizó el cambio de la biomasa en cada solar cuatro años después de la sequía, en contraposición a la biomasa anterior a esta. Este análisis se centró en la elasticidad de la comunidad. Una comunidad completamente flexible se recuperaría rápido de la alteración y tendría la misma biomasa en ambos momentos. Los datos indicaron que la mayoría de los solares que contenían cinco o menos especies

Experimento

Pregunta: ¿Son más estables las comunidades ricas en especies que las de menor diversidad?

Hipótesis: La resistencia a las alteraciones debería aumentar con el incremento de la riqueza de especies.

Hipótesis nula: No existe relación entre la riqueza de especies y la resistencia.

Diseño del experimento:

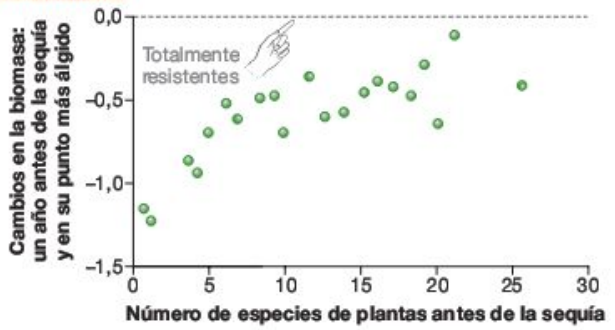
Antes de la sequía — Durante la sequía

Comparación de la biomasa en los solares experimentales antes de la sequía y durante su punto álgido. (Este fue un experimento natural, la sequía severa ocurrió justo durante el estudio.)

Predicción: Los solares que tenían más especies antes de la sequía serán más resistentes ante los cambios.

Predicción de la hipótesis nula: Todos los solares tendrán una resistencia similar a pesar de la riqueza de especies antes de la sequía.

Resultados:



Conclusión: La resistencia a las alteraciones incrementa con el aumento de la riqueza de especies.

FIGURA 55.15 Evidencia de que las comunidades ricas en especies resisten las alteraciones. Los datos apoyan la hipótesis de que las comunidades diversas son más estables, es decir, que cambian menos durante una alteración que las comunidades menos diversas.

PREGUNTA El valor 0,0 del eje vertical de la gráfica está etiquetado como «totalmente resistente», ¿por qué?

presentaron un descenso importante de biomasa tras la alteración, lo que quiere decir que no se había recuperado. Pero en todos los solares que albergaban más de cinco especies, la biomasa tras la sequía era igual a la biomasa anterior a la alteración.

Experimentos más recientes en las praderas de California sugieren que los ecosistemas ricos en especies también pueden ser menos propensos a la invasión de especies exóticas. Con todo, estos resultados llevan a los biólogos a estar más seguros de que la riqueza de especies tiene un efecto muy positivo en el funcionamiento de los ecosistemas. En las praderas norteamericanas, las comunidades que son más diversas parece que son más productivas, más resistentes a las alteraciones e invasiones, y más flexibles que las comunidades menos diversas. El incremento de la riqueza aumenta los servicios que proporcionan los ecosistemas. De ahí se deduce que si los ecosistemas se simplifican por las extinciones, la productividad y otros de sus atributos pueden disminuir.

Diseño eficaz de áreas protegidas

Cuando los biólogos reconocieron por primera vez las amenazas potenciales para la biodiversidad, se reunieron con agencias gubernamentales, economistas, líderes políticos, propietarios de fincas y otras autoridades para definir áreas protegidas. Para evaluar el progreso de este esfuerzo, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) patrocina el *World Park Congress* cada década. En 1992 el congreso se reunió en Caracas, Venezuela, y puso como objetivo el establecimiento del 10 por ciento de la superficie terrestre como área protegida. En 2003 el congreso se reunió en Durban, Sudáfrica, y anunció que su objetivo se había superado: las áreas protegidas cubrían el 11,5 por ciento de la superficie terrestre.

¿Cuál es la eficacia de la red que existe para la creación de áreas y especies protegidas? Los investigadores están intentando contestar esta pregunta a través del acercamiento geográfico llamado ***Gap Analysis Program*** (**GAP**). Un análisis GAP intenta identificar huecos entre áreas geográficas que sean especialmente ricas en cuanto a biodiversidad, y áreas que están siendo realmente gestionadas para preservar su biodiversidad. Un análisis GAP combina conjuntos de datos sobre la distribución de mamíferos, aves, anfibios y tortugas de agua dulce con un mapamundi de las áreas protegidas. El análisis reveló que muchas especies solo se dan fuera de estas áreas. También señaló regiones de México, Madagascar, y otros sitios donde el hueco entre los rangos de las especies y las áreas protegidas es especialmente grande.

Hasta la fecha, la mayoría de los análisis GAP sugieren que, ya que están incluidos relativamente pocos puntos críticos de riqueza escasa en las áreas protegidas existentes, el 11,5 por ciento de la superficie de la Tierra en la que se controla la biodiversidad no es suficiente para conservar muchas especies. Los esfuerzos para salvar estos huecos se centran ahora en la preservación de la riqueza de los puntos críticos y centro de endemismo como los ilustrados en la Figura 55.4.

Además de trabajar en las reservas establecidas, los biólogos están prestando más atención al diseño de estas. Por ejemplo, a veces resulta imposible preservar grandes superficies de hábitats de buena calidad. En la mayoría de los casos, los biólogos tienen que aceptar el hecho de que los hábitats estén fragmentados y las especies se presenten en metapoblaciones. Con este panorama, ¿cuál es la mejor forma de prevenir la extinción de pequeñas poblaciones aisladas?

La hipótesis destacada en el diseño de las reservas era asegurarse de que franjas de hábitat sin desarrollar, llamadas **pasillos naturales,** conectara poblaciones que de otra forma estarían aisladas. En algunos casos, los pasillos naturales eran tan simples como un paso de peatones en una carretera, para que los animales pudiesen moverse de un lado a otro sin morir. Facilitando los desplazamientos de individuos, los objetivos eran (1) permitir que se recolonizase un área si se perdía

una especie, y (2) introducir nuevos alelos que contraatacaran los efectos perjudiciales de la deriva genética y la endogamia (véase Cuadro 55.2).

¿Funcionan estos pasillos? Un experimento reciente sugiere que sí. Un equipo de investigación estableció una serie de áreas naturales restauradas en medio de una gran plantación languidecida pobre en especies. Esto es el equivalente a restaurar parcelas de pradera en medio de un campo enorme de maíz.

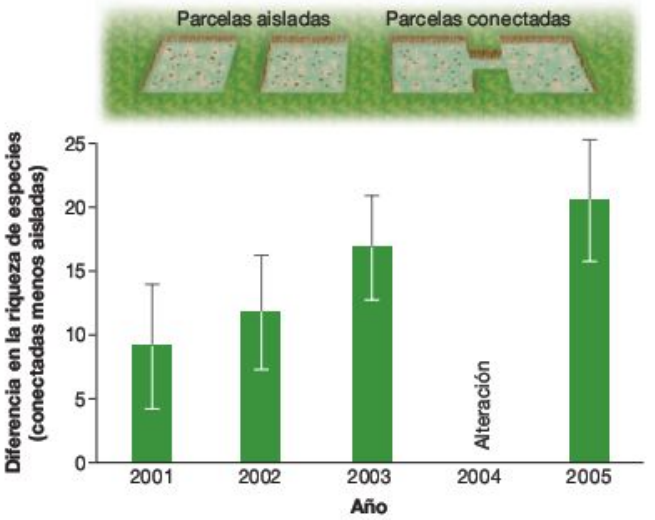


FIGURA 55.16 Evidencia experimental de que los pasillos naturales funcionan. La riqueza de especies no pudo evaluarse en 2004 porque se quemaron los solares de estudio como parte de un programa de restauración de hábitats naturales.

EJERCICIO Dibuja y etiqueta barras que muestren el aspecto que tendría esta gráfica si los pasillos no tuvieran efecto alguno sobre la riqueza de especies.

Algunos de los enclaves de restauración estaban conectados por pasillos, mientras que otros estaban aislados. Controlando la composición de especies dentro de cada parcela con el tiempo, el grupo fue capaz de demostrar que las parcelas conectadas ganan continuamente más especies con el tiempo en comparación con las parcelas aisladas (**Figura 55.16**). Esta es una gran evidencia de que los pasillos naturales pueden incrementar la riqueza general de especies en una metapoblación.

Experimentos como este nos llevan a la vanguardia del trabajo sobre la biodiversidad y la biología de la conservación. Tu generación se enfrenta a la crisis medioambiental mundial más seria en la historia de nuestra especie. Gracias a tu formación en Biología, posees las herramientas intelectuales para ayudar a paliar esta crisis. Además de estudiar la vida, los biólogos tienen que salvarla.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los solares experimentales con una riqueza de especies alta suelen tener mayor productividad y muestran mejor estabilidad en respuesta a las alteraciones o cambios en las condiciones abióticas.
- Los pasillos naturales son un modo eficaz de minimizar la pérdida de subpoblaciones de una metapoblación que derivan de (1) problemas genéticos y (2) eventos catastróficos.

Deberías ser capaz de...

Diseñar un experimento para probar la hipótesis de que las zonas ricas en especies son más eficaces en la composición del suelo, retención de nutrientes, y minimizar la erosión que las zonas pobres en especies.

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

La biodiversidad puede analizarse a un nivel genético, de especies y de ecosistemas.

La diversidad genética está bien caracterizada dentro de algunas especies, pero los biólogos tan solo están empezando a usar las técnicas de la secuenciación de genomas para explorar el alcance de la diversidad genética de los ecosistemas. La investigación sobre el número total de especies vivas en la actualidad también se halla en una fase preliminar, con estimaciones de entre 10 y 100 millones. Hasta la fecha, el mensaje de los esfuerzos por caracterizar la biodiversidad es que es mucho más extensa de lo que se esperaba, y que todavía queda mucho por aprender.

Deberías ser capaz de describir las condiciones que maximizan la diversidad genética, de especies y de ecosistemas.

Si continúan las recientes tasas de extinción debidas al crecimiento de la población humana y la destrucción de hábitas, veremos una extinción de especies masiva.

Históricamente, la mayoría de las extinciones provocadas por el hombre se han producido en islas debido a la sobreexplotación o la introducción de especies herbívoras y predadores. Sin embargo, la destrucción de hábitats es la causa principal de las extinciones. Los experimentos en el Amazonas han demostrado que la pérdida de hábitats lleva no solo a un rápido descenso de la biodiversidad, sino también a una disminución de la calidad de los hábitats restantes a causa de la fragmentación.

Para estimar cuántas especies se extinguirán en un futuro cercano, los biólogos combinan los datos de la tasa actual de pérdida de hábitat (normalmente estimada a partir de las imágenes de satélite) con los datos sobre el número medio de especies que se encuentran en hábitats de un tamaño dado. Los análisis especies-superficie sugieren que si se destruye el 90 por ciento de los hábitats, como se espera, durante el próximo siglo, se extinguirá el 30 por ciento de todas las especies. Según los datos sobre las tasas de extinción de aves y otros grupos que se conocen bien, es probable que el 60 por ciento de todas las especies sean devastadas en 500 años.

Deberías ser capaz de explicar por qué las especies que presentan una estructura metapoblacional, a causa de la fragmentación de hábitats, pueden sufrir un mayor riesgo de extinguirse que las especies de abundancia similar que vivan en grandes hábitats contiguos.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com
Habitat Fragmentation

Los seres humanos dependen de la biodiversidad de los productos que proporcionan las especies salvajes y de los servicios de los ecosistemas que protegen la calidad del medio abiótico.

La diversidad de especies es importante para mantener la productividad de los ecosistemas naturales y su capacidad para componer y sujetar el suelo, moderar el clima local, mantener la circulación de nutrientes y las aguas superficiales, rellenar las aguas subterráneas, prevenir las inundaciones, y producir oxígeno. A nivel de los ecosistemas, los experimentos han demostrado que la alta riqueza de especies incrementa aspectos de la funcionalidad de los ecosistemas como la productividad, la resistencia a las alteraciones y la capacidad de recuperación tras una alteración. Los seres humanos también obtienen directamente beneficios económicos de la pesca, la explotación forestal, la agricultura, el turismo y otras actividades que dependen de la biodiversidad.

Deberías ser capaz de idear un plan para la recuperación de una pista de aterrizaje abandonada que maximice su capacidad de prestar servicios del ecosistema.

PREGUNTAS

Comprueba tus conocimientos

1. ¿Qué muestra una gráfica de especies-superficie?
   a. La distribución general, o superficie, ocupada por una especie.
   b. La relación entre el tamaño corporal de una especie y la cantidad de territorio que necesita.
   c. El número de especies que se encuentran, de media, en zonas tropicales o norteñas.
   d. El número de especies que se encuentran, de media, en un hábitat de tamaño determinado.
2. ¿Qué hace un análisis GAP?
   a. Compara la distribución actual de especies con las localizaciones de hábitats preservados.
   b. Cuantifica la productividad superficial bruta.
   c. Utiliza los datos sobre las tasas en las que las especies amenazadas crecen para prever la tasa de extinción futura.
   d. Utiliza las técnicas de secuenciamiento de genomas para cuantificar la diversidad genética en un ecosistema.
3. ¿Cuál es la diferencia entre la riqueza y la diversidad de especies?
   a. La diversidad de especies incorpora datos sobre las interacciones entre estas.
   b. La diversidad de especies tiene en cuenta la abundancia relativa.
   c. La diversidad de especies se mide por la diversidad taxonómica (filogenética).
   d. La diversidad de especies está regulada por prioridades de conservación (estado de peligro de las especies presentes).
4. ¿Qué es un punto crítico de biodiversidad?
   a. Un área donde está en curso un seguimiento de todos los taxones.
   b. Un área donde se ha completado un estudio de secuenciamiento del medio.
   c. Un hábitat con una NPP alta.
   d. Un área con alta riqueza de especies.
5. ¿Por qué las poblaciones pequeñas se vuelven endogámicas?
   a. Suelen ser parte de una estructura metapoblacional.
   b. La deriva genética se convierte en una importante fuerza evolutiva.
   c. Con el tiempo todos los individuos se emparientan.
   d. La selección natural no opera de forma eficaz en pequeñas poblaciones.
6. ¿Cuál es la principal causa de peligro en medios marinos?
   a. Sobreexplotación.
   b. Contaminación.
   c. Calentamiento global.
   d. Especies invasoras.

Respuestas: 1. d; 2. a; 3. b; 4. d; 5. c; 6. a.

Comprueba tu aprendizaje

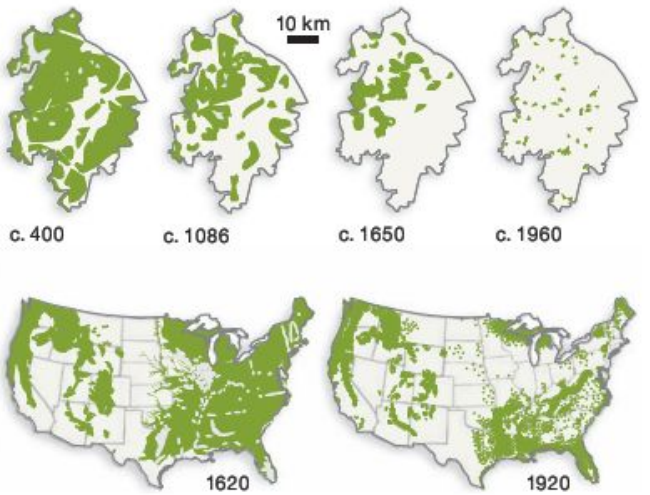
Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. La principal causa del peligro en los continentes ha cambiado de la explotación directa a la pérdida de hábitats. Explica por qué.
2. Compara y contrasta la biodiversidad a un nivel genético, de especies y de ecosistemas. ¿Cómo analizan los biólogos el alcance de la biodiversidad en cada uno de estos niveles?
3. Los biólogos se quejan de que los actuales seguimientos de todos los taxones en el parque de Great Smoky Mountains mejorará su capacidad de estimar el número total de especies que viven hoy en día. Analiza los beneficios y limitaciones que estos conjuntos de datos proporcionarán a la comprensión de los límites de la biodiversidad mundial.
4. ¿Cómo se usan las curvas de especies-superficie para relacionar las tasas de destrucción de hábitat con las tasas de extinción previstas?
5. Analiza las evidencias que apoyan la hipótesis de que la riqueza de especies mejora las funciones de los ecosistemas como la productividad, la resistencia a las alteraciones y la flexibilidad. Describe la lógica que se esconde tras el uso eficiente de los recursos, la facilitación y el efecto del muestreo para explicar por qué la riqueza de especies aumenta la productividad, y de esa forma los servicios de los ecosistemas tienen beneficios para el hombre.
6. Explica por qué la fragmentación de hábitats reduce su capacidad de conservar la biodiversidad. Explica por qué la construcción de pasillos naturales puede ayudar a mantener la biodiversidad en parajes fragmentados.

Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

1. Las previsiones de una extinción masiva inminente son una representación de la continuación de las tendencias actuales del crecimiento humano y la destrucción de hábitats. ¿Crees que estas tendencias continuarán? En general, ¿eres optimista o pesimista sobre el futuro de la biodiversidad? Explica tus respuestas.
2. Estás ayudando a diseñar una serie de reservas en un país tropical. Enumera los pasos que recomendarías para reunir datos y crear un plan que proteja a un gran número de especies en un terreno pequeño.
3. El siguiente mapa es una cronología de la pérdida de bosques ancestrales (> 200 años) que tuvo lugar en Warwickshire, Inglaterra, y en EE.UU. En tu opinión, ¿bajo qué condiciones es ético que los de la conservacións que viven en estos países presionen a los gobiernos oficiales de Brasil, Indonesia y otros países tropicales para que ralenticen la tasa de pérdida de bosques?
4. Haz una lista de características que hacen que una especie se vuelva vulnerable a la extinción por culpa del hombre. Haz una lista de las características que hace que una especie se vuelva resistente a la presión del hombre. Intenta pensar en un ejemplo de cada tipo.



En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Interpretación de gráficos

Los gráficos son el modo más frecuente de expresar datos. Comparado con leer valores numéricos en bruto en forma de tabla o lista, un gráfico hace que sea más sencillo entender lo que significan los datos.

Aprender a leer e interpretar gráficos es una de las habilidades más básicas que debes dominar como estudiante de Biología. Igual que aprender a tocar el piano o jugar al fútbol o cualquier cosa, necesitas entender unas pocas ideas clave para empezar, y después tener la oportunidad de practicar (*mucho*) con algunas directrices y comentarios sobre tu interpretación.

Para empezar

Para empezar a leer un gráfico, hazte tres preguntas:

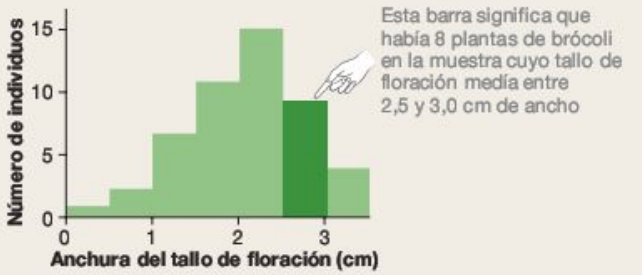
1. *¿Qué representan los ejes?* Como muestra la **Figura BH1.1a,** el eje horizontal de un gráfico también se llama eje de las x o eje de abscisas. El eje vertical de un gráfico se llama también el eje de las y o eje de ordenadas. Cada eje representa una cantidad que varía en un rango de valores. Estos valores están indicados por las marcas y rótulos de los ejes. En nuestro ejemplo, el eje de abscisas representa la anchura de los tallos de brócoli, en centímetros, mientras que el eje de ordenadas representa el número de individuos de la muestra. Observa que las unidades representadas en cada eje *siempre* deben estar claramente señaladas o ser implícitas.

   Para crear un gráfico, los investigadores marcan la variable independiente en el eje de abscisas y la variable dependiente en el eje de ordenadas. Los términos *independiente* y *dependiente* son apropiados porque los valores del eje de abscisas dependen de los valores del eje de ordenadas. En nuestro ejemplo, los investigadores querían mostrar la distribución del tamaño de los tallos de floración en una gran muestra de individuos. Así pues, el número de individuos presentes dependían del tamaño del tallo de floración. (Esto es similar al modo en que construirías un gráfico que mostrara la talla de los estudiantes de tu clase).

   En muchos gráficos de Biología, la variable independiente es el tiempo o los distintos tratamientos usados en un experimento. En estos casos, el eje de abscisas registra cómo cierta cantidad cambia en función del tiempo o como resultado de los tratamientos aplicados a las células u organismos experimentales. El valor del eje de abscisas depende del valor del eje de ordenadas, no al revés.

(a) Lee los ejes: ¿qué se está representando?

(b) Observa las barras o los puntos de datos: ¿qué representan?



(c) ¿Cuál es el mensaje clave?

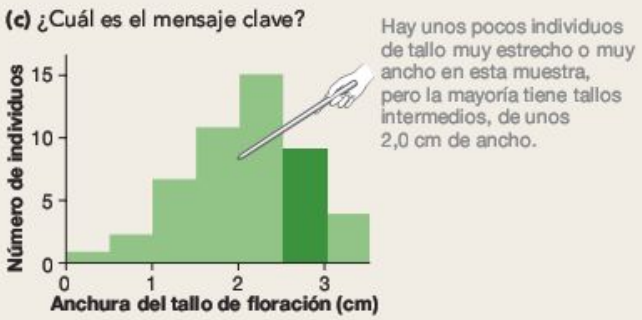


FIGURA BH1.1 Los histogramas son una forma común de construir gráficos de datos.

EJERCICIO Dibuja cómo sería este histograma si casi todos los individuos de la muestran tuvieran tallos de floración de 3 a 3,5 cm de ancho.

EJERCICIO Imagina que mides la anchura de los tallos de floración en una gran muestra de individuos a lo largo del tiempo, midiendo a los mismos individuos todas las semanas durante 10 semanas. Dibuja una gráfica de dispersión que sirva para predecir cómo podría variar la anchura promedio de los tallos de floración a lo largo del tiempo.

2. *¿Qué representan las barras o los puntos de datos?* La mayoría de los gráficos de este texto son histogramas como los aquí mostrados, y gráficos de barras, que son similares a los histogramas, pero representan datos con valores discretos en vez de intervalos de valores continuos, o bien gráficos de dispersión, donde se representan puntos correspondientes a datos individuales. Una vez has leído los ejes, necesitas descubrir qué representa cada barra o gráfico de barras o cada punto de datos de la gráfica de dispersión, y cómo los determinaron los investigadores. En el ejemplo del tallo de brócoli, las barras de la **Figura BH1.1b** representan el número de individuos de la muestra con tallos de floración de una anchura determinada. Había un individuo con un tallo de 0 a 0,5 cm de ancho, dos individuos con un tallo de 0,5 a 1 cm, y demás.
3. *¿Cuál es la tendencia o mensaje global?* Mira los datos en conjunto, y descubre lo que significan. La **Figura BH1.1c** indica una interpretación del ejemplo de los tallos de brócoli. Si un gráfico de barras representa valores de distintos tratamientos en un experimento, pregúntate si esos valores son iguales o diferentes. Si un gráfico de dispersión muestra cómo cambian algunas cantidades con el tiempo, pregúntate si esa cantidad aumenta, disminuye o no varía.

Práctica

Trabajar con este texto te dará muchas oportunidades para practicar interpretando gráficos: aparecen en casi todos los capítulos. En muchos casos hemos puesto una mano apuntadora, a modo de mano del profesor, con un rótulo que indica una interpretación o atrae tu atención a un punto importante del gráfico. En otros casos, deberías ser capaz de descubrir lo que significan los datos, tú solo o con la ayuda de otros alumnos o el profesor.

Haz el esfuerzo de desarrollar esta habilidad. Una de las quejas más frecuentes de los profesores de enseñanzas superiores es que sus alumnos no saben interpretar gráficos. Cuando seas capaz y tengas confianza en ti mismo interpretando gráficos, mejorará tu rendimiento en este curso, en cursos posteriores y pruebas de admisión de los centros para licenciados y profesionales.

Interpretación de árboles filogenéticos

Los árboles filogenéticos muestran las relaciones evolutivas entre especies, igual que la genealogía muestra las relaciones entre personas de una familia. Son representaciones poco frecuentes, no obstante, y para interpretarlas correctamente se necesita práctica.

Para entender cómo funcionan los árboles evolutivos, consideremos la **Figura BH2.1.** Observa que un árbol filogenético está compuesto por ramas, nodos y puntas. Las ramas representan las poblaciones a lo largo del tiempo. Los nudos (también llamados horquillas) aparecen cuando un grupo ancestral se divide en dos o más grupos de descendientes (véase el punto B de la Figura BH2.1). Si salen más de dos grupos descendientes de un nodo, el nodo se llama politomía (véase el nodo C). Las puntas (también llamadas nodos terminales) son las partes finales del árbol, que representan grupos vivos actualmente o extremos cerrados (una rama que terminó extinguida). Los nombres de las puntas pueden representar especies o grupos mayores como mamíferos o coníferas. Recuerda del Capítulo 1 que un taxón es un grupo de organismos con su propio nombre. Un taxón puede ser una especie única, como *Homo sapiens*, o un gran grupo de especies, como los primates. Los grupos que ocupan ramas adyacentes del árbol se llaman taxones hermanos.

Todos los árboles filogenéticos usados en este texto tienen raíces, lo que significa que el nodo inferior del árbol es el más antiguo. Para determinar dónde está la raíz de un árbol, los biólogos incluyen una o más especies de grupos externos *(outgroups)* cuando recogen datos para determinar una filogenia concreta. Un grupo externo es un grupo taxonómico que se sabe que ha divergido antes del resto de los taxones del estudio. En la Figura BH2.1, el «Taxón 1» es un grupo externo respecto al grupo monofilético compuesto por los taxones del 2 al 6. La raíz del árbol está situada entre el grupo externo y el grupo monofilético en estudio. Esta posición, en la Figura BH2.1, es el nodo A.

Entender los grupos monofiléticos es fundamental para interpretar y realizar árboles filogenéticos. Los grupos monofiléticos también pueden llamarse linajes o cladas y se pueden identificar usando la «prueba de un corte»: si cortas cualquier rama de un árbol filogenético, todas las ramas y puntas que caigan representan un grupo monofilético. Con esta prueba, deberías convencerte de que los grupos monofiléticos de un árbol están anidados. En la Figura BH2.1, por ejemplo, el grupo monofilético compuesto por el nodo A y los taxones del 1 al 6, consiste un grupo monofilético compuesto por el nodo B y los taxones del 2 al 6, que a su vez incluye el grupo monofilético representado por el nodo C y los taxones del 4 al 6.

Para poner a funcionar todos estos términos y conceptos nuevos, considera el árbol filogenético de la **Figura BH2.2,** que muestra las relaciones entre el chimpancé común y seis espe-

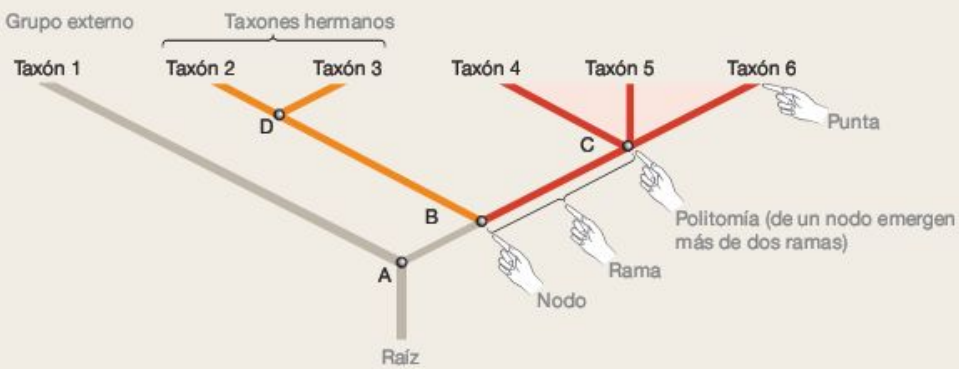


FIGURA BH2.1 Los árboles filogenéticos tienen raíces, ramas, nodos y puntas.

EJERCICIO Rodea los nueve grupos monofiléticos presentes.

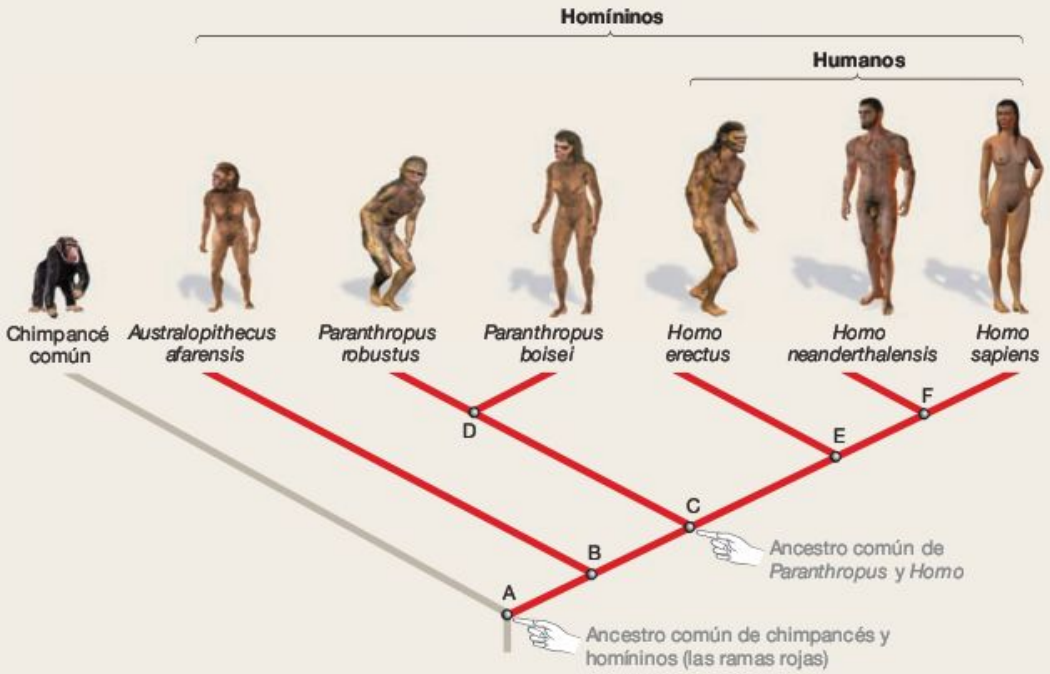


FIGURA BH2.2 Ejemplo de árbol filogenético. Árbol filogenético que muestra las relaciones entre especies del grupo monofilético llamado homíninos.

EJERCICIO Todos los homíninos andaban sobre dos piernas, al contrario que los chimpancés y todos los demás primates. Añade una señal en la filogenia que muestre dónde evolucionó la postura erecta, y márcala como «origen del caminar sobre dos piernas». Rodea y marca un par de especies hermanas. Rodea el grupo monofilético llamado homíninos. Marca y construye un grupo externo del grupo monofilético llamado humanos (especies del género *Homo*).

cies humanas y humanoides que vivieron en los últimos 5-6 millones de años. Los chimpancés servían de grupo externo en el análisis que condujo a este árbol, de modo que la raíz estaba situada en el nodo A. Las ramas señaladas en rojo identifican un grupo llamado homínido.

Para practicar la interpretación de árboles, pon el dedo en la raíz del árbol y empieza a trabajar hacia arriba. En el nodo A, la población ancestral se dividió en dos poblaciones de descendientes. Una de esas poblaciones evolucionó finalmente a los chimpancés actuales; la otra dio lugar a las seis especies de homíninos dibujadas. Ahora continúa subiendo el dedo por el árbol hasta llegar al nodo C. Debería tener sentido para ti que, en esta división, una población de descendientes diera lugar finalmente a las dos especies de *Paronthropus*, mientras que la otra se convirtiera en el ancestro de los humanos (especies del género *Homo*). Si surgen múltiples ramas de un nodo, creando una politomía, sería porque las poblaciones implicadas se desgajaron unas de las otras tan rápido que no es posible determinar cuál se separó antes o después.

Cuando estudies la Figura BH2.2, debes considerar un par de puntos importantes. En primer lugar, hay muchos modos equivalentes de dibujar este árbol. Por ejemplo, esta versión muestra al *Homo sapiens* en el extremo de la derecha. Pero el árbol sería idéntico si las dos ramas que salen del nodo E se rotaran 180°, de modo que las especies aparecieran en el orden *Homo sapiens, Homo neanderthalensis, Homo erectus*. Los árboles se leen de la raíz a las puntas, no de izquierda a derecha. En segundo lugar, ninguna especie de ningún árbol está más alta o más baja que otra. Los grupos cuyas ramas están cerca de la raíz se denominan basales, y los grupos que surgen más lejos de la raíz están más derivados. El *Australopithecus afarensis* es un homínino basal y *Homo erectus* es un homínino más derivado, pero ambas especies están en las puntas; *Homo erectus* no está más alto. De hecho, no existe el concepto de organismo «más alto» o «más bajo».

La **Figura BH2.3** te ofrece la oportunidad de poner a prueba tu habilidad para interpretar árboles. Cinco de los seis árboles mostrados en este diagrama son idénticos en lo que respecta a las relaciones evolutivas que representan. Uno es diferente. Deberías ser capaz de contestar la pregunta planteada en la leyenda de la figura y después, en el árbol (a), rodear tres grupos monofiléticos anidados y marcar un nodo, una rama, una punta y el grupo externo.

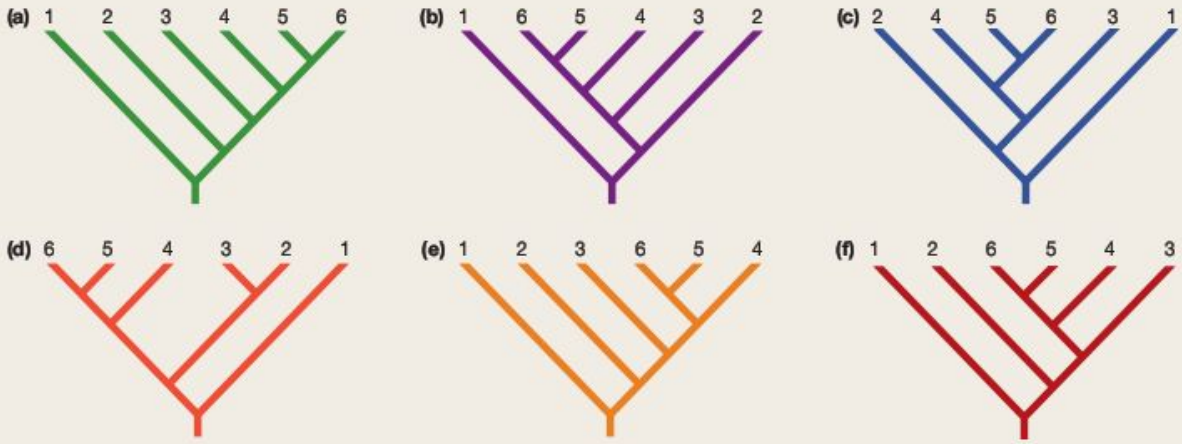


FIGURA BH2.3 Distintas formas de dibujar el mismo árbol.

PREGUNTA Cinco de estos seis árboles describen exactamente las mismas relaciones entre los taxones del 1 al 6. Identifica el árbol que es distinto de los otros cinco.

Respuesta: el árbol diferente es el (d).

BioHabilidades 3

Uso de pruebas estadísticas e interpretación de las barras de error estándar

Cuando los biólogos hacen un experimento, recogen datos sobre individuos en un grupo de tratamiento y un grupo control (o varios grupos de comparación). Después quieren saber si los individuos de los dos (o más) grupos son diferentes. Por ejemplo, el Capítulo 1 presentó un experimento en el que los investigadores dieron tres tipos de frutos a dos organismos depredadores de frutos diferentes (ratones del cactus y unos pájaros llamados cuitlacoches) y midieron cuánto comieron los animales de cada tipo de fruto.

La **Figura BH3.1** es un gráfico de los datos de los ratones del cactus y los cuitlacoches. Los tratamientos están marcados en el eje de abscisas como bayas (H), chiles no picantes (NP) y chiles picantes (P). Las alturas de las barras en los gráficos indican el porcentaje promedio de cada tipo de fruto que consumieron los 5 ratones y 10 cuitlacoches del experimento. Las finas «líneas acotadas» de cada barra indican el error estándar de cada promedio. El error estándar es una cantidad que indica la incertidumbre en el cálculo de un promedio. Por ejemplo, si dos de los ratones comieron todas las bayas ofrecidas, dos no comieron ninguna, y uno comió la mitad, entonces tu estimación de lo que consume un ratón, de promedio, será el 50 por ciento. El error estándar de ese promedio sería muy grande, sin embargo, porque las cantidades que los ratones comieron variaban entre 0 y 100 por ciento. Por el contrario, si dos de los ratones comieron el 49 por ciento de las bayas, dos comieron 51 por ciento, y uno comió la mitad, el promedio seguiría siendo del 50 por ciento pero el error estándar sería muy pequeño. En efecto, el error estándar cuantifica si confianza que puedes tener en que el promedio que has calculado es una buena estimación del verdadero promedio, el que observarías si pusieras a prueba a todos los ratones del cactus del mundo en las condiciones del experimento.

Una vez calculados estos promedios y errores estándares, los biólogos querían saber las respuestas a dos preguntas: ¿comen los ratones del cactus los tres tipos de frutos por igual? Y, ¿comen los cuitlacoches los tres tipos de frutos por igual?

Después de estudiar los datos, podrías concluir que los ratones del cactus comieron distintas cantidades de los frutos ofrecidos; en concreto, que comieron muchas más bayas que chiles no picantes y picantes. Podrías estar menos seguro al indicar que los cuitlacoches comieron menos bayas y más chiles, picantes y no picantes. Pero, ¿cómo podrías llegar a conclusiones de este tipo de forma rigurosa, y no subjetivamente?

La respuesta es usar una prueba estadística. El primer paso en una prueba estadística consiste en especificar la hipótesis nula, que es que no hay diferencias entre los grupos. El segundo paso es calcular un estadístico, que es un número que caracteriza el tamaño de la diferencia entre los grupos. En este caso, el estadístico compara las diferencias reales en la cantidad de frutos consumidos con las diferencias previstas por la hipótesis nula. El tercer paso es determinar la probabilidad de conseguir un estadístico tan grande como el calculado únicamente por azar. La respuesta surge de una distribución de referencia, una función matemática que especifica la probabili-

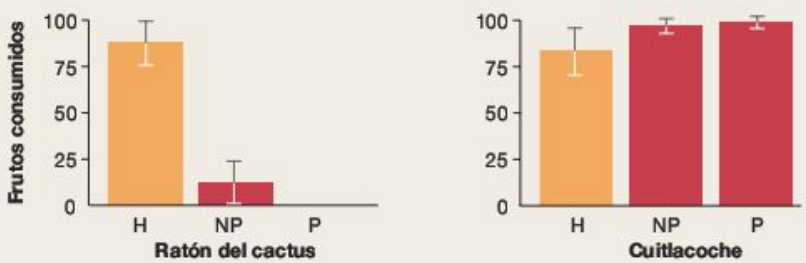


FIGURA BH3.1 Las barras de error estándar indican la incertidumbre de un promedio.

dad de conseguir distintos valores del estadístico si la hipótesis nula fuera correcta. (Si haces un curso de estadística, aprenderás qué distribuciones de referencia son relevantes para los distintos tipos de datos).

Es muy probable que observes pequeñas diferencias entre los grupos de tratamiento solo por azar, incluso aunque no existan diferencias reales. Si lanzas una moneda al aire 10 veces, por ejemplo, es improbable que salgan cinco caras y cinco cruces, incluso aunque la moneda esté bien. Una distribución de referencia te dice qué probabilidad tienes de lograr cada uno de los posibles resultados de los 10 ensayos si la moneda está bien, solo por azar.

En este caso, la distribución de referencia indicaba que, si la hipótesis nula de no preferencia real por ningún fruto fuera correcta, se observarían diferencias tan grandes como las encontradas para los ratones solo el 0,8 por ciento de las veces únicamente por azar. Para los cuitlacoches, no obstante, sería esperable observar diferencias tan grandes como las observadas en el experimento el 22 por ciento de las veces, solo por azar, si la hipótesis nula fuera correcta. Por convención, los biólogos consideran una diferencia (entre grupos de tratamiento) como estadísticamente significativa si tienes una probabilidad menor del 5 por ciento de observarlo solo por azar. De acuerdo con esta convención, los investigadores pudieron declarar que la hipótesis nula no es correcta para los ratones del cactus (realmente prefieren las bayas a los chiles). Pero la hipótesis nula sí es correcta para los cuitlacoches: los datos indican que no muestran preferencias entre los tres grupos de frutos.

Es probable que hagas pruebas estadísticas de verdad en los primeros años de carrera. Para usar este texto, sin embargo, solo necesitas ser consciente de lo que hacen las pruebas estadísticas. Y deberías tomarte la molestia de observar las barras de error estándar en los gráficos de este libro. Como una regla *muy* aproximada, los promedios generalmente resultan significativamente distintos según una prueba estadística apropiada, si los errores estándar no se solapan dos veces.

Interpretación de estructuras químicas

Si aún no has estudiado mucha química, aprender química biológica básica puede ser complicado. Uno de los escollos es simplemente poder interpretar las estructuras químicas eficazmente y entender lo que significan. Esta habilidad será mucho más sencilla cuando aprendas notación química y entiendas algunos símbolos básicos.

Los átomos son los ladrillos primordiales de todas las cosas del universo, igual que las células son los ladrillos básicos del organismo. Cada átomo se representa por un símbolo de una o dos letras. La siguiente tabla muestra los símbolos de casi todos los átomos que encontrarás en este libro. Deberías memorizarlos. La tabla también detalla cómo los átomos forman enlaces y cómo se representan en modelos visuales.

Cuando los átomos se unen entre sí mediante enlaces covalentes, se forma una molécula. Los biólogos tienen unos cuantos modos distintos de representar moléculas, los verás todos en el libro y en clase. Una fórmula molecular como las mostradas en la **Figura BH4.1a** simplemente enumera los átomos presentes en una molécula, con subíndices que indican cuántos átomos de cada tipo están presentes. Si la fórmula no tiene subíndices, entonces solo está presente un átomo de cada tipo. Por ejemplo, una molécula de metano (gas natural), se puede escribir como CH_4 porque está compuesta por un átomo de carbono y cuatro átomos de hidrógeno. Las fórmulas estructurales como las mostradas en la **Figura BH4.1b** muestran cómo están unidos los átomos de la molécula, indicando cada enlace con un guión. La fórmula estructural del metano indica que cada uno de los cuatro átomos de hidrógeno forma un enlace covalente con el carbono, y que el carbono forma un total de cuatro enlaces covalentes. Observa que los enlaces covalentes simples se simbolizan con un guión simple; los dobles enlaces se denotan con dos guiones.

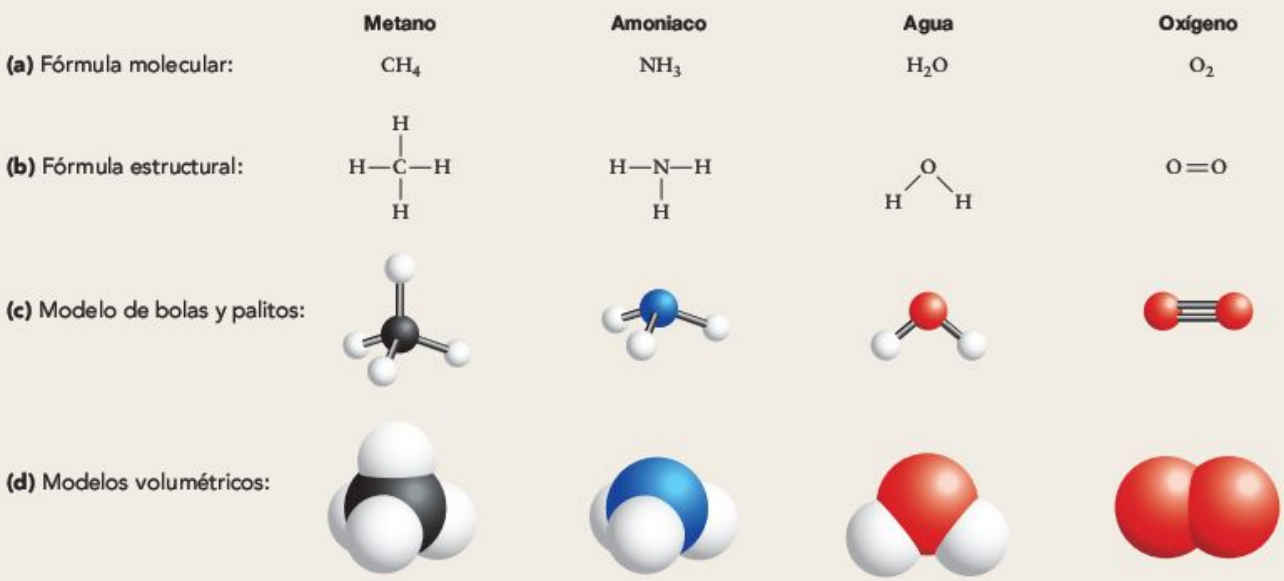


FIGURA BH4.1 Las moléculas pueden representarse de distintas maneras.

EJERCICIO El dióxido de carbono está compuesto por un átomo de carbono que forma un doble enlace con cada uno de los dos átomos de oxígeno, para un total de cuatro enlaces. Es una molécula lineal. Escribe la fórmula molecular del dióxido de carbono, y después dibuja su fórmula estructural, un modelo de bolas y palitos y un modelo volumétrico.

Incluso las moléculas simples tienen formas características, porque los distintos átomos establecen enlaces covalentes con ángulos diferentes. Los modelos de bolas y palitos y los volumétricos muestran con precisión la geometría de los enlaces. En el modelo de bolas y palitos, el palito se usa para representar un enlace covalente (véase **Figura BH4.1c**). En los modelos volumétricos, los átomos están simplemente pegados unos a otros en los lugares adecuados (véase **Figura BH4.1d**).

Átomo	Símbolo	Nº de enlaces que puede formar	Color estándar*
Hidrógeno	H	1	blanco
Carbono	C	4	negro
Nitrógeno	N	3	azul
Oxígeno	O	2	rojo
Sodio	Na	1	(no se usa en este texto)
Magnesio	Mg	2	(no se usa en este texto)
Fósforo	P	5	naranja o morado
Azufre	S	2	amarillo
Calcio	Ca	2	(no se usa en este texto)

*En los modelos volumétricos y de bolas y palitos.

Para aprender más de una molécula cuando observas una estructura química, hazte tres preguntas:

1. *¿Es polar la molécula? (es decir, ¿algunas partes están más positivamente o negativamente cargadas que otras?)* Las moléculas que contienen átomos de nitrógeno o de oxígeno suelen ser polares, porque estos átomos son muy electronegativos (véase Capítulo 2). Esta característica es importante porque las moléculas polares se disuelven en agua.
2. *¿Muestra la fórmula estructural átomos que podrían participar en reacciones químicas?* Por ejemplo, ¿tiene átomos cargados o grupos amino (—NH_2) o carboxilo (—COOH) que podrían funcionar como una base o un ácido?
3. *En los modelos de bolas y palitos, y especialmente en los modelos volumétricos de grandes moléculas, ¿hay algún aspecto interesante en su forma global?* Por ejemplo, ¿hay un surco donde podría unirse una proteína al DNA, o una hendidura donde un sustrato podría sufrir una reacción en una enzima?

Logaritmos

Probablemente has aprendido algo de los logaritmos en clases de matemáticas, y encontrarás logaritmos en varios puntos de este curso. Los logaritmos son una forma de trabajar con potencias, es decir, con números que se multiplican por sí mismos una o más veces. Los científicos usan los exponenciales para representar potencias. Por ejemplo:

$$a^x = y$$

significa que si multiplicas a por sí misma x veces, el resultado es y. En los exponenciales, a se llama base y x es el exponente. Toda la expresión se llama función exponencial.

¿Qué pasa si conoces y y a y quieres conocer x? Aquí es donde intervienen los logaritmos.

$$x = \log_a y$$

Esta ecuación se lee: x es igual al logaritmo de y en base a. Los logaritmos son un modo de resolver funciones exponenciales. Son importantes porque muchos procesos en Biología (y Química y Física, también) son de naturaleza exponencial. Para entender lo que sucede, tienes que describir el proceso con una función exponencial y después usar logaritmos para trabajar con esa función.

Aunque la base puede ser cualquier número, la mayoría de los científicos usan solo dos bases cuando emplean logaritmos: 10 y e. Los logaritmos de base 10 son tan frecuentes que habitualmente su símbolo es log y en vez de $\log_{10} y$. Un logaritmo en base e se llama logaritmo natural y se denota por ln (pronunciado «ele-ene») en vez de log. Así, ln y es el «logaritmo natural de y». La base e es un número irracional (como π) que es aproximadamente igual a 2,718. Al igual que 10, e es simplemente un número. Pero tanto 10 como e tienen propiedades que hacen muy conveniente su empleo en Biología (y Química y Física).

La mayoría de las calculadoras científicas tienen teclas que te permiten resolver problemas que impliquen la base 10 y la base e. Por ejemplo, si conoces y, te dirán lo que es el log y o ln y, lo que significa que resolverán la x del ejemplo anterior. También te permitirán encontrar un número cuando sabes su logaritmo en base 10 o base e. O dicho de otro modo, te dirán lo que es y si conoces x, e y es igual a e^x o 10^x. Esto se llama tomar antilogaritmos. En la mayoría de los casos, usarás el botón de segunda función o inversa de la calculadora para encontrar el antilogaritmo (encima de la tecla log o ln).

Para practicar con la calculadora, consideremos la siguiente ecuación:

$$10^2 = 100$$

Si pones 100 en la calculadora y después das la tecla log, la pantalla debería mostrar un 2. El logaritmo te dice cuál es el exponente. Ahora aprieta la tecla antilogaritmo con el 2 en la pantalla. El resultado debería ser 100. El antilogaritmo resuelve la función exponencial, dada la base y el exponente.

Si las matemáticas no son tu fuerte, querrás practicar más con logaritmos, los verás a menudo en la carrera. Recuerda que, una vez entendida la notación básica, no hay nada misterioso en los logaritmos. Son simplemente un modo de resolver funciones exponenciales, que describen lo que sucede cuando algo se multiplica por sí mismo cierto número de veces, como las células que se dividen y después vuelven a dividirse una y otra vez.

Los logaritmos también aparecerán cuando estudies algo que pueda tener un gran intervalo de valores, como la concentración de iones de hidrógeno en una solución o la intensidad de sonido que puede detectar el oído humano. En casos como estos, es conveniente expresar los números como exponentes. Usar exponentes hace que un gran intervalo de números sea más pequeño y manejable. Por ejemplo, en vez de decir que la concentración de iones de hidrógeno en una solución puede variar de 1 a 10^{-14}, la escala del pH te permite decir simplemente que varía entre 1 y 14. En vez de dar el valor real, se expresa como un exponente. Solo simplifica las cosas.

Realización de mapas conceptuales

Un mapa conceptual es un instrumento gráfico para organizar y expresar lo que sabes de un asunto. Tiene dos elementos principales: (1) conceptos identificados por palabras o frases cortas y situados en un cuadro o círculo, y (2) flechas rotuladas que unen físicamente dos conceptos y explican la relación entre ellos. Los conceptos están dispuestos jerárquicamente en una página, con los conceptos más generales arriba y las ideas más concretas abajo.

La combinación de un concepto, una palabra nexo y un segundo concepto se llama proposición. Los mapas conceptuales buenos también tienen uniones cruzadas, es decir, flechas rotuladas que conectan distintos elementos de la jerarquía a lo largo de la página.

Los mapas conceptuales fueron creados por Joseph Novak en 1972 y han demostrado ser una eficaz herramienta de estudio y aprendizaje. Pueden ser especialmente útiles si se construyen en grupo, o cuando distintos individuos intercambian y critican mapas conceptuales que han creado cada uno por su lado. Aunque los mapas conceptuales tienen calidades muy diferentes y pueden calificarse según criterios objetivos, hay muchas formas igualmente válidas de construir mapas conceptuales de alta calidad sobre un tema determinado.

Cuando te piden que construyas un mapa conceptual en este texto, generalmente te dan al menos una lista parcial de los conceptos que debes usar. Como ejemplo, imagina que te pidieran construir un mapa conceptual sobre el diseño experimental y te dieran los siguientes conceptos: resultados, predicciones, tratamiento control, tratamiento experimental, condiciones controladas (idénticas), conclusiones, experimento, hipótesis puesta a prueba, hipótesis nula. La **Figura BH6.1** muestra un posible mapa conceptual.

El Dr. Doug Luckie, que utiliza intensamente los mapas conceptuales en su docencia en la *Michigan State University*, señala que los mapas conceptuales buenos tienen cuatro características.

- Muestran una jerarquía organizada, que indica cómo se relaciona cada concepto del mapa con conceptos mayores y menores.
- Las palabras de los conceptos son específicas, no vagas.
- Las proposiciones son precisas.
- Hay uniones cruzadas entre distintos elementos de la jerarquía de conceptos.

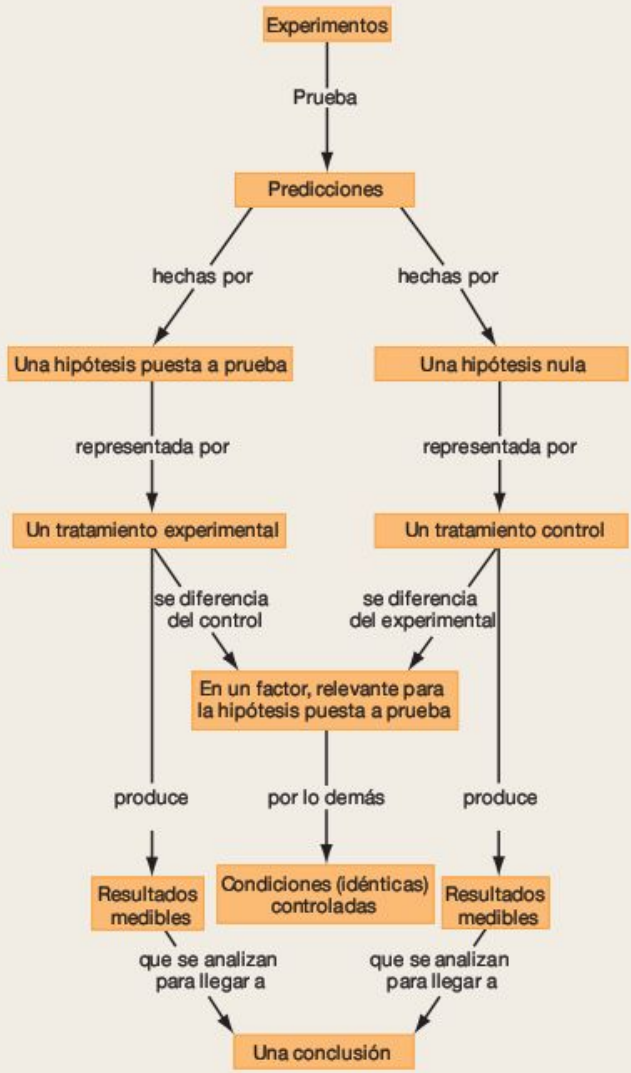


FIGURA BH6.1 Mapa conceptual sobre los principios del diseño experimental.

Cuando practiques construyendo mapas conceptuales, revisa estos criterios y úsalos para evaluar tu propio trabajo, así como el trabajo de tus compañeros. En la página web de este texto se amplían los mapas conceptuales. Hay información adicional además de enlaces a *software* para realizar mapas conceptuales, desarrollado por el Dr. Luckie.

Uso de la electroforesis para separar moléculas

En biología molecular, la técnica estándar para separar y analizar proteínas y ácidos nucleicos se llama electroforesis en gel o, simplemente, electroforesis (literalmente, «electricidad-movimiento»). Puedes utilizar la electroforesis en el laboratorio durante este curso, y seguro que analizarás datos derivados de electroforesis en este texto.

El principio subyacente a la electroforesis es bastante sencillo. Las proteínas y los ácidos nucleicos están cargados. Como resultado, estas moléculas se mueven cuando se las coloca en un campo eléctrico. Las moléculas con carga negativa se mueven hacia el electrodo positivo (el extremo positivo del campo) y las moléculas con carga positiva se mueven hacia el electrodo negativo (el extremo negativo). Para separar una mezcla de macromoléculas de modo que se puedan aislar y analizar de una en una, los investigadores colocan la muestra en una sustancia gelatinosa. El «gel» está compuesto por grandes moléculas que forman una matriz de fibras. La presencia de las fibras impide que las moléculas de la muestra se muevan al azar, pero la matriz gelatinosa también tiene poros que las moléculas pueden atravesar. Cuando se aplica un campo eléctrico a través del gel, las moléculas del pocillo se mueven a través del gel hacia un electrodo. Las moléculas más pequeñas o con más carga respecto a su tamaño se mueven más rápido que las moléculas más grandes o con menos carga. A medida que se mueven, las moléculas se separan según su tamaño y carga.

La **Figura BH7.1** muestra el esquema de la electroforesis usada en un experimento que investiga cómo polimerizan las moléculas de RNA, descrito en el Capítulo 4. El paso 1 muestra cómo los investigadores cargaron muestras de macromoléculas, tomadas en distintos días del experimento, en cavidades o «pocillos» en la parte superior del bloque de gel. En este caso, y en muchos otros, los investigadores también rellenan un pocillo con una muestra que contiene fragmentos de un tamaño conocido, llamado tamaño estándar o «escala». En el paso 2, los investigadores sumergieron el gel en una solución que conduce la electricidad y aplicaron un voltaje a través del gel. Una vez que las muestras hubieron recorrido el gel du-

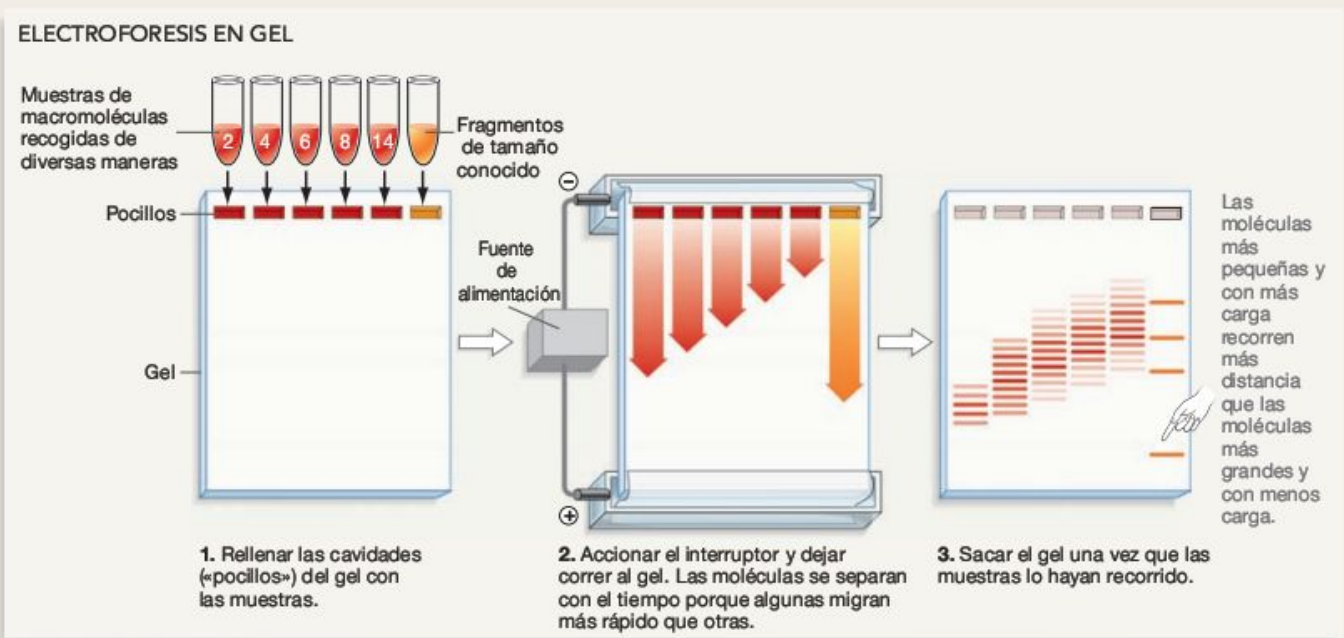


FIGURA BH7.1 Las macromoléculas se pueden separar mediante electroforesis en gel.

PREGUNTA El DNA y el RNA migran hacia el electrodo positivo. ¿Por qué están cargadas negativamente estas moléculas?

rante cierto tiempo (paso 3), eliminaron el campo eléctrico. Para entonces, las moléculas de distinto tamaño y carga se habían separado. En este caso, las moléculas pequeñas de RNA habían alcanzado el fondo del gel. Por encima de ellas estaban las moléculas de RNA más grandes, que avanzaban más despacio.

Una vez separadas las moléculas de esta forma, tienen que ser detectadas. A menudo, las proteínas y los ácidos nucleicos pueden teñirse. En este caso, no obstante, los investigadores habían unido un átomo radiactivo a los monómeros usados en el experimento, de modo que pudieran visualizar los polímeros resultantes disponiendo una película de rayos X sobre el gel. Esta técnica para visualizar macromoléculas se llama autorradiografía. Si las muestras se cargan en un pocillo rectangular, como se hace habitualmente, las moléculas de un tamaño y carga concretos forman una banda en la autorradiografía.

La autorradiografía resultante del experimento de polimerización se muestra en la **Figura BH7.2.** Las muestras, tomadas en los días 2, 4, 6, 8 y 14 del experimento, están marcadas en la parte inferior. El surco de la derecha contiene macromoléculas de tamaño conocido: este surco se usa para calcular el tamaño de las moléculas de las muestras experimentales. Las bandas que aparecen en cada surco de muestra representan los distintos polímeros formados. Las bandas más oscuras contienen más marcador radiactivo, lo que indica la presencia de muchas moléculas radiactivas. Las bandas más claras contienen menos moléculas.

Para interpretar un gel, hay que buscar (1) la presencia o ausencia de bandas en algunos surcos (es decir, en algunas muestras del experimento, comparadas con otras). Por ejemplo, de los datos de la Figura BH7.2 pueden extraerse varias conclusiones. En primer lugar, en cada estadio se formaron distintos polímeros. Tras el segundo día, por ejemplo, se habían formado polímeros de 12 a 18 monómeros en las partículas de arcilla usadas en este experimento. En segundo lugar, la longitud total de los polímeros producidos aumentaba con el tiempo. Al final del día decimocuarto, la mayoría de las moléculas de RNA tenían entre 20 y 40 monómeros.

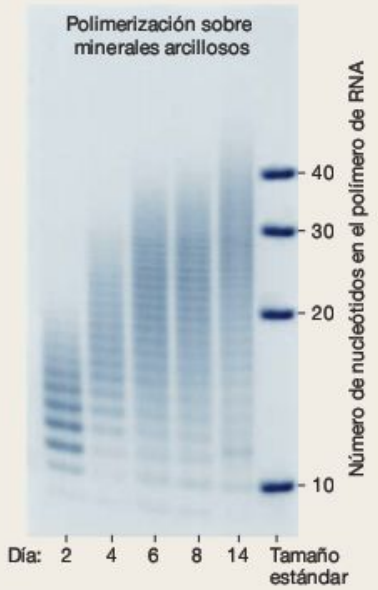


FIGURA BH7.2 La autorradiografía es una técnica para ver macromoléculas. Las moléculas de un gel pueden visualizarse de distintas formas. En este caso, las moléculas de RNA del gel impactaron una película de rayos X porque tenían átomos radiactivos unidos. Cuando se revela, a la película se la llama autorradiografía.

EJERCICIO Añade rótulos a la fotografía en los que se lea «Parte superior del gel: moléculas grandes» y «Parte inferior del gel: moléculas pequeñas».

BioHabilidades 8

Observación de estructuras y procesos microscópicos

Con el ojo desnudo es imposible ver buena parte de la biología. Los biólogos tienen que usar microscopios para estudiar pequeños organismos pluricelulares, células individuales y los contenidos celulares. Y para entender cómo son macromoléculas concretas o maquinarias plurimoleculares como los ribosomas, los investigadores usan datos de una técnica llamada cristalografía por rayos X.

Probablemente usarás microscopios de disección y prepararás microscopios ópticos para ver muestras en el laboratorio a lo largo de este curso, y por todo el texto verás imágenes generadas en otros tipos de microscopios y de los datos de la cristalografía por rayos X. Una de las habilidades básicas que adquirirás como estudiante de biología, por tanto, será comprender la base del funcionamiento de estas técnicas. La clave es reconocer que cada estrategia de visualización de estructuras microscópicas tiene puntos fuertes y débiles. Como resultado, cada técnica es adecuada para estudiar ciertos tipos o aspectos de células o moléculas.

Tendencias en microscopia: mayor magnificación y claridad

Si usas un microscopio de disección en el laboratorio, verás que funciona magnificando la luz que rebota sobre un espécimen completo, generalmente un organismo vivo. Podrás ver el espécimen en tres dimensiones, motivo por el que a estos instrumentos se los llama a veces estereomicroscopios, pero la magnificación máxima solo es de 20 a 40 veces el tamaño normal (20-40×).

Para ver objetos más pequeños, probablemente usarás un microscopio compuesto. Los microscopios compuestos magnifican la luz que atraviesa un objeto. Los instrumentos usados en laboratorios de cursos de introducción suelen alcanzar aumentos de 400×; los microscopios compuestos más sofisticados del mercado pueden alcanzar unos 2.000×. Esto es suficiente para ver células eucariotas o bacterianas individuales y observar estructuras grandes intracelulares, como cromosomas condensados (véase Capítulo 11). Para preparar un espécimen para el microscopio óptico compuesto, generalmente se cortan los tejidos o las células para crear una sección lo suficientemente delgada como para que la luz pueda atravesarla eficazmente. A continuación se tiñe la sección para aumentar el contraste y permitir que las estructuras sean visibles. En muchos casos, se usan distintos tipos de tinciones para resaltar diferentes estructuras.

Hasta la década de 1950, el microscopio compuesto era la única herramienta de los biólogos para ver las células directamente. Pero la invención del microscopio electrónico supuso una nueva manera de ver los especímenes. Ahora disponemos de dos tipos fundamentales de microscopia electrónica: uno que permite a los investigadores examinar secciones transversales de células con una magnificación extraordinariamente grande, y otro que ofrece una vista de las superficies con un aumento algo menor.

Microscopia electrónica de transmisión (TEM)

El microscopio electrónico de transmisión es una herramienta extraordinariamente eficaz para ver la estructura celular con gran magnificación. El TEM forma una imagen a partir de los electrones que atraviesan un espécimen, igual que un microscopio óptico forma una imagen a partir de los rayos de luz que atraviesan el espécimen.

Los biólogos que quieren ver una célula bajo el microscopio electrónico de transmisión empiezan «fijando» la célula, lo que significa que la tratan con un agente químico que estabiliza la estructura y los contenidos celulares alterándolos lo mínimo posible. A continuación permeabilizan la célula con un plástico epoxi que hace rígida la estructura. Una vez endurecido el epoxi, la célula se puede cortar en secciones extremadamente finas con una cuchilla de cristal o diamante. Por último, los especímenes cortados se impregnan con un metal, generalmente plomo (el motivo de este último paso se explica más adelante).

La **Figura BH8.1a** muestra esquemáticamente cómo funciona el microscopio electrónico de transmisión. Un filamento de tungsteno en la parte superior de la columna produce un haz de electrones, que se dirige hacia abajo. (Se extrae todo el aire de la columna, de modo que el haz de electrones no sea dispersado por colisiones con las moléculas de aire). El haz de electrones atraviesa una serie de lentes y el espécimen. Las lentes son realmente electroimanes, que alteran el recorrido del haz de un modo similar a las lentes de cristal de un microscopio de disección o compuesto, que desvían la luz. Las lentes magnifican y enfocan la imagen en una pantalla en la parte inferior de la columna. Allí los electrones alcanzan una capa de cristales fluorescentes, que responden emitiendo luz visible, igual que una pantalla de televisión. Cuando el microscopista desplaza la pantalla y permite que los electrones revelen una película en blanco y negro, el resultado es una microfotografía, una fotografía de la imagen producida por microscopia.

La imagen en sí misma es creada por los electrones que atraviesan el espécimen. Si no hubiera un espécimen, pasarían todos los electrones y la pantalla (y la microfotografía) sería uniformemente brillante. Desgraciadamente, los materiales ce-

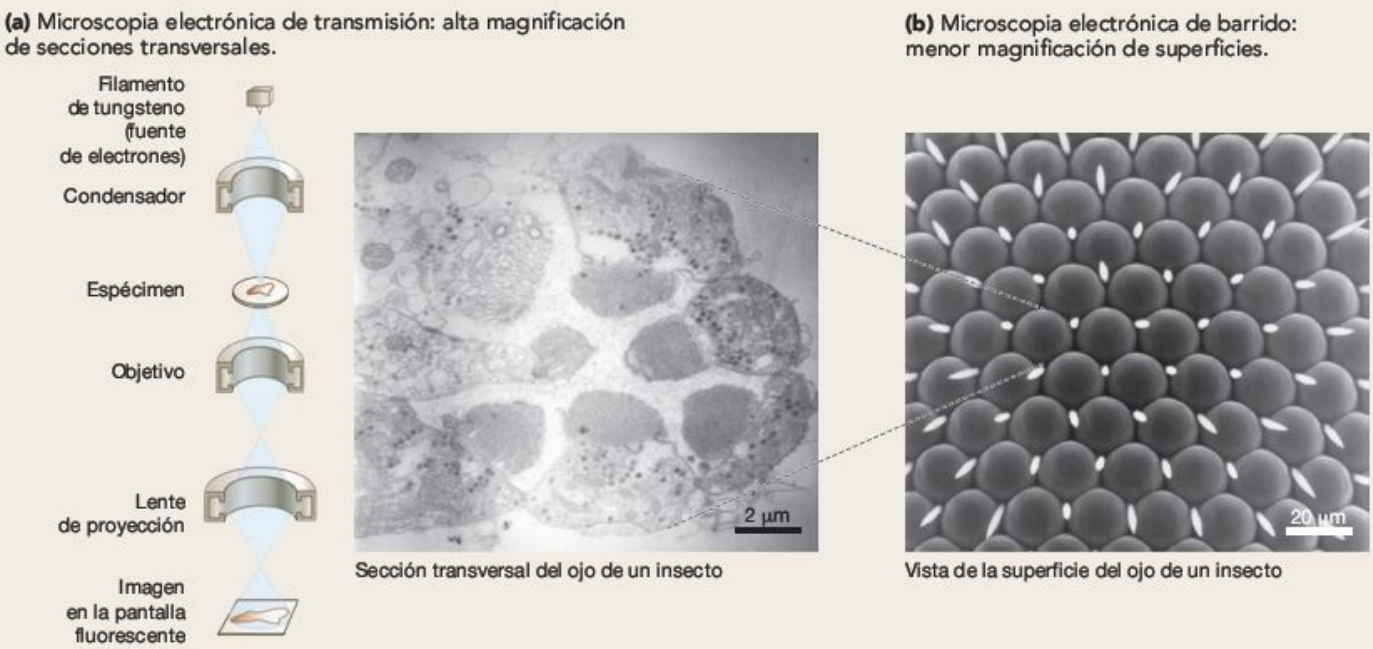


FIGURA BH8.1 Hay dos tipos básicos de microscopia electrónica.

lulares por sí mismos también aparecerían bastante uniformes y brillantes. Esto es así porque la capacidad de un átomo de desviar un electrón depende de su masa. A su vez, la masa de un átomo depende de su número atómico. Los átomos de hidrógeno, carbono, oxígeno y nitrógeno que dominan las moléculas biológicas tienen números atómicos bajos. Por esta razón los biólogos deben impregnar las secciones celulares con soluciones de plomo. El plomo tiene un número atómico alto y dispersa eficazmente los electrones. Las distintas macromoléculas captan los átomos de plomo en distintas cantidades, de modo que el metal funciona como una «tinción» que produce contraste. Con el TEM, las áreas de metal denso dispersan más el haz de electrones, produciendo áreas oscuras en las microfotografías.

La ventaja del TEM es que puede magnificar los objetos hasta 250.000×, lo que significa que las estructuras intracelulares son claramente visibles. Los inconvenientes son que los investigadores están limitados a observar material muerto y cortado, y que deben tener cuidado para que el proceso de preparación no distorsione el espécimen.

Microscopia electrónica de barrido (SEM)

El microscopio electrónico de barrido es la herramienta más útil que tienen los biólogos para observar las superficies celulares. Los materiales se preparan para la microscopia electrónica de barrido cubriendo su superficie con una capa de átomos de metal. Para crear una imagen de esa superficie, el microscopio recorre la superficie con un estrecho haz de electrones. A continuación, los electrones que se reflejan en esa superficie o que son emitidos por los átomos de metal en respuesta al haz llegan a un detector. La señal del detector controla un segundo haz de electrones, que recorre una pantalla similar a una de TV y forma una imagen aumentada hasta 50.000 veces el tamaño del objeto. Como el SEM registra sombras y luces, la imagen tiene una apariencia tridimensional (**Figura BH8.1b**). Sin embargo, no puede magnificar los objetos tanto como el TEM.

Estudio de células vivas y procesos en tiempo real

Hasta la década de 1960, los biólogos no podían tener imágenes claras y de grandes aumentos de células vivas. Pero una serie de innovaciones de las últimas décadas ha hecho posible observar organelas y estructuras subcelulares en acción.

El desarrollo de la videomicroscopia, en la que la imagen de un microscopio óptico es capturada por una videocámara en vez de por el ojo o una película fotográfica, fue toda una revolución. Permitió ver especímenes con mayor aumento, porque las videocámaras son más sensibles a pequeñas diferencias en el contraste que el ojo humano o las cámaras fijas. También facilitó mantener a organismos vivos funcionando normalmente, porque la mayor sensibilidad a la luz de las videocámaras permite su uso con poca iluminación, de modo que los especímenes no se sobrecalientan. Y cuando fue posible digitalizar las imágenes de vídeo, los investigadores empezaron a usar ordenadores para eliminar el material desenfocado del entorno y aumentar la claridad de la imagen.

Otra importante innovación fue el uso de una molécula fluorescente llamada proteína fluorescente verde, o GFP, que permite a los investigadores marcar moléculas o estructuras concretas y seguir su movimiento en el tiempo. En la naturaleza, la GFP es sintetizada por las medusas que producen fluorescencia (emiten luz). Al unir moléculas de GFP a otra proteína y después insertándola en una célula, los investigadores pueden seguir el recorrido de la proteína en el tiempo e incluso grabar en vídeo su movimiento. Por ejemplo, los investi-

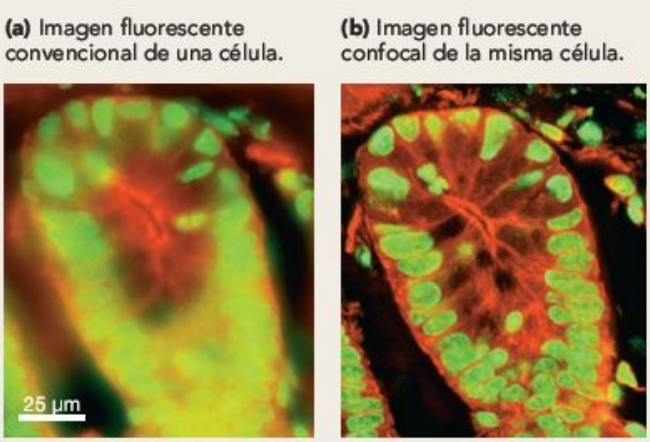


FIGURA BH8.2 La microscopia confocal proporciona imágenes nítidas de células vivas. (a) La imagen convencional de esta célula del intestino de ratón es borrosa, porque resulta de la luz emitida por toda la célula. **(b)** La imagen confocal es nítida porque resulta de la luz emitida en un único plano de la célula.

gadores han grabado proteínas marcadas con GFP en su transporte desde el ER rugoso al aparato de Golgi y de ahí a la membrana plasmática. Esto es biología celular: la película.

Observación de estructuras en tres dimensiones

El mundo es tridimensional. Para entender cómo funcionan las estructuras y macromoléculas microscópicas, es esencial entender su forma y relación espacial. Consideremos tres técnicas usadas actualmente para reconstruir la estructura tridimensional de células, organelas y macromoléculas:

- La microscopia confocal se realiza montando células que han sido tratadas con uno o más marcajes fluorescentes en un portaobjetos, y después enfocando un haz de luz ultravioleta a una profundidad específica dentro del espécimen. El marcaje fluorescente emite entonces una luz visible como respuesta. Un detector de esta luz se dispone entonces en la posición exacta en la que queda enfocada la luz emitida. El resultado es una imagen nítida de un plano preciso de la célula estudiada (**Figura BH8.2**). Alterando el plano focal, el investigador puede grabar imágenes de distintas profundidades del espécimen; a continuación, un ordenador genera una imagen tridimensional de la célula.
- La tomografía electrónica utiliza un microscopio electrónico de transmisión para generar una imagen tridimensional de una organela o de otra estructura subcelular. El espécimen se rota alrededor de un único eje, mientras el investigador toma muchas «instantáneas». A continuación, las imágenes individuales se ensamblan en un ordenador. Esta técnica ha proporcionado una visión mucho más precisa de la estructura mitocondrial de lo que era posible usando el TEM tradicional (véase Capítulo 7).
- La cristalografía por rayos X, o el análisis de difracción de rayos X, es la técnica más usada para reconstruir la estructura tridimensional de las moléculas. Como su nombre implica, el procedimiento se basa en bombardear cristales de una molécula con rayos X. Los rayos X se diseminan de formas precisas cuando interaccionan con los electrones que rodean los átomos de un cristal, produciendo un patrón de difracción que puede registrarse en una película de rayos X o en otros tipos de detectores (**Figura BH8.3**). Variando la orientación del haz de rayos X cuando alcanza el cristal y registrando los distintos patrones de difracción resultantes, los investigadores pueden construir un mapa que represente la densidad de electrones del cristal. Relacionando estos mapas de densidad de electrones con la información acerca de la estructura primaria del ácido nucleico o proteína en cuestión, se puede construir un modelo tridimensional de la molécula. Prácticamente todos los modelos moleculares de este libro se construyeron a partir de los datos obtenidos mediante cristalografía por rayos X.

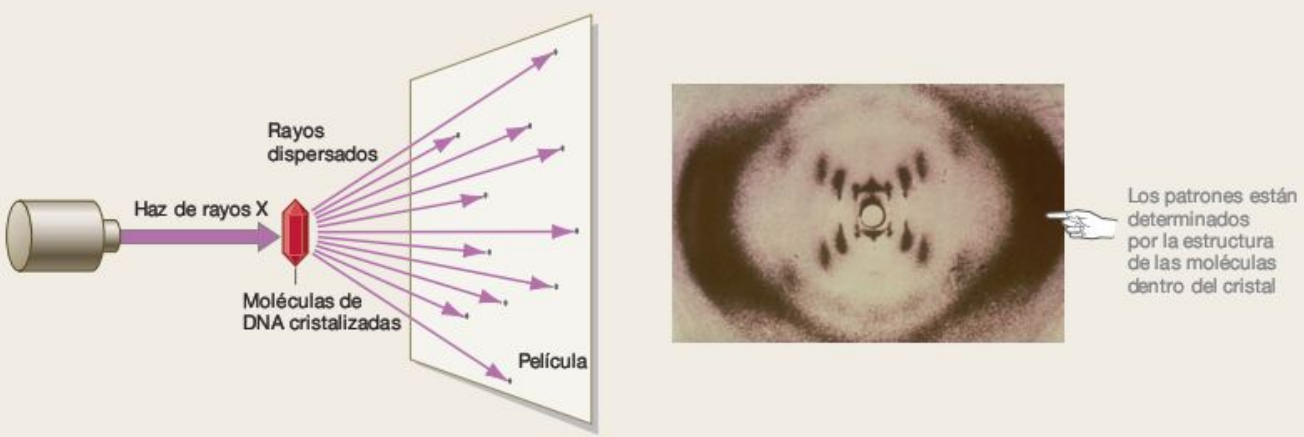


FIGURA BH8.3 Cristalografía por rayos X. Cuando se bombardea con rayos X a moléculas cristalizadas, la radiación se dispersa en patrones característicos. La fotografía de la derecha muestra una película de rayos X que registró el patrón de la radiación dispersada de moléculas de DNA.

Combinación de probabilidades

En varios ejemplos de este libro, tendrás que combinar las probabilidades de distintos acontecimientos para resolver un problema. Una de las aplicaciones más frecuentes son los problemas de genética. Por ejemplo, las tablas de Punnett funcionan porque se basan en dos leyes fundamentales de la probabilidad, llamadas ley de la intersección («cuando se dan los dos») y ley de la unión («uno u otro»). Cada regla se aplica a una situación diferente.

La regla de la intersección se aplica cuando quieres saber la probabilidad de que dos o más sucesos independientes ocurran a la vez. Veamos qué sucede al tirar dos dados como ejemplo. ¿Cuál es la probabilidad de sacar dos seises? Estos dos sucesos son independientes, porque la probabilidad de sacar un seis en un dado no tiene ningún efecto sobre la probabilidad de sacar un seis en el otro dado. (Del mismo modo, la probabilidad de conseguir un gameto con el alelo *R* de un progenitor no tiene ningún efecto sobre la probabilidad de conseguir un gameto con el alelo *R* del otro progenitor. Los gametos se unen al azar). La probabilidad de sacar un seis en el primer dado es 1/6. La probabilidad de sacar un seis en el segundo dado también es de 1/6. Por tanto, la probabilidad de sacar un seis en los dos dados es de $1/6 \times 1/6 = 1/36$. En otras palabras, si tiraras dos dados 36 veces, esperarías sacar dos seises una vez, en promedio. Debería tener sentido que la ley de la intersección también se llame ley de la multiplicación o del producto. En el caso de un cruce entre dos progenitores heterocigotos para el gen *R*, la probabilidad de conseguir un alelo *R* del padre es 1/2 y la probabilidad de conseguir *R* de la madre es 1/2. Por tanto, la probabilidad de conseguir ambos alelos y crear un descendiente con el genotipo *RR* es $1/2 \times 1/2 = 1/4$.

La regla de la unión, por el contrario, se aplica si quieres saber la probabilidad de que ocurra un suceso cuando hay varias formas de que se produzca ese suceso. En este caso, la probabilidad de que ocurra el suceso es la suma de las probabilidades de que ocurra cada forma. Por ejemplo, imagina que quieres saber la probabilidad de sacar un uno o bien un seis cuando tiras el dado. La probabilidad de sacar cada uno de los números es 1/6, de modo que la probabilidad de conseguir uno o el otro es $1/6 + 1/6 = 1/3$. (La ley de la unión también se llama ley de la adición o de la suma). Si tiras el dado tres veces, en promedio esperarías sacar un uno o un seis una vez. En el caso de un cruce entre dos progenitores heterocigotos para el gen *R*, la probabilidad de conseguir un alelo *R* del padre y un alelo *r* de la madre es $1/2 \times 1/2 = 1/4$. Del mismo modo, la probabilidad de conseguir un alelo *r* del padre y un alelo *R* de la madre es $1/2 \times 1/2 = 1/4$. Por tanto, la probabilidad combinada de conseguir el genotipo *Rr* de cualquiera de las dos formas es de $1/4 + 1/4 = 1/2$.

Preguntas

1. Imagina que cuatro alumnos tiran una moneda cada uno. ¿Cuál es la probabilidad de sacar cuatro «cruces»?
2. En una sola tirada, ¿cuál es la probabilidad de sacar un dos, un tres o un seis en el dado?

Respuestas: 1. $1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 = 1/16$; 2. $1/6 + 1/6 + 1/6 = 1/2$.

Glosario

Aberturas branquiales faríngeas Conjunto de aberturas paralelas desde la garganta a través del cuello hacia el exterior. Rasgo diagnóstico de cordados.

Abiótico No vivo (p. ej., aire, agua y suelo). Comparar con **biótico.**

Abscisión En plantas, el normal desprendimiento (a menudo estacional) de hojas, frutas o flores.

Absorción En animales, la toma de iones y pequeñas moléculas derivadas de los alimentos a través del revestimiento intestinal y hacia el torrente sanguíneo.

Aceite Grasa que es líquida a temperatura ambiente.

Acelomado Animal que carece de una cavidad corporal interna (celoma). Comparar con **celomado y pseudocelomado.**

Receptor de electrones Reactivo que gana un electrón y es reducido en una reacción de reducción-oxidación.

Acervo genético Todos los alelos de todos los genes en una determinada población.

Acetilación Adición de un grupo acetilo (CH_3COO^-) a una molécula.

Acetil-CoA Molécula producida por la oxidación del piruvato (producto final de la glucólisis) en una reacción catalizada por la piruvato-deshidrogenasa. Puede entrar en el ciclo de Krebs y también se utiliza como fuente de carbono en la síntesis de ácidos grasos, esteroides y otros compuestos.

Acetilcolina (ACh) Neurotransmisor, liberado por células nerviosas en las uniones neuromusculares, que desencadena la contracción de las fibras musculares. También se usa como neurotransmisor entre neuronas.

Ácido abscísico (ABA) Hormona vegetal que inhibe la elongación celular y estimula la eliminación de hojas y la latencia.

Ácido Cualquier compuesto que cede protones o acepta electrones durante una reacción química o que libera iones de hidrógeno cuando se disuelve en agua.

Ácido desoxirribonucleico (DNA) Ácido nucleico compuesto de desoxirribonucleótidos que lleva la información genética de una célula. Generalmente aparece como dos hebras entrelazadas, pero pueden estar separadas. Véase **doble hélice.**

Ácido graso Lípido que consiste en una cadena de hidrocarburo unida a un grupo carboxilo (–COOH) en uno de los extremos. Utilizado por muchos organismos para almacenar energía química, un componente importante de grasas animales y vegetales.

Ácido nucleico Macromolécula compuesta de monómeros de nucleótidos. Generalmente utilizado por las células para almacenar o transmitir información hereditaria. Incluye ácido ribonucleico y ácido desoxirribonucleico.

Ácido ribonucleico (RNA) Ácido nucleico compuesto por ribonucleótidos, que por lo general es de cadena simple y actúa como componente estructural de los ribosomas (rRNA), de los transportadores de aminoácidos (tRNA) y de los traductores del mensaje del código del DNA (mRNA).

Ácido salicílico Compuesto producido por plantas que puede desempeñar un papel en la resistencia sistémica adquirida (SAR) contra los patógenos; un componente de la aspirina.

Ácido úrico Producto de excreción blanquecino de aves, reptiles y artrópodos terrestres. Se utiliza para eliminar del cuerpo el exceso de nitrógeno derivado de la descomposición de los aminoácidos. Comparar con **urea.**

Aclimatación Adaptación gradual y fisiológica de un organismo a nuevas condiciones ambientales que se producen de forma natural o como parte de un experimento de laboratorio.

Acoplamiento energético En el metabolismo celular, el mecanismo por el cual la energía liberada de una reacción exergónica (comúnmente, la hidrólisis de ATP); se utiliza para generar una reacción endergónica.

Acrosoma Estructura en forma de caperuza, situada en la cabeza del espermatozoide, que contiene enzimas capaces de disolver las cubiertas de un óvulo.

ACTH Véase **hormona adrenocorticotropa.**

Actina Proteína globular que puede ser polimerizada para formar filamentos. Los filamentos de actina forman parte del citoesqueleto y constituyen los filamentos finos en las fibras del músculo esquelético.

Adaptación Cualquier rasgo hereditario que aumenta la eficacia del individuo con dicho rasgo, en un entorno determinado, en comparación con los individuos que no lo tienen.

Adenilil ciclasa Enzima que puede catalizar la formación de AMP cíclico (cAMP) del ATP. Involucrada en el control de la transcripción de varios operones en procariotas y en algunas vías de transducción de señales eucariotas.

Adenosín difosfato (ADP) Molécula que consiste en una adenina, un azúcar y dos grupos fosfatos. La adición de un tercer grupo fosfato produce adenosina trifosfato (ATP).

Adenosina trifosfato (ATP) Molécula que consiste en una adenina, un azúcar y tres grupos fosfato que pueden ser hidrolizados para liberar energía. Universalmente utilizado por las células para almacenar y transferir energía.

Adhesión selectiva Tendencia de las células de un determinado tejido a adherirse a otras células del mismo tipo.

Adhesión Tendencia de diversas moléculas a aferrarse entre sí debido a fuerzas de atracción. Comparar con **cohesión.**

Adipocito Célula lipídica.

ADP Véase **adenosín difosfato.**

Adrenalina Véase **epinefrina.**

Aeróbico Se refiere a cualquier proceso metabólico, célula u organismo que utiliza oxígeno como receptor de electrones. Comparar con **anaeróbico.**

Aerobio facultativo Cualquier organismo que pueda realizar respiración aeróbica cuando hay oxígeno disponible que sirva como aceptor de electrones, pero puede cambiar a la fermentación cuando este no lo es.

Agalla Crecimiento tumoral que se forma en plantas infectadas con ciertas bacterias o parásitos.

Agar Mezcla gelatinosa de polisacáridos, comúnmente utilizada para cultivar células en medios sólidos.

Aglutinación Agregación de células, normalmente causada por anticuerpos.

Agricultura sostenible Técnicas agrícolas que están diseñadas para mantener la calidad del suelo y la productividad a largo plazo.

Agua metabólica Agua que se produce como subproducto de la respiración celular.

Aguas subterráneas Agua bajo la superficie terrestre.

Aislamiento postcigótico Aislamiento reproductivo resultante de los mecanismos que tienen lugar tras el apareamiento de individuos de dos especies diferentes. Los mecanismos más comunes son la muerte de los embriones híbridos o la reducción de la eficacia de los híbridos.

Aislamiento precigótico Aislamiento reproductivo resultante de cualquiera de los diversos mecanismos que impiden a los individuos de dos especies diferentes aparearse.

Albumen Solución de agua y proteínas (en particular albúminas), que se encuentra en los huevos amnióticos, que alimenta al embrión en crecimiento. También se denomina *clara de huevo.*

Albúmina Clase de grandes proteínas que se encuentran en plantas y animales, en particular en el albumen de huevos y en el plasma sanguíneo.

Albura Xilema más joven de la capa más externa de la madera de un tallo o raíz, que funciona principalmente en el transporte de agua.

Aldosterona Hormona producida en las glándulas suprarrenales que estimula el riñón para conservar la sal y el agua y promueve la retención de sodio.

Alelo Una versión particular de un gen.

Alfa (α)-hélice Estructura secundaria en proteínas, en la que el esqueleto del polipéptido se enrolla en forma de espiral y se estabiliza por enlaces de hidrógeno entre átomos.

Algas verdes Grupo parafilético de organismos fotosintéticos que contienen cloroplastos similares a los de las plantas verdes. A menudo clasificados como protistas, las algas verdes son los parientes vivos más cercanos de las plantas terrestres, junto con las que forman un grupo monofilético.

Alimentación óptima Concepto de que los animales se alimentan de manera que maximizan la cantidad de energía útil que toman, dados los costes de encontrar e ingerir sus alimentos y el riesgo de ser comidos mientras lo hacen.

Alimentación por filtración Véase **suspensívoro.**

Almidón Mezcla de dos polisacáridos de almacenamiento, amilosa y amilopectina, ambas compuestas de monómeros de glucosa. La amilopectina es ramificada y la amilosa no ramificada. La forma principal de almacenar hidratos de carbono en plantas.

Alopatría Condición en la que dos o más poblaciones viven en diferentes áreas geográficas. Comparar con **simpatría.**

Alopoliploidía (adj.: alopoliploide) El estado de tener más de dos juegos completos de cromosomas (poliploidía), debido a la hibridación entre especies diferentes. Comparar con **autopoliploidía.**

Alteración En Ecología, cualquier evento que irrumpa en una comunidad y que, por lo general, causan la pérdida de algunos individuos o la biomasa de la misma.

Alternancia de generaciones Ciclo de vida que implica alternancia de una etapa haploide multicelular (gametofito) con una fase diploide multicelular (esporofito). Ocurre en la mayoría de las plantas y algunos protistas.

Altruismo Cualquier comportamiento que tenga un coste para el individuo (como la bajada en la supervivencia o la reproducción) y una ventaja para el beneficiario. Véase **altruismo recíproco.**

Altruismo recíproco Comportamiento altruista intercambiado entre un par de individuos en diferentes momentos en el tiempo (es decir, a veces un individuo A ayuda a un individuo B y a veces B ayuda a A).

Alveolo Una de las diminutas bolsas de aire del pulmón de los mamíferos.

Ameba Cualquier protista unicelular que carece de una pared celular, es muy flexible en su forma y se mueve por medio de pseudópodos.

Amilasa Cualquier enzima que puede descomponer el almidón catalizando la hidrólisis de los enlaces glucosídicos entre los residuos de glucosa.

Amiloplastos Orgánulos densos de almacenaje de almidón que se asientan en la parte inferior de las células vegetales y que pueden utilizarse como detectores de gravedad.

Aminoácido Pequeña molécula orgánica con un átomo de carbono central unido a un grupo amino ($-NH_3$), a un grupo carboxilo ($-COOH$), a un átomo de hidrógeno y a un grupo lateral. Las proteínas son polímeros de 20 aminoácidos comunes.

Aminoácido esencial Aminoácido que un animal no puede sintetizar y debe obtener de la dieta. Puede referirse específicamente a uno de los ocho aminoácidos esenciales de los seres humanos adultos: isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptófano y valina.

Aminoacil tRNA Molécula de RNA de transferencia unida covalentemente a un aminoácido.

Aminoacil tRNA sintetasa Enzima que cataliza la adición de un aminoácido a su molécula de tRNA correspondiente.

Amnios Membrana dentro del huevo amniótico que rodea al embrión y lo encierra en un fluido protector (líquido amniótico).

Amniotas Uno de los principales linajes de los vertebrados (Amniota) que se reproducen con huevos amnióticos. Incluye a todos los reptiles (incluidas las aves) y mamíferos.

Amoniaco (NH_3) Pequeña molécula, producida por degradación de las proteínas y ácidos nucleicos, que es muy tóxica para las células. Es una base fuerte que gana un protón para formar el ión amonio (NH_4^+).

Amortiguador Sustancia que, en solución, actúa reduciendo al mínimo los cambios en el pH de esa solución cuando se añade un ácido o una base.

AMP cíclico (cAMP) Adenosín monofosfato cíclico. Pequeña molécula, derivada del ATP, que es muy utilizada por las células en la transducción de señales y el control transcripcional.

Anádromos Ciclo de vida en el que los adultos viven en el océano (o grandes lagos), pero migran a arroyos de agua dulce para reproducirse y poner huevos.

Anaeróbico Se refiere a cualquier proceso metabólico, célula u organismo que utiliza un aceptor de electrones distinto del oxígeno, tales como nitrato o sulfato. Comparar con **aeróbica.**

Anafase Etapa en la mitosis o la meiosis en la que los cromosomas se desplazan a los extremos opuestos de la célula.

Análisis de viabilidad poblacional (PVA) Método para estimar la probabilidad de que una población evite su extinción en un determinado periodo de tiempo.

Análisis genético Cualquiera de las diversas técnicas para la identificación de los individuos con una mutación particular.

Anatomía Estudio de la estructura física de los organismos.

Andrógeno Clase de hormonas esteroideas que normalmente promueven los rasgos masculinos (aunque las mujeres tienen algunos andrógenos también). Secretada principalmente por las gónadas y las glándulas suprarrenales.

Anélidos Miembros del filo Annelida (gusanos segmentados). Se distinguen por un cuerpo segmentado y un celoma que funciona como un esqueleto hidrostático. Los anélidos pertenecen a la rama lofotrocozoos de la protóstomos.

Aneuploidía (adj.: aneuploide) Estado de tener un número anormal de copias de un determinado cromosoma.

Anfibios Linaje de los vertebrados, muchos de los cuales respiran a través de su piel y se alimentan en tierra, pero ponen sus huevos en el agua; representan los tetrápodos más tempranos. Incluyen ranas, salamandras y cecilias.

Anfipático Contiene elementos hidrófilos e hidrófobos.

Angiosperma Planta vascular con flores que produce semillas que maduran en los ovarios (frutas). Las angiospermas formar un solo linaje. Comparar con **gimnospermas.**

Anhidrasa carbónica Enzima que cataliza la formación de ácido carbónico (H_2CO_3) a partir de dióxido de carbono y agua.

Animal Miembro de un importante linaje de eucariotas (Animalia), cuyos miembros suelen tener un organismo complejo, grande y pluricelular, comen otros organismos y son móviles.

Anión Iones con carga negativa.

Ano En animales multicelulares, el final del tracto digestivo por donde los desechos son expulsados.

Anoxigénico Se refiere a cualquier proceso o reacción que no produce oxígeno. La fotosíntesis de bacterias púrpuras sulfurosas y no sulfurosas, que no implica al fotosistema II, es anoxigénica. Comparar con **oxigénica.**

Antena Largo apéndice que se utiliza para tocar u oler.

Antera Estructura productora de polen al final de un estambre en plantas con flores (angiospermas).

Anteridio Estructura productora de gametos sexuales masculinos en la mayoría de las plantas terrestres, excepto angiospermas.

Anterior Hacia la cabeza del animal y apartado de su cola. Lo contrario de posterior.

Antibiótico Cualquier sustancia, como la penicilina, que puede matar o inhibir el crecimiento de bacterias.

Anticodón Secuencia de tres bases (triplete) en una molécula de RNA de transferencia que puede unirse a un codón de un mRNA con una secuencia complementaria.

Anticuerpo Inmunoglobulina, producida por células B, que puede unirse a una parte específica de un antígeno, marcándolo para el ataque del sistema inmunitario. Todos los anticuerpos tienen una estructura en forma de Y, su forma monomérica consta de dos cadenas ligeras idénticas y dos cadenas pesadas idénticas.

Antígeno Cualquier molécula extraña, a menudo una proteína, que puede estimular una respuesta inmunitaria por parte del sistema inmunitario.

Antiparalelo Describe la orientación opuesta de las cadenas en la doble hélice de DNA, con una hebra que va en dirección 5 '→ 3' y la otra en dirección 3 '→ 5'.

Antiportador Proteína transportadora de iones, que permite a un ión difundir en un gradiente electroquímico, utilizando la energía de ese proceso para el transporte de una sustancia diferente en dirección opuesta *en contra* del gradiente de concentración. Comparar con **simportador.**

Antivírico Cualquier medicamento u otro agente que puede matar o inhibir la transmisión o replicación de virus.

Antropoide Uno de los dos linajes principales de primates, incluyendo simios, seres humanos y todos los monos. Comparar con **prosimios.**

Anual Referente a una planta cuyo ciclo vital normalmente dura solo una temporada de crecimiento, menos de un año. Comparar con **perenne.**

Aorta En vertebrados terrestres, la arteria principal que lleva sangre oxigenada desde el corazón.

Aparato de Golgi Orgánulo eucariótico, que consiste en pilas de sacos membranosos aplanados (cisternas), que actúan en el procesamiento y la clasificación de lípidos y proteínas destinadas a ser secretadas o dirigidas a otros orgánulos. También se denomina complejo de Golgi.

Apareamiento de bases complementarias Asociación entre bases nitrogenadas específicas de ácidos nucleicos estabilizadas por enlaces de hidrógeno. La adenina se aparea solo con la timina (en el DNA) o el uracilo (en el RNA) y la guanina se aparea solo con la citosina.

Apareamiento de Watson-Crick Véase **apareamiento de bases complementarias.**

Apical Hacia la parte superior. En plantas, en la punta de un rama. En animales, en el lado del epitelio que se enfrenta al medio y no a otros tejidos del cuerpo. Comparar con **basal.**

Apomixis Formación de semillas maduras, sin que se produzca fecundación, un tipo de reproducción asexual.

Apoplasto En las raíces de plantas, vía continua a través de la cual, el agua puede fluir. Está formada por paredes celulares porosas de células adyacentes y por espacio extracelular intermedio. Comparar con **simplasto.**

Apoptosis Serie de cambios genéticamente controlados que conducen a la muerte de una célula. Ocurre con frecuencia durante el desarrollo embriológico y más tarde puede producirse en respuesta a infección o daño celular. También se denomina *muerte celular programada.*

Aprendizaje Cambio permanente en el comportamiento de una persona que se deriva de la experiencia(s) específica(s).

Aquaporina Tipo de proteína canal a través de la cual puede pasar el agua vía ósmosis a través de una membrana plasmática.

Árbol de la vida Diagrama que representa las relaciones genealógicas de todos los organismos vivos de la Tierra, con una sola especie ancestral en la base.

Árbol filogenético Diagrama que representa la historia evolutiva de un grupo de especies y las relaciones entre ellas.

Arco branquial En vertebrados acuáticos, región curvada de tejido entre las agallas. Las branquias están suspendidas de los arcos branquiales.

Arqueas Uno de los tres dominios taxonómicos de la vida, que consiste en procariotas unicelulares que se distinguen por tener paredes celulares compuestas de ciertos polisacáridos que no se encuentran en células bacterianas o paredes celulares eucarióticas, membranas plasmáticas compuestas por fosfolípidos que contienen un único isopreno y ribosomas y RNA polimerasa similares a los de eucariontes. Comparar con **bacterias y Eukarya.**

Arquegonio Estructura productora de gametos sexuales femeninos en la mayoría de las plantas terrestres, salvo en las angiospermas.

Arrastre celular Forma de desplazamiento celular que implica a los filamentos de actina y en el que la célula produce protuberancias (pseudópodos) que se adhieren al substrato y tiran de ella hacia adelante. También se denomina *movimiento ameboide*.

Arrecife coralino Gran ensamblaje de corales marinos coloniales que también suele servir de hábitat de bajío iluminado para otras especies.

Arteria Cualquier vaso sanguíneo de paredes gruesas que lleve sangre (oxigenada o no) bajo una relativa presión alta, desde el corazón a los órganos de todo el cuerpo. Comparar con **vena**.

Arteria pulmonar Arteria corta, de paredes gruesas que transporta sangre pobre en oxígeno, desde el corazón a los pulmones.

Arteriola Uno de los muchos y diminutos vasos que llevan sangre de las arterias a los capilares.

Articulación Lugar donde se encuentran dos componentes del esqueleto (huesos, cartílagos, etc.). Puede ser móvil (una articulación articulada) o inmóvil (p. ej., las suturas del cráneo).

Articulación Punto móvil de contacto entre dos huesos de un esqueleto.

Artrópodos Miembros del filo Arthropoda. Distinguido por un cuerpo segmentado, con un exoesqueleto duro y articulado, apéndices vinculados y una amplia cavidad del cuerpo llamada hemocelio. Los artrópodos pertenecen a la rama de los ecdisozoos de los protóstomos.

Asa de Henle En el riñón de vertebrados, bucle largo en forma de U de una nefrona que se extiende hacia el interior de la médula. Funciona como un intercambiador a contracorriente para establecer un gradiente osmótico que permite la reabsorción de agua de la parte posterior de la nefrona.

Ascáridos Miembros del filo Nematoda. Distinguidos por un cuerpo no segmentado con un pseudoceloma y sin apéndices. Los ascáridos pertenecen a la rama de ecdisozoos de la protóstomos. También se denominan **nematodos**.

Asci Células especializadas en la producción de esporas encontradas en los extremos de las hifas de los hongos saco (ascomicetes).

Ascocarpo Estructura reproductiva grande, en forma de taza producida por algunos hongos ascomicetes. Contiene muchos asci microscópicas, que producen esporas.

Ascomicete Véase **sac fungus**.

ATP Véase **adenosín trifosfato**.

ATP sintasa Proteína grande de membrana que forma un complejo en cloroplastos, mitocondrias y algunas bacterias y que utiliza la energía que fluye de los protones a través de ella para sintetizar ATP. También se denomina *complejo* F_oF_1.

Aurícula Cámara de paredes delgadas en el corazón que recibe sangre de las venas y la bombea a la cámara vecina (el ventrículo).

Autocrino Relativo a una señal química que afecta a la misma célula que la elabora y la libera.

Autofagia Proceso por el cual orgánulos dañados son rodeados por membrana y entregados a un lisosoma para ser destruidos.

Autofecundación En plantas, la fusión de dos gametos procedentes del mismo organismo para formar descendientes diploides.

Autoincompatible Incapaz de autofecundarse.

Autoinmunidad Estado patológico en el que el sistema inmunitario ataca las propias células o tejidos propios del cuerpo.

Autopoliploía (adj.: autopoliploide) Estado de tener más de dos juegos completos de cromosomas (poliploidía), debido a una mutación que duplicó el número cromosómico.

Autorradiografía Técnica para la detección de moléculas marcadas radiactivamente y separadas por un gel de electroforesis colocando una película sin impresionar sobre el gel. Un punto negro aparece en la película donde un átomo radiactivo está presente en el gel. También puede usarse para localizar las moléculas marcadas en muestras de tejido fijado.

Autosoma Cualquier cromosoma que no transporte genes que participen en la determinación del sexo de un individuo.

Autótrofo Cualquier organismo que pueda sintetizar compuestos orgánicos reducidos a partir de fuentes inorgánicas simples como el CO_2 o el CH_4. La mayoría de las plantas y algunas bacterias y arqueas son autótrofos. También llamado *productor primario*. Comparar con **heterótrofo**.

Auxina Ácido indolacético, hormona vegetal que estimula el fototropismo y algunas otras respuestas.

Axón Larga proyección de una neurona que puede propagar un potencial de acción y transmitirlo a otra neurona.

Axonema Estructura encontrada en cilios y flagelos eucariotas y responsable de su movimiento; compuesto de dos microtúbulos centrales rodeados por nueve dobletes de microtúbulos (organización 9 + 12).

Babosa (1) Miembro de un linaje de gasterópodos terrestres, estrechamente relacionado con los caracoles, pero sin concha. (2) Agregación móvil de células de un moho mucilaginoso.

Bacteria Uno de los tres dominios taxonómicos de la vida que consiste en procariotas unicelulares que se distinguen por tener paredes celulares compuestas principalmente de peptidoglucanos, membranas plasmáticas similares a las de células eucarióticas y ribosomas y RNA polimerasas que difieren de los de arqueas o eucariontes. Comparar con **Archaea** y **Eukarya**.

Bacteriófago Cualquier virus que infecta bacterias.

Báculo Hueso dentro del pene que suelen presentar los mamíferos con un pene que carece de tejido eréctil.

Banda de Caspary En las raíces de las plantas, capa cerosa que contiene suberina, una sustancia impermeable, que impide la circulación de agua a través de las paredes de las células endodermales, bloqueando así la vía apoplástica.

Barorreceptores Células nerviosas especializadas en las paredes del corazón y en algunas de las principales arterias, que detectan cambios en la presión arterial y desencadenan respuestas apropiadas por el cerebro.

Basal Hacia la base. En plantas, en la base de una rama que se une al tallo. En animales, en el lado de una capa epitelial que colinda con tejidos del cuerpo subyacentes. Comparar con **apical**.

Base Cualquier compuesto que adquiere protones o dona electrones durante una reacción química o acepta iones de hidrógeno cuando se disuelve en agua.

Basidia Células especializadas en la producción de esporas en los extremos de las hifas de club fungus.

Basidiomicetes Véase **club fungus**.

Basolateral Hacia la parte inferior y laterales. En animales, el lado de un capa epitelial que se enfrenta a otros tejidos corporales y no al entorno.

Bastón Fotorreceptor con una parte externa en forma de bastón que es especialmente sensible a la oscuridad, pero que no es usada para distinguir colores. Comparar con **cono**.

Bazo Órgano de color rojo oscuro, que se encuentra cerca del estómago en la mayoría de vertebrados y que filtra la sangre, almacena glóbulos rojos en caso de emergencia y desempeña un papel en la inmunidad.

Bentónico Forma de vida en el entorno del fondo acuático.

Biblioteca de cDNA Juego de cDNA de un tipo celular o fase de desarrollo en particular. Cada cDNA es transportado por un plásmido u otro vector de clonación y puede separarse de otros cDNA. Comparar con **biblioteca genómica**.

Biblioteca de DNA Véase **biblioteca de cDNA** y **biblioteca genómica**.

Biblioteca genómica Conjunto de segmentos de DNA que representan todo el genoma de un organismo. Cada segmento se incluye en un plásmido o cualquier otro vector de clonación y puede separarse de los demás segmentos. Comparar con **biblioteca de cDNA**.

Bicapa lipídica Elemento estructural básico de todas las membranas celulares, que está formado por dos capas de fosfolípidos cuyas colas hidrófobas están orientadas hacia el interior y las cabezas hidrófilas, hacia el exterior. También se denomina *bicapa fosfolipídica*.

Bilateral Miembro de un importante linaje de animales (Bilateria), que son simétricos bilateralmente en algún momento de su ciclo vital, tienen tres capas germinales embrionarias y celoma. Todos los protóstomos y deuteróstomos son bilaterales.

Bilis Solución compleja producida por el hígado, almacenada en la vesícula biliar y secretada en el intestino. Contiene derivados de esteroides llamados sales biliares, que son responsables de la emulsificación de las grasas durante la digestión.

Biodiversidad Diversidad de la vida considerada a tres niveles: la diversidad genética (variedad de alelos en una población, especie o grupo de especies); diversidad de especies (variedad y abundancia relativa de especies presentes en una determinada zona); y la diversidad de ecosistemas (variedad de comunidades y componentes abióticos en una región).

Biogeografía Estudio de cómo se distribuyen geográficamente las especies y las poblaciones.

Bioinformática Campo de estudio que trata la gestión, el análisis y la interpretación de la información biológica, en particular, las secuencias de DNA.

Biología de la conservación El esfuerzo para estudiar, preservar y restaurar las poblaciones amenazadas, las comunidades y los ecosistemas.

Bioluminiscencia Emisión de luz por un organismo vivo.

Bioma Gran ecosistema terrestre caracterizado por un tipo determinado de vegetación y clima.

Biomasa El total de masa de todos los organismos en una determinada población o área geográfica, normalmente, expresado en peso seco total.

Biomasa aérea La masa total de plantas vivas en un área, a excepción de las raíces.

Biorremediación Uso de organismos vivos, generalmente bacterias o arqueas, para degradar contaminantes ambientales.

Biotecnología Aplicación de técnicas biológicas y descubrimientos para la medicina, la industria y la agricultura.

Biótico Vivo o producido por un organismo vivo. Comparar con **abiótico**.

Bípedo Que camina principalmente con dos piernas.

Bivalvos Linaje de moluscos que tienen dos conchas, como las almejas y los mejillones.

Blastocele Cavidad llena de líquido en la blástula de muchas especies animales.

Blastocisto Tipo especializado de blástula en mamíferos. Estructura esférica compuesta por las células del trofoblasto en el exterior y un grupo de células (masa celular interna), que ocupa parte del espacio interno.

Blastómeros Pequeñas células creadas por divisiones en las primeras fases del embrión.

Blastoporo Pequeña abertura (poro) en la superficie de un embrión temprano en vertebrados, a través de la cual se mueven las células durante la gastrulación.

Blástula En el desarrollo de vertebrados, una masa de células hueca (blastómeros) que está formada por divisiones del cigoto y que sufre, de forma inmediata la gastrulación. Véase **blastocisto.**

Bocio Hinchazón pronunciada de la glándula tiroides, generalmente causada por una deficiencia de yodo en la dieta.

Bomba Cualquier proteína de membrana que puede hidrolizar ATP para potenciar el transporte activo de iones específicos o pequeñas moléculas a través de la membrana plasmática en contra de su gradiente electroquímico. Véase **bomba de protones.**

Bomba de protones Proteína de membrana que puede hidrolizar ATP para potenciar el transporte activo de protones (H^+ iones) a través de una membrana plasmática en contra de un gradiente electroquímico. También llamado *H^+ ATPasa*.

Bomba de sodio-potasio Proteína transmembrana que utiliza la energía del ATP para bombear iones de sodio fuera de la célula y meter iones de potasio al interior. También llamada *Na^+/K^+-ATPasa*.

Bóveda Capas más altas de la vegetación de un bosque, es decir, aquellas plenamente expuestas al sol.

Branquia Cualquier órgano en animales acuáticos que intercambie gases y otras sustancias disueltas entre la sangre y el agua circundante. Normalmente, una extensión filamentosa de la superficie corporal.

Briófitas Miembros de diversos filos de plantas verdes que carecen de tejido vascular, se incluyen hepáticas, antocerotofitas y musgos. También se denominan *plantas no vasculares.*

Brizna Parte ancha y plana de la hoja de una planta.

Bronquiolo Uno de los tubos pequeños de los pulmones de mamíferos que llevan aire de los bronquios a los alveolos.

Bronquios En mamíferos, par de tubos grandes que van de la tráquea a cada uno de los pulmones.

Brote apical Yema en la punta de un tallo, donde el crecimiento que se produce alarga el tallo.

Bulbo Tallo subterráneo grueso y redondeado que puede producir plantas nuevas por reproducción asexual.

Bulbo olfativo Proyección del cerebro justo por encima de la nariz. Recibe e interpreta información de olores de la nariz.

Bulbo raquídeo En vertebrados, una región del tronco cerebral que, junto con el cerebelo constituye el metencéfalo.

Cadena alimenticia Vía relativamente simple de flujo de energía a través de unas pocas especies, cada una en niveles tróficos diferentes, en un ecosistema. Podría incluir, por ejemplo, un productor primario, un consumidor primario, un consumidor secundario y un saprofito. Comparar con **cadena trófica.**

Cadena alimenticia de pastoreo Red ecológica de herbívoros y de los depredadores y parásitos que los consumen.

Cadena alimenticia de saprofitos Red ecológica de detritos, saprofitos que comen detritos y depredadores y parásitos de los saprofitos.

Cadena de transporte de electrones (ETC) Cualquier conjunto de complejos proteicos asociados a membrana y portadores de electrones solubles más pequeños involucrados en una serie coordinada de reacciones redox en las que la energía potencial de los electrones que se transfieren desde los dadores reducidos disminuye sucesivamente y se usa para bombear protones de un lado al otro de la membrana.

Cadena ligera La más pequeña de los dos tipos de cadenas polipeptídicas presentes en un anticuerpo; compuesto por una región variable (V), que contribuye al sitio de unión del antígeno y una región constante (C). Comparar con **cadena pesada.**

Cadena molde (1) Cadena de DNA que se transcribe mediante la RNA polimerasa para crear RNA. (2) Cadena inicial de RNA utilizada para hacer una cadena complementaria de RNA.

Cadena pesada La mayor de los dos tipos de cadenas polipeptídicas en una molécula de anticuerpo; compuest de una región variable (V), lo que contribuye al sitio de unión del antígeno y una región constante (C). Las diferencias en las regiones constantes de la cadena pesada determinan las distintas clases de inmunoglobulinas (IgA, IgE, etc.) Comparar con la **cadena ligera.**

Cadena trófica Cualquier vía compleja a través de la cual la energía se mueve entre muchas especies en diferentes niveles tróficos de un ecosistema.

Cadherina Cualquier clase de proteína de superficie celular que participe en la adhesión celular y sea importante en la coordinación del movimiento de las células durante el desarrollo embriológico.

Caducifolio Descripción de una planta que pierde las hojas u otras estructuras a intervalos regulares (p. ej., en cada otoño).

Caja MADS Secuencia de DNA que codifica para un motivo de unión a DNA en proteínas; presente en genes de identidad de órganos florales en plantas. Funcionalmente secuencias similares se encuentran en algunos genes de hongos y animales.

Caja TATA Pequeña secuencia de DNA en muchos promotores eucarióticos de alrededor de 30 pares de bases corriente arriba del sitio de inicio de la transcripción.

Calentamiento global Aumento sostenido en la temperatura media de la superficie de la Tierra.

Cáliz Todos los sépalos de una flor.

Callo En plantas, una masa de células indiferenciadas que pueden generar raíces y otros tejidos necesarios para crear una planta madura.

Calor Energía térmica que transfiere de en un objeto a una temperatura más alta a otro de menor temperatura.

Calor de vaporización Energía necesaria para que se vaporice un gramo de un líquido en un gas.

Calor específico Cantidad de energía necesaria para elevar 1 °C la temperatura de 1 gramo de una sustancia; medida de la capacidad de una sustancia de absorber energía.

Caloría Unidad de energía, a menudo utilizada para medir el contenido energético de los alimentos. También se denomina *kilocaloría.*

Cambio de energía libre de Gibbs (¢G) Medida del cambio en la energía potencial y la entropía que se produce en una reacción química. $¢G < 0$ para reacciones espontáneas y > 0 para reacciones no espontáneas.

Cámbium Véase **meristem lateral.**

Cámbium vascular Uno de los dos tipos de meristems laterales, que consta de un anillo de células vegetales indiferenciadas en el interior del cámbium de corcho de plantas leñosas; produce xilema secundario (madera) y floema secundario. Comparar con **cámbium de corcho.**

cAMP Véase **AMP cíclico.**

Canal iónico Tipo de proteína canal que permite difundir ciertos iones a través de la membrana plasmática bajo un gradiente electroquímico.

Canal de potasio Canal que permite el paso de iones de potasio fuera de una neurona en estado de reposo.

Canal digestivo Véase **tracto digestivo.**

Canal proteico Proteína de membrana que facilita la difusión de un ión o de pequeñas moléculas a través de la membrana plasmática por un poro en el centro de la proteína. Incluye canales de agua (acuaporinas) y canales iónicos. También se denomina simplemente *canal*.

Canal regulado Canal proteico que se abre y se cierra en respuesta a un estímulo, como por ejemplo la unión de una molécula o un cambio en la carga eléctrica en el exterior de la membrana.

Canal regulado por ligando Canal de iones que se abre o se cierra en respuesta a la unión de ciertas moléculas. Comparar con **canal regulado por voltaje.**

Canal regulado por voltaje Canal de iones que se abre o cierra en respuesta a los cambios en el voltaje de la membrana. Comparar con **canal regulado por ligando.**

Cáncer Término general para cualquier tumor cuyas células crecen de una manera incontrolada, invaden los tejidos circundantes y se extienden por otras partes del cuerpo.

Capa germinativa En animales, uno de los tres tipos de tejidos formados durante la gastrulación; da lugar a todos los demás tejidos. Véase **endodermo, mesodermo y ectodermo.**

Capacidad de carga (K) El tamaño poblacional máximo de una determinada especie que puede soportar un hábitat.

Caparazón En crustáceos, la parte grande en forma de plato del exoesqueleto, que cubre y protege el cefalotórax (p. ej., la «concha» de un cangrejo).

Caperuza 5′ Grupo químico, que consiste en un 7-metilguanilato y tres grupos fosfato, que se añade a los extremos 5′ de moléculas de RNA mensajero recién transcritas.

Caperuza radicular Pequeño grupo de células que cubre y protege la punta de una raíz en una planta. Es sensible a la gravedad y determina la dirección del crecimiento de las raíces.

Capilar Uno de los numerosos vasos sanguíneos pequeños y de pared delgada que irrigan todos los tejidos y órganos y que permiten el intercambio de gases y otras moléculas entre la sangre y las células del organismo.

Capilaridad Tendencia del agua para subir por un tubo estrecho debido a la tensión superficial, a la adhesión y a la cohesión.

Cápside Concha de proteínas que encierra el genoma de una partícula vírica.

Cápsula de Bowman Porción profunda de una nefrona, de doble pared y en forma de taza que rodea al glomérulo en el riñón de vertebrados.

Carcinógeno químico Cualquier producto químico que pueda causar cáncer.

Cariogamia Fusión de dos núcleos haploides para formar un núcleo diploide. Ocurre en muchos hongos y en animales y plantas durante la fecundación de los gametos.

Cariotipo Aparición característica de todos los cromosomas de un individuo, incluido el número de cromosomas y su longitud y patrón de bandas (después de la tinción con colorantes).

Carnívoro Animal cuya dieta se compone fundamentalmente de carne. La mayoría de los miembros del taxón mamífero Carnívora son carnívoros. Algunas plantas son carnívoras, capturan y matan pequeños animales y a continuación absorben los nutrientes del cuerpo de la presa. Comparar con **herbívoro** y **omnívoro.**

Carotenoides Cualquier clase de pigmento accesorio, encontrado en cloroplastos, que absorbe longitudes de onda de luz no absorbida por la clorofila; generalmente aparecen de color amarillo, naranja o rojo. Incluye carotenos y xantofilas.

Carpelo Órgano reproductor femenino de una flor. Está formado por el estigma, al que se adhieren los granos de polen, el estilo, a través del cual se mueven los granos de polen, y el ovario, que alberga el óvulo. Comparar con **estambre.**

Cartílago Tipo de tejido conectivo en vertebrados que consiste en un número relativamente reducido de células, dispersas en una matriz rígida de polisacáridos y proteínas fibrosas.

Cascada de fosforilación Serie de reacciones de fosforilación catalizadas de forma enzimática, comúnmente usadas en vías de reacciones de transducción de señales para amplificar y transmitir una señal hacia el interior de la membrana plasmática.

Cascada de regulación En el desarrollo embrionario, una serie progresiva de interacciones entre genes y/o determinantes citoplásmicos que organizan el cuerpo del embrión.

Cascada de transducción de señales Véase **cascada de fosforilación.**

Catálisis (v.: catalizar) Aceleración de la tasa de una reacción química debido a una disminución en la energía libre del estado de transición, denominada energía de activación.

Catalizador Cualquier sustancia que aumente la tasa de una reacción química sin sufrir ninguna modificación química permanente en ella misma.

Catecolaminas Clase de pequeños compuestos, derivados del aminoácido tirosina, que se utilizan como hormonas o neurotransmisores. Se incluyen la epinefrina, la norepinefrina y la dopamina.

Catión Ion de carga positiva.

Causalidad fundamental En Biología, la razón por la que se cree que un rasgo o fenómeno ha evolucionado; la ventaja adaptativa de ese rasgo. Comparar con **causalidad próxima.**

Causalidad próxima En Biología, la causa inmediata, mecánica de un fenómeno (la forma en que ocurre), en contraposición al motivo de su desarrollo. También se denominna *causas mecánicas.* Comparar con causalidad fundamental.

CD4 Proteína de membrana en la superficie de algunas células T en humanos. Las células T $CD4^+$ pueden dar lugar a las células T auxiliares o *helper.*

CD8 Proteína de membrana en la superficie de algunas células T en humanos. Las células T $CD8^+$ pueden dar lugar a las células T citotóxicas.

Cdk Véase **quinasa dependiente de ciclina.**

cDNA Véase **DNA complementario.**

Cebador Pequeña molécula de RNA de una sola hebra que aparea con el extremo 3' de una cadena molde de DNA y se alarga por la DNA polimerasa durante la replicación del DNA.

Cefalización Formación de una región anterior (la cabeza) donde se agrupan los órganos de los sentidos y la boca.

Cefalocordados Uno de los tres linajes principales de los cordados (Cefalocordata), que comprende pequeños organismos marinos móviles que viven en la arena; también llamado *acranios* o *anfioxos.* Comparar con **urocordados** y **vertebrados.**

Cefalópodos Linaje de moluscos que incluyen calamares, pulpos y nautilo. Se distinguen por cerebros grandes, excelente visión, tentáculos y una reducción o ausencia total de caparazón.

Celoma Cavidad corporal interna, por lo general llena de líquido, que se alinea con el mesodermo.

Celomado Animal que tiene un verdadero celoma. Comparar con **acelomado** y **pseudocelomado.**

Célula Compartimento muy organizado delimitado por una estructura delgada y flexible (membrana plasmática) y que contiene productos químicos concentrados en una solución acuosa. Unidad estructural y funcional de todos los organismos.

Célula B Tipo de leucocito que madura en la médula ósea y que junto a células T es responsable de la inmunidad adquirida. Produce anticuerpos y también actúa en la presentación de antígenos. También se denominan *linfocito B.*

Célula caliciforme Célula del revestimiento del estómago que secreta mucosidades.

Célula compañera En plantas, célula en el floema que está conectada a través de numerosos plasmodesmos a tubos cribosos adyacentes. Las células compañeras proporcionan los materiales para mantener a los tubos cribosos y actúa en la carga y descarga de los azúcares en los tubos cribosos.

Célula de transferencia En plantas terrestres, célula que transfiere nutrientes de una planta progenitora a una semilla en desarrollo.

Célula dendrítica Tipo de leucocito que ingiere y digiere antígenos extraños, migra a los nódulos linfáticos y presenta antígenos exponiéndolos en su membrana a las células T $CD4^+$.

Célula huésped Célula que ha sido invadida por un organismo como un parásito o un virus.

Célula mesófila Tipo de célula, que se encuentra cerca de la superficie de las hojas en plantas, especializada para las reacciones luz-dependientes de la fotosíntesis.

Célula neurosecretora Célula nerviosa (neurona) que produce y secreta hormonas en el torrente sanguíneo. Se encuentra principalmente en el hipotálamo. También se denominan *células neuroendocrinas.*

Célula oclusiva Una de las dos células especializadas, con forma de media luna, que forman la frontera del estoma de una planta. Las células de guardia pueden cambiar de forma para abrir o cerrar el estoma. Véase también **estoma.**

Célula parietal Célula en el revestimiento del estómago que secretan ácido clorhídrico.

Célula plasmática Célula B efectora, que produce grandes cantidades de anticuerpos. Es descendiente de una célula B activada que ha interaccionado con un antígeno.

Células bipolares Células en la retina de vertebrados que reciben información de uno o más fotorreceptores y la pasan a otras células bipolares o células ganglionares.

Células de colénquima En plantas, células alargadas con paredes celulares engrosadas en las esquinas que proporcionan apoyo a las zonas en crecimiento de la planta, por lo general se encuentran a lo largo de las venas de las hojas y en los pedúnculos. Comparar con **células de parénquima y de esclerénquima.**

Células de corcho Célula cerosa en la capa más externa protectora de una planta leñosa.

Células de memoria Un tipo de linfocitos responsables del mantenimiento de la inmunidad pasados años o décadas después de una infección. Descienden de células B o T activadas durante una infección previa.

Células de Schwann Tipo de células gliales que envuelven los axones de las neuronas fuera del cerebro y la médula espinal, formando una vaina de mielina que proporciona aislamiento eléctrico. Comparar con **oligodendrocito.**

Células ganglionares Neurona en la retina de vertebrados que recoge la información visual de una o varias células bipolares y la envía al cerebro a través del nervio óptico.

Células germinales En animales, las células que pueden dar lugar a los gametos. También se denominan *células de la línea germinal.*

Células madre Cualquier célula relativamente indiferenciada que puede dividirse para producir células hijas idénticas a sí misma o células hijas más especializadas, que se diferencian en más tipos celulares específicos.

Células parenquimáticas En plantas, tipo de célula con una pared celular primaria relativamente delgada. Estas células, que se encuentran en las hojas, en el centro de tallos y raíces y frutas, están involucradas en la fotosíntesis, almacenamiento de almidón y en el crecimiento. Comparar con **células de esclerénquima y colénquima.**

Células pilosas Células sensoriales de detección de presión, que se encuentran en la cóclea y tiene pequeños «pelos» (stereocilia) que sobresalen por su superficie.

Células somáticas Cualquier tipo de célula en organismos pluricelulares, excepto óvulos, espermatozoides y sus células precursoras.

Células T auxiliares Células T efectoras que segregan citoquinas y promueven, de otras maneras, la activación de otros linfocitos. Proviene de una célula T $CD4^+$ activada que ha interaccionado con un antígeno presentado por las células dendríticas, macrófagos o células B.

Células T Tipo de leucocitos que madura en el timo y, junto con las células B, es responsable de la inmunidad adquirida. Participan en la activación de células B (células T auxiliares $CD4^+$) y en la destrucción de las células infectadas (células T citotóxicas $CD8^+$). También llamados *linfocitos T.*

Células T citotóxicas Células T efectoras que destruyen las células infectadas y las células cancerosas. Es descendiente de las células T $CD8^+$ que han interaccionado con antígenos en una célula infectada o célula cancerosa. También *llamados linfocitos T citotóxicos (CTL) y células T asesinas o nulas.* Comparar con **células T auxiliares o helper.**

Celulosa Polisacárido estructural compuesto de monómeros de β-glucosa unidos por enlaces glucosídicos β-1,4. Se encuentra en la pared celular de las algas, plantas, bacterias, hongos y otros grupos.

Cenocítico Que contiene muchos núcleos y un citoplasma continuo a través de un cuerpo filamentoso, sin que el cuerpo esté dividido en distintas células. Algunos hongos son cenocíticos.

Centrifugación diferencial Procedimiento para separar componentes celulares de acuerdo con su tamaño y densidad mediante el punzado de un homogenizado celular en una serie seguida de centrífugaciones. Después de cada centrifugación, el sobrenadante se retira del material depositado (*pellet*) y se vuelve a centrifugar de nuevo a velocidades progresivamente más altas.

Centríolo Una de las dos pequeñas estructuras cilíndricas, estructuralmente similar al cuerpo basal, situadas una al lado de la otra en el centrosoma, cerca del núcleo de una célula eucariótica.

Centro activo Porción de una enzima donde los sustratos (moléculas reactantes) se unen y reaccionan.

Centro de reacción Componente ubicado en el centro de un fotosistema que contiene proteínas y un par de moléculas de clorofila especializadas. Está rodeado por complejos antena y recibe electrones excitados de los mismos.

Centro organizador de microtúbulos (MTOC) Término general para cualquier estructura (p. ej., centrosoma y cuerpo basal) que organiza los microtúbulos en la célula.

Centro regulador Lugar en una enzima al que se puede unir una molécula reguladora y afectar a la actividad de la enzima; separado del centro activo donde se produce la catálisis.

Centrómero Región constreñida de un cromosoma donde se unen las dos cromátidas hermanas y donde se localiza el cinetocoro.

Centrosoma Estructura en células animales y hongos, que contiene dos centriolos y que sirve como centro organizador de microtúbulos para el citoesqueleto de la célula y para el huso mitótico durante la división celular.

Cepa Población de individuos genéticamente similares o idénticos.

Cera Tipo de lípido con colas de hidrocarburos muy largas, por lo general combinaciones de alcoholes de cadena larga con ácidos grasos. Más duros y menos grasos que las grasas.

Cerebelo Sección posterior del cerebro en vertebrados que está implicada en la coordinación de los movimientos musculares complejos, tales como los necesarios para mantener el equilibrio y la locomoción.

Cerebro La sección más anterior del cerebro en vertebrados. Se divide en hemisferio derecho e izquierdo y cuatro lóbulos: lóbulo parietal, que participa en la toma de decisiones complejas (en humanos); lóbulo occipital, que recibe e interpreta la información visual; lóbulo parietal, que participa en la integración sensorial y funciones motrices y el lóbulo temporal, en funciones de memoria, del habla (en humanos) y en la interpretación de la información auditiva.

Chaperona molecular Proteína que facilita el plegamiento tridimensional de proteínas de nueva síntesis, por lo general por un mecanismo ATP-dependiente.

Cianobacterias Linaje de bacterias fotosintéticas anteriormente conocido como algas verde-azuladas. Probablemente la primera forma de vida que llevó a cabo la fotosíntesis oxigénica.

Ciclina Una de varias proteínas reguladoras cuya concentración fluctúa a lo largo del ciclo celular.

Ciclo biogeoquímico Patrón de circulación de un elemento o una molécula entre los organismos vivos y el medio ambiente.

Ciclo cardiaco Un latido completo del corazón, incluyendo sístole y diástole.

Ciclo celular Secuencia ordenada de eventos en los que una célula eucariota replica sus cromosomas, los reparte uniformemente entre las dos células hijas y luego se sufre la división del citoplasma.

Ciclo de Calvin En la fotosíntesis, el conjunto de reacciones independientes de la luz, que utilizan NADPH y ATP formados en las reacciones dependientes de la luz, que llevan a la fijación del CO_2 atmosférico y a la reducción del carbono fijado, produciendo azúcares en última instancia. También se denomina *fijación del carbono* y *reacciones independientes de la luz.*

Ciclo de Hadley Ciclo de la atmósfera a gran escala. Movimiento de aire caliente en el que el aire ecuatorial se eleva, se mueve hacia el norte o el sur y luego desciende en aproximadamente 30° N y 30° S de latitud.

Ciclo de Krebs Serie de reacciones químicas, que se producen en la mitocondria, en la que el acetil CoA se oxida a CO_2, produce ATP y reduce compuestos para la cadena de transporte de electrones. También llamado *ciclo del ácido cítrico*.

Ciclo de población Variación regular del tamaño presentado por ciertas poblaciones.

Ciclo del agua global Movimiento del agua entre los ecosistemas terrestres, los océanos y la atmósfera.

Ciclo estral Ciclo reproductor femenino, presente en todos los mamíferos excepto en monos del Viejo Mundo y simios (incluidos los humanos), en el que el revestimiento uterino es reabsorbido en lugar de eliminado en ausencia de embarazo y la hembra es sexualmente receptiva solo brevemente durante la mitad del ciclo (estro). Comparar con el **ciclo menstrual.**

Ciclo global del carbono Movimiento del carbono entre los ecosistemas terrestres, los océanos y la atmósfera.

Ciclo global del nitrógeno Movimiento de nitrógeno entre los ecosistemas terrestres, los océanos y la atmósfera.

Ciclo lisogénico Ciclo de replicación viral en el que un genoma viral entra en una célula huésped, se inserta en el cromosoma del huésped y se replica siempre que la célula hospedadora se divide. Cuando se activa, el DNA viral entra en el ciclo lítico, lo que lleva a la producción de nuevas partículas de virus. También llamado lisogenia o crecimiento latente. Comparar con el **ciclo lítico.**

Ciclo lítico Tipo de replicación viral en la que un genoma viral entra en una célula hospedadora, donde se producen nuevas partículas virales (viriones) mediante las enzimas del huésped y, finalmente, se rompe la célula, causando su muerte. También se denomina crecimiento replicativo. Comparar con **ciclo lisogénico.**

Ciclo menstrual Ciclo reproductivo femenino visto en monos del Viejo Mundo y simios (incluyendo los seres humanos) en el que se expulsa el revestimiento uterino (menstruación) si no se produce un embarazo. Comparar con **ciclo estral.**

Ciclo vital Secuencia de eventos y fases del desarrollo, que se produce durante la vida de un organismo, desde la fecundación a la generación de la descendencia.

Ciclosis Flujo dirigido del citosol y los orgánulos que facilita la distribución de materiales en algunas plantas grandes y células fúngicas. Ocurre a través de los filamentos de actina y es propulsado por la miosina.

Ciego Saco ciego entre el intestino delgado y el colon. Se agranda en algunas especies (p. ej., conejos) que lo utilizan como una cuba de fermentación para la digestión de celulosa.

Ciénaga Humedal que no tiene nada o casi nada de flujo de agua, lo que resulta en muy bajos niveles de oxígeno y condiciones ácidas.

Cigoto Célula diploide formada por la unión de dos gametos haploides; óvulo fecundado. Capaz de sufrir desarrollo embriológico para formar un adulto.

Cilio Una de las numerosas y cortas proyecciones filamentosas de algunas células eucarióticas que contienen un núcleo de microtúbulos. Se utiliza para mover a la célula y/o para mover líquido o partículas por una célula estacionaria. Véase **axonema.**

Cinetocoro Estructura proteica en el centrómero, lugar donde las fibras del huso acromático se unen a las cromátidas hermanas de un cromosoma replicado. Contiene proteínas motoras que se mueven en un cromosoma a lo largo de los microtúbulos.

Circulación pulmonar Parte del sistema circulatorio que envía sangre pobre en oxígeno a los pulmones. Es independiente del resto del sistema circulatorio (circulación sistémica) en mamíferos y aves.

Circulación sistémica Parte del sistema circulatorio que envía sangre rica en oxígeno de los pulmones al resto del cuerpo. Es independiente de la circulación pulmonar en los mamíferos y aves.

Cisternas Compartimentos unidos a la membrana y aplastados que componen el aparato de Golgi.

Citocinesis División del citoplasma para formar dos células hijas. Normalmente se produce inmediatamente después de la división del núcleo por la mitosis o la meiosis.

Citocromo c (cit c) Proteína soluble que contiene hierro y transporta electrones entre complejos asociados a la membrana de la cadena de transporte mitocondrial.

Citoesqueleto En células eucarióticas, red de fibras proteicas en el citoplasma que están involucradas en la forma, mantenimiento y locomoción de la célula y el transporte de materiales dentro de ella. Las células procarióticas tienen una red similar de fibras, pero mucho menos extensa.

Citoplasma Todo el contenido de una célula excepto el núcleo, delimitado por una membrana plasmática.

Citoquinas Grupo diverso de proteínas de señalización autocrina secretadas en gran medida por las células del sistema inmunitario, cuyos efectos incluyen la estimulación de la producción de leucocitos, la reparación de tejidos y la fiebre. Generalmente actúa regulando la intensidad y la duración de la respuesta inmunitaria.

Citoquininas Clase de hormonas vegetales que estimulan la división celular y retrasan el envejecimiento.

Citosol Parte líquida del citoplasma.

Clado Véase **grupo monofilético.**

Clima Condiciones meteorológicas que prevalecen a largo plazo en una región particular.

Clítoris Pequeño cono de tejido eréctil en los genitales externos de las hembras en mamíferos. Está formado del mismo tejido embrionario que el pene masculino y tiene una función similar en la excitación sexual.

Cloaca Abertura hacia el exterior utilizada por el sistema excretor y reproductor de muchos vertebrados no mamíferos pero pocos vertebrados.

Clon (1) Individuo que es genéticamente idéntico a otro individuo. (2) Un linaje de individuos o células genéticamente idénticas.

Clonación de DNA Cualquiera de las diversas técnicas para producir muchas copias idénticas de un gen determinado u otra secuencia de DNA.

Clonar Hacer una o más réplicas genéticas de una célula o individuo.

Clorofila Cualquiera de los diversos pigmentos verdes estrechamente relacionados, que se encuentran en los cloroplastos y en los protistas fotosintéticos, que absorben la luz durante la fotosíntesis.

Cloroplasto Orgánulo que contiene la clorofila, delimitado por una doble membrana, en la que se produce la fotosíntesis; se encuentra en plantas y protistas fotosintéticos. También la ubicación de la síntesis de aminoácidos, ácidos grasos, purinas y pirimidinas.

Club fungus Miembro de un linaje de hongos (Basidiomicota) que producen estructuras reproductivas complejas (p. ej., champiñones, pedos de lobo) que contiene células formadoras de esporas especializadas (basidios). También se denominan *basidiomicetes*.

Cnidocito Célula punzante especializada que se encuentra en las células de los cnidarios (p. ej., medusas, corales y anémonas) que se utiliza en la captura de presas.

Coactivator Cualquier proteína reguladora que ayuda a iniciar la transcripción, reuniendo los factores de transcripción necesarios, pero sin unirse al DNA.

Coanocito Célula flagelada especializada en la alimentación que se encuentra en quenoflagelados (los protistas parientes vivos más cercanos de los animales) y esponjas (el filo más antiguo de los animales).

Cóclea Órgano de la audición en el oído interno de mamíferos, aves y cocodrilos. Tubo en espiral, relleno de fluido que contiene neuronas especializadas de presión (células pilosas) que permiten detectar los sonidos de diferentes tonos.

Código genético Conjunto de los 64 codones y cada uno de los aminoácidos que especifican.

Codominancia Patrón de herencia en el que los heterocigotos exponen los rasgos observados en ambos individuos homocigotos.

Codón Secuencia de tres nucleótidos en el DNA o RNA que codifica para un determinado aminoácido o que inicia o concluye la síntesis de proteínas.

Codón de inicio Triplete AUG en el mRNA en el que se inicia la síntesis de proteínas; codifica para el aminoácido metionina.

Codón de parada Uno de los tres tripletes de mRNA (UAG, UGA o UAA), que causan la terminación de la síntesis de proteínas. También se denomina *codón de terminación*.

Coeficiente de parentesco (*r*) Indica el parentesco entre dos individuos. Se calcula como la probabilidad de que dos individuos hereden el mismo alelo del mismo ancestro.

Coenzima Pequeña molécula orgánica que es un cofactor necesario para una reacción enzimática. A menudo dona o recibe electrones o grupos funcionales durante la reacción.

Coenzima A (CoA) Molécula no proteica que es necesaria en muchas reacciones celulares, incluida la transferencia de grupos acetil ($-COCH_3$).

Coenzima Q Molécula no proteica que lanza electrones entre los complejos sujetos a la membrana en la cadena de transporte de electrones mitocondrial. También llamada *ubiquinona* o *Q*.

Coevolución Patrón de evolución en el que dos especies que interaccionan se influyen recíprocamente en la adaptación a lo largo del tiempo.

Cofactor Ión de un metal o compuesto orgánico pequeño necesario para que una enzima funcione normalmente. Puede unirse fuertemente a la enzima o asociarse con ella transitoriamente durante la catálisis.

Cognición Procesos mentales implicados en el reconocimiento y manipulación de datos sobre el mundo, en particular para formar nuevas asociaciones o ideas.

Cohesión Tendencia de ciertas moléculas (p. ej., las moléculas de agua) a pegarse entre sí debido a fuerzas de atracción. Comparar con **adhesión.**

Cohorte Grupo de individuos que tienen la misma edad y pueden seguirse a lo largo del tiempo.

Cola de poli (A) En eucariotas, una secuencia de 100-250 nucleótidos de adenina añadido a los extremos 3′ de las moléculas de RNA mensajero recién transcritas.

Colágeno Glucoproteína fibrosa, flexible, en forma de cable que es un componente importante de la matriz extracelular de células animales. Diversos subtipos difieren en su distribución tisular.

Colecistocinina Hormona peptídica secretada por las células del epitelio del intestino delgado. Estimula la secreción de enzimas digestivas por el páncreas y de la bilis por el hígado y la vesícula biliar.

Coleóptilo Hoja modificada que cubre y protege los tallos y hojas de hierbas jóvenes.

Colon Porción del intestino grueso, donde se forman las heces por la compactación de residuos y reabsorción de agua.

Colonia Agrupación de individuos. Puede referirse a un conjunto de células semi-independientes o a una población reproductora de organismos multicelulares.

Comensalismo Relación simbiótica en la que un organismo (el comensal) se beneficia y el otro (el huésped) no se ve perjudicado. Comparar con **mutualismo** y **parasitismo.**

Comida Cualquier material que contenga nutrientes que puedan ser consumidos y digeridos por animales.

Compensación En Biología evolutiva, el ineludible compromiso entre dos rasgos que no pueden ser óptimos de manera simultánea. También llamada *compensación de eficacia (biológica)*.

Competencia En Ecología, la interacción de dos especies o dos personas tratando de utilizar el mismo recurso limitado (p. ej., agua, alimentos, espacio). Puede ocurrir entre individuos de la misma especie (competencia intraespecífica) o diferentes especies (competencia interespecífica).

Competencia asimétrica Competencia ecológica entre dos especies en la que una especie sufre una disminución en su eficacia mucho mayor que la otra. Comparar con la **competencia simétrica.**

Competencia interespecífica Competencia entre miembros de diferentes especies por el mismo recurso limitado. Comparar con **competencia intraespecífica.**

Competencia intraespecífica Competencia entre miembros de la misma especie, por el mismo recurso limitado. Comparar con **competencia interespecífica.**

Competencia simétrica Competencia ecológica entre dos especies en la que ambos sufren una disminución similar en su eficacia. Comparar con **competencia asimétrica.**

Complejo antena Parte de un fotosistema, que contiene una serie de moléculas de clorofila y pigmentos accesorios, que reciben energía de la luz y dirigen la energía a un centro de reacción durante la fotosíntesis.

Complejo basal de transcripción Gran estructura multiproteica que se une cerca del promotor de genes eucarióticos e inicia la transcripción. Compuesto por factores basales de transcripción, la proteína de unión a TATA, coactivadores y la RNA polimerasa.

Complejo de poro nuclear Gran complejo de docenas de proteínas que revisten un poro nuclear, definen su forma y transportan sustancias a través del poro.

Complejo sinaptonémico Red compleja de proteínas que mantiene juntas las cromátidas no hermanas durante la sinapsis en la meiosis I.

Comportamiento Cualquier acción de un organismo.

Comportamiento innato Comportamiento que se hereda genéticamente, no tiene que ser aprendido y es típico de una especie.

Comunicación En Ecología, cualquier proceso en el que una señal de un individuo modifica el comportamiento de otro individuo.

Comunidad Todas las especies que interaccionan entre sí en un área determinada.

Comunidad clímax Comunidad estable y final que se desarrolla a partir de la sucesión ecológica.

Concepto biológico de especie Definición de una especie como una población o grupo de poblaciones que están reproductivamente aisladas de los demás grupos. Los miembros de una especie tienen el potencial de cruzarse en la naturaleza para producir descendencia viable y fértil, pero no pueden producir descendencia híbrida viable y fértil con miembros de otras especies. Comparar con el concepto de **especies morfológicas** y **filogenéticas.**

Concepto de especie morfológica Definición de una especie como una población o grupo de poblaciones que tienen diferencias anatómicas apreciables respecto a otros grupos. También se denomina *concepto de morfoespecies*. Comparar con **concepto de especies biológico** y **filogenético.**

Concepto filogenético de especie Definición de una especie como el grupo monofilético más pequeño en un árbol filogenético. Comparar con **concepto de especie biológico** y **morfológico.**

Concha Depósito de protección externa. En protistas, también llamado *caparazón*.

Condicionamiento clásico Tipo de aprendizaje en el que un animal aprende a asociar dos estímulos, de modo que una respuesta dada inicialmente a un solo estímulo puede ser evocada también por el segundo estímulo.

Conducción (1) Transferencia directa de calor entre dos objetos que están en contacto físico. Comparar con **convección.** (2) Transmisión de un impulso eléctrico a lo largo del axón de una célula nerviosa.

Conducto eyaculador Corto conducto que conecta el conducto deferente a la uretra, a través del cual el esperma sale durante la eyaculación.

Conducto lacteal Pequeño vaso linfático que se extiende hasta el centro de una vellosidad en el intestino delgado. Recibe quilomicrones que contienen grasa absorbida de los alimentos. También llamado *conducto quilífero central*.

Conductos colectores En el riñón de vertebrados, un gran tubo recto que recibe el filtrado de los túbulos distales de varias nefronas. Implicados en la reabsorción regulada de agua.

Conjugación Proceso por el cual se intercambia DNA entre individuos unicelulares. Tiene lugar en bacterias, arqueas y algunos protistas.

Cono En coníferas (p. ej., los pinos, los cedros y abetos), la estructura reproductiva en la que se forman las microsporas y macrosporas.

Cono (célula) Célula fotorreceptora con una parte externa en forma cónica que es especialmente sensible a la luz brillante de un cierto color. Comparar con **bastón.**

Cono axónico Lugar en una neurona donde un axón se une al cuerpo celular y donde se activan potenciales de acción por primera vez.

Constitutiva Que siempre se produce; siempre está presente. Comúnmente utilizado para describir las enzimas y otras proteínas que se sintetizan continuamente o a los mutantes en los que uno o varios loci genéticos se expresan constantemente debido a defectos en los genes de control.

Control En un experimento científico, un grupo de organismos o muestras que no reciben el tratamiento de experimentación, pero sin embargo son idénticos al grupo que lo recibe.

Consumidor Véase **heterótrofo.**

Consumidor primario Herbívoro; organismo que come plantas, algas u otros productores primarios. Comparar con **consumidor secundario.**

Consumidor secundario Organismo que come herbívoros. Comparar con **consumidor primario.**

Control post-traduccional Regulación de la expresión génica por modificación de las proteínas (p. ej., la adición de un grupo fosfato o un azúcar), después de la traducción.

Control traduccional Regulación de la expresión génica por diversos mecanismos que alteran la vida media del RNA mensajero o la eficiencia de la traducción.

Control transcripcional Regulación de la expresión génica mediante diversos mecanismos que cambian la velocidad a la que se transcriben los genes para formar RNA mensajero. En el control negativo, la unión de proteínas reguladoras al DNA reprime la transcripción; en el control positivo la unión de una proteína reguladora promueve la transcripción del DNA.

Convección Transferencia de calor por el movimiento de grandes volúmenes de un gas o líquido. Comparar con **conducción.**

Cópula El acto de transferir esperma de un macho directamente al tracto reproductor de una hembra.

Corazón Bomba muscular que hace circular la sangre por todo el cuerpo.

Corcho cámbium Uno de los dos tipos de meristemas laterales que consta de un anillo de células vegetales sin diferenciarse que se encuentran justo bajo la capa de corcho de las plantas leñosas y que produce nuevas células de corcho en su parte exterior. Comparar con **cámbium vascular.**

Cordados Miembros del filo Cordata, deuteróstomos distinguidos por un espina dorsal nerviosa cuerda, aberturas branquiales faríngeas, una notocorda, un cordón nervioso dorsal y una cola post-anal. Incluyen los vertebrados, cefalocordados y urocordados.

Cordón nervioso Paquete de nervios que se extiende desde el cerebro a lo largo de la parte dorsal (posterior) de un animal cordado, con el líquido cefalorraquídeo dentro de un canal hueco central. Una de las características de los cordados.

Cordón umbilical Tubo que conecta un embrión o feto en desarrollo en mamífero a la placenta y a través del cual el embrión o el feto recibe oxígeno y nutrientes.

Córnea La capa transparente de tejido conectivo en la parte más delantera del ojo de los vertebrados y otros animales. Protege el ojo y ayuda a enfocar la luz.

Corola Todos los pétalos de una flor.

Corona Grupo de cilios en el extremo anterior de un rotifer.

Corpúsculo renal En el riñón de vertebrados, estructura en forma de bola situada al comienzo de la nefrona, formada por un glomérulo y la cápsula de Bowman que lo rodea. Actúa como un dispositivo de filtración.

Correceptor Cualquier proteína de membrana que actúa con alguna otra proteína de membrana en una interacción o respuesta celular.

Correlación genética Tipo de fuerza evolutiva en la que la selección de un rasgo también provoca un cambio en otro rasgo; puede ocurrir cuando el mismo gen(es) afecta a ambos rasgos.

Corriente abajo En genética, la dirección en la que la RNA polimerasa se mueve a lo largo de una hebra de DNA. Comparar con **corriente arriba.**

Corriente arriba En genética, contrario a la dirección en la que se mueve la RNA polimerasa a lo largo de la cadena de DNA. Comparar con **corriente abajo.**

Corriente eléctrica Flujo de carga eléctrica que pasa por un punto. También llamada *corriente.*

Corte y empalme Proceso por el cual los intrones son eliminados de los transcritos primarios de RNA y los exones restantes son unidos entre sí.

Corteza Capa exterior protectora de plantas leñosas, compuesta de corcho, cámbium de corcho y floema secundario.

Corteza (1) La región ultraperiférica de un órgano, como el riñón o la glándula suprarrenal. (2) En las plantas, una capa de tejidos fundamentales que se encuentra fuera de los bultos vasculares y el endocarpo del tallo.

Corticosterona Hormona esteroide, producida y secretada por la corteza suprarrenal, que incrementa la glucosa en sangre y prepara el cuerpo para el estrés. Principal hormona glucocorticoide en la mayoría de los reptiles, aves y muchos mamíferos.

Cortisol Hormona esteroide, producido y secretado por la corteza suprarrenal, que incrementa la sangre glucosa y prepara el cuerpo para el estrés. Principal hormona glucocorticoide en la mayoría de los reptiles, aves y muchos mamíferos. También se denomina *hidrocortisona.*

Cotiledón La primera hoja, la semilla o la hoja de una planta embrión. Utilizados para almacenar y digerir los nutrientes y/o para la fotosíntesis temprana.

Cotransportador Una proteína transmembránica que facilita la difusión de un ión en su anterior gradiente electroquímico establecido y utiliza la energía de ese proceso para el transporte de otras sustancias, en el mismo sentido o en el contrario, en contra de su gradiente de concentración. Véase **antiportador.**

Cráneo Estructura ósea, cartilaginosa o fibrosa que encierra y protege el cerebro de los vertebrados. Forma parte del esqueleto.

Crecimiento cero de la población (ZPG) Tamaño estable de la población debido a que la fertilidad se iguala con la tasa de sustitución, por lo menos una generación.

Crecimiento hidropónico Crecimiento de las plantas en cultivos líquidos en vez de en el suelo.

Crecimiento indeterminado Patrón de crecimiento en el que un individuo sigue aumentando el tamaño global de su cuerpo a lo largo de su vida.

Crecimiento logístico de la población Disminución dependiente de la densidad de la tasa de crecimiento, al aproximarse el tamaño de la población a la capacidad de carga. Comparar con **crecimiento exponencial de la población.**

Crecimiento exponencial de la población Aceleración en el aumento del tamaño de una población que se produce cuando la tasa de crecimiento es constante e independiente de la densidad. Comparar con **crecimiento logístico de la población.**

Crecimiento primario En plantas, aumento de la longitud de los tallos y raíces debido a la actividad de los meristems apicales. Comparar con **crecimiento secundario.**

Crecimiento secundario En plantas, aumento en el espesor de tallos y raíces debido a la actividad de los meristems laterales. Comparar con **crecimiento primario.**

Crestas Invaginaciones en forma de saco de la membrana interna de la mitocondria. Ubicación de la cadena de transporte de electrones y la ATP sintasa.

Cristalografía por rayos X Técnica para determinar la estructura tridimensional de las moléculas g grandes, incluyendo proteínas y ácidos nucleicos, mediante el análisis de los patrones de difracción producidos por los rayos X en la molécula cristalizada.

Cro-Magnon Población europea prehistórica de los humanos modernos (*Homo sapiens*) conocida a partir de fósiles, pinturas, esculturas y otros artefactos.

Cromátida Una de las dos cadenas idénticas que componen un cromosoma replicado y que está conectado a la otra cadena en el centrómero.

Cromátidas hermanas Cadenas apareadas de un cromosoma recientemente replicado, que se unen al centrómero y, finalmente, se separan durante la anafase de la mitosis y meiosis II. Comparar con **cromátidas no hermanas.**

Cromátidas no hermanas Cromátidas de un tipo determinado de cromosoma (después de la replicación) con respecto a las cromátidas de su cromosoma homólogo. El sobrecruzamiento se produce entre cromátidas no hermanas. Comparar con **cromátidas hermanas.**

Cromatina Complejo de DNA y proteínas, principalmente histonas, que componen los cromosomas eucarióticos. Puede ser muy compacta (heterocromatina) o poco enrollada (eucromatina).

Cromosoma Estructura portadora de genes que consiste en una sola y larga molécula de DNA y las proteínas asociadas (p. ej., las histonas). La mayoría de células procarióticas contienen un único cromosoma circular; las células eucarióticas contienen múltiples cromosomas no circulares (lineales) en el núcleo.

Cromosoma bacteriano artificial (BAC) Versión artificial de un cromosoma bacteriano que se puede utilizar como vector de clonación para producir muchas copias de fragmentos grandes de DNA.

Cromosoma materno Cromosoma heredado de la madre.

Cromosoma paterno Cromosoma heredado del padre.

Cromosoma sexual Cromosoma que lleva genes implicados en la determinación del sexo de un individuo. Comparar con **autosoma.**

Cromosomas homólogos En un organismo diploide, cromosomas que son similares en tamaño, forma y contenido genético.

Crustáceos Linaje de artrópodos, que incluye gambas, langostas y cangrejos. Muchos tienen un caparazón (parte de un exoesqueleto en forma de plato) y mandíbulas para morder o masticar.

Cruzamiento desigual Error en el sobrecruzamiento durante la meiosis I en el que las dos cromátidas no hermanas acaban en diferentes sitios. Da lugar a la duplicación de genes en una cromátida y pérdida de genes en la otra.

Cruzamiento dihíbrido Apareamiento entre dos padres que son heterocigotos para los dos genes en estudio.

Cruzamiento externo Reproducción mediante la fusión de gametos de diferentes individuos, en lugar de autofertilización. Habitualmente, se refiere a las plantas.

Cruzamiento monohíbrido Apareamiento entre dos parentales que son heterocigotos para un determinado gen.

Cruzamiento recíproco Experimento de reproducción en el que los fenotipos de la madre y del padre son inversos de los fenotipos examinados en un experimento de cruzamiento anterior.

Cuadro de Punnett Diagrama que representa el fenotipo y genotipo que debe aparecer en la descendencia de un cruce.

Cubierta de fecundación Barrera física que se forma en torno a un óvulo fecundado en anfibios y algunos otros animales. Formado por un influjo de agua bajo la membrana vitelina.

Cuello de botella genético Reducción de la diversidad de alelos resultante de una súbita reducción en el tamaño de una gran población (cuello de botella de población) debido a un acontecimiento aleatorio.

Cuello del útero Canal estrecho entre la vagina y el útero de las hembras en los mamíferos.

Cuenca Zona drenada por un único río o corriente.

Cuerpo basal Estructura de nueve pares de microtúbulos dispuestos en círculo en la base de cilios y flagelos eucarióticos donde se adhieren a la célula. Estructuralmente similar a un centriolo.

Cuerpo calloso Una banda gruesa de neuronas que conecta los dos hemisferios del cerebro en mamíferos.

Cuerpo celular Parte de una neurona que contiene el núcleo y donde las señales entrantes son integradas.También llamado el *soma*.

Cuerpo fructífero Estructura formada en algunos procariotas, hongos y protistas para dispersar esporas; por lo general consta de una base, un tallo y una masa de esporas en la parte superior.

Cuerpo lúteo Estructura amarillenta de un ovario que segrega progesterona. Se forma a partir de un folículo que haya ovulado recientemente.

Cuerpos polares Pequeñas células no funcionales producidas durante la meiosis de un oocito primario, debido a que la mayor parte del citoplasma va al óvulo.

Cuidado parental Cualquier acción por la cual un animal gasta energía o asume los riesgos para beneficiar a sus crías (p. ej., la construcción de nidos, alimentación de los jóvenes, defensa).

Cultivo En Biología celular, colección de células o tejidos en crecimiento en condiciones controladas, por lo general en suspensión o en la superficie de una placa de un medio de crecimiento sólido.

Cultivo de enriquecimiento Método de detección y obtención de células con características específicas mediante la colocación de una muestra, que contiene muchos tipos celulares, bajo un conjunto específico de condiciones (p. ej., temperatura, concentración de sales, nutrientes disponibles) y aislamiento de aquellas células que crecen rápidamente en respuesta.

Cultivo en suspensión Población de células cultivadas en un matraz que contiene un medio nutritivo líquido. El matraz se gira continuamente para mantener las células suspendidas y los nutrientes bien mezclados.

Cup fungus Véase **sac fungus.**

Curva de equilibrio oxígeno-hemoglobina Representación gráfica del porcentaje de hemoglobina en la sangre que se une al oxígeno a diferentes presiones parciales de oxígeno.

Curva de supervivencia Gráfico que representa el porcentaje de una población que sobrevive a las diferentes edades.

Cutícula Capa protectora secretada por las capa de células más externa de un animal o una planta.

Dalton (Da) Véase **unidad de masa atómica.**

Defensa constitutiva Rasgo de defensa que se manifiesta siempre incluso en la ausencia de un depredador o patógeno. Comparar con **defensa inducible.**

Defensa permanente Véase **defensa constitutiva.**

Defensa inducible Rasgo de defensa que se manifiesta solo en respuesta a la presencia de un depredador o patógeno. Comparar con **defensa constitutiva.**

Deletéreo En genética, se refiere a cualquier mutación, alelo o rasgo que reduce la eficacia de un individuo.

Demografía Estudio de los factores que determinan el tamaño y la estructura de las poblaciones a través del tiempo.

Dendrita Pequeña extensión del cuerpo celular de una neurona que recibe señales de otras neuronas.

Densidad de población El número de individuos de una población por unidad de superficie.

Densidad dependiente En Ecología de las poblaciones, se refiere a cualquier característica que varíe en función de la densidad de población.

Densidad independiente En ecología de las poblaciones, se refiere a cualquier característica que no varíe con la densidad de población.

Depósito En los ciclos biogeoquímicos, localización en el medio ambiente donde se almacenan elementos durante un tiempo.

Depredación Matanza y ingesta de un organismo (la presa) por otro (el depredador).

Depredador Cualquier organismo que mata a otros organismos para alimentarse.

Deriva genética Cualquier cambio en las frecuencias de alelos, debido a sucesos aleatorios. Provoca que las frecuencias de alelos fluctúen arriba y abajo de forma aleatoria en el tiempo y finalmente, puede conducir a la fijación o pérdida de alelos.

Descendencia con modificación Frase utilizada por Darwin para describir su hipótesis de la evolución por selección natural.

Desencadenante Véase **estímulo señal.**

Desmosoma Tipo de estructura de unión intercelular, formada por proteínas cadherinas, que unen los citoesqueletos de células animales adyacentes. Se encuentra en células fuertemente unidas entre sí. Comparar con **unión gap y unión estrecha.**

Desnaturalización En el caso de una macromolécula, pérdida de su estructura tridimensional y de la actividad biológica debido a la ruptura de enlaces de hidrógeno y disulfuro, generalmente causada por el tratamiento con exceso de calor o condiciones de pH extremo.

Desoxirribonucleósido trifosfato (dNTP) Monómero que puede polimerizarse para formar DNA. Consta de una desoxirribosa, una base (A, T, G, o C) y tres grupos fosfato; similar a un nucleótido, pero con dos grupos fosfato más.

Desoxirribonucleótido Véase **nucleótido.**

Desplazamiento de caracteres Tendencia de que los rasgos de especies similares que ocupan rangos que se solapan cambien de forma que reduzca la competencia interespecífica.

Despolarización Cambio en el potencial de membrana desde un estado negativo de reposo a un estado menos negativo o positivo; fase normal en un potencial de acción. Comparar con **hiperpolarización.**

Destrucción de hábitat por los humanos Destrucción de un hábitat natural, debida a la actividad humana, y colocación en su lugar de un paisaje urbano, suburbano o agrícola.

Determinación En embriogénesis, cambios progresivos en una célula que la llevan a un destino en particular. Una vez que una célula está totalmente determinada, se puede diferenciar solamente en un tipo celular en particular (p. ej., hepatocito, célula cerebral).

Determinante citoplasmático Factor de transcripción regulador o molécula de señalización que se distribuye de manera desigual en el citoplasma de los óvulos de muchos animales y que dirige patrones tempranos en la formación de un embrión.

Detritívoro (1) Animal que se alimenta de los nutrientes de un sustrato. (2) Organismo cuya dieta consiste principalmente en materia orgánica muerta (detritos). Son detritívoros algunas bacterias, hongos y protistas. También llamado *saprofito*.

Detritos Capa de materia orgánica muerta que se acumula a nivel del suelo o sobre fondos marinos y lacustres.

Deuteróstomos Uno de los principales linajes de animales que comparten un modelo de desarrollo embrionario, que incluye escisión radial, formación del ano antes que la boca y formación del celoma mediante el estrechamiento de las capas del mesodermo a partir del intestino. Incluye equinodermos y cordados. Comparar con **protóstomos.**

Diabetes insípida Enfermedad humana provocada por defectos en el sistema de conservación del agua del riñón. Caracterizada por la producción de grandes cantidades de orina diluida.

Diabetes *mellitus* Enfermedad humana causada por defectos en la producción de insulina (tipo I) o en la respuesta de las células a la insulina (tipo II). Caracterizado por niveles anormalmente altos de glucosa en sangre y por grandes cantidades de glucosa en la orina.

Diafragma Membrana elástica, en forma de lámina. En mamíferos, la hoja de tejido muscular que separa las cavidades torácica y abdominal. Se contrae y se mueve hacia abajo durante la inhalación, expandiendo la cavidad torácica.

Diástole Parte del latido del corazón en el que las aurículas o ventrículos están relajados. Comparar con **sístole.**

Dicotiledóneas Cualquier planta que tiene dos cotiledones (hojas embrionarias) en el momento de la germinación. Las dicotiledóneas no forman un grupo monofilético. Comparar con **eudicotiledóneas y monocotiledóneas.**

Diencéfalo Parte del cerebro de mamíferos que manda la información sensorial al cerebelo y actúa en el mantenimiento de la homeostasis.

Diferenciación Proceso mediante el cual una célula relativamente no especializada se convierte en un tipo celular especializado diferente (p. ej., hepatocitos, neuronas) normalmente por los cambios en la expresión génica. También llamada *diferenciación celular.*

Diferenciación de nicho Cambio en el uso de los recursos por las especies que compiten, que se produce como resultado del desplazamiento de caracteres.

Difusión Movimiento espontáneo de una sustancia de una región con una alta concentración a una de baja concentración (es decir, bajo un gradiente de concentración).

Difusión facilitada Movimiento de una sustancia a través de una membrana plasmática bajo un gradiente de concentración con la ayuda de una proteína transportadora de membrana o proteínas canal.

Digestión Degradación química y física de los alimentos a moléculas que puedan absorberse en el cuerpo del animal.

Digestión extracelular Digestión que tiene lugar fuera de un organismo, como ocurre en muchos hongos que producen y secretan enzimas digestivas.

Dímero Asociación de dos moléculas, que pueden ser idénticas (homodímero) o diferentes (heterodímero).

Dimorfismo sexual Cualquier rasgo que distingue hembras de machos.

Dinámica de poblaciones Cambios en el tamaño y otras características de las poblaciones a lo largo del tiempo.

Dineína Cualquier clase de proteínas motoras que utilizan la energía química del ATP para «caminar» a lo largo de un microtúbulo adyacente. Las dineínas son responsables de la flexión de los cilios y los flagelos, interviene en el movimiento de los cromosomas durante la mitosis y puede transportar algunos orgánulos.

Dioico Describe especies de angiospermas que tienen estructuras reproductoras masculinas y femeninas en plantas diferentes. Comparar con **monoico.**

Diploblasto (adj.: diploblástico) Animal cuyo cuerpo se desarrolla a partir de dos capas celulares embrionarias básicas: ectodermo y endodermo. Comparar con **triploblasto.**

Diploide (1) Con dos juegos de cromosomas (2n). (2) Una célula u organismo de un individuo con dos juegos de cromosomas, uno heredado del padre y el otro de la madre. Comparar con **haploide.**

Disacárido Hidrato de carbono compuesto por dos monosacáridos unidos.

Disco intercalado Unión especializada entre células musculares cardiacas adyacentes que contiene uniones gap, lo que permite transmitir señales eléctricas entre las células.

Disco Z Estructura que se forma en cada uno de los extremos de un sarcómero. Contiene una proteína que se une fuertemente a la actina, anclando de esta forma los filamentos delgados.

Disolvente Cualquier líquido en el que uno o más sólidos o gases pueden disolverse.

Dispersión Movimiento de individuos de su lugar de origen (nacimiento, incubación) a una nueva ubicación.

Diversidad de ecosistemas Variedad de componentes bióticos en una región junto con los componentes abióticos, tales como el suelo, el agua y los nutrientes.

Diversidad de especies Variedad y abundancia relativa de las especies presentes en una determinada comunidad ecológica.

Diversidad genética Diversidad de alelos en una población, especie o grupo de especies.

División En el desarrollo animal, la serie de rápidas divisiones mitóticas de la célula, con escaso crecimiento celular, que produce células sucesivamente más pequeñas y transforma un cigoto en una blástula multicelular, o blastocisto en mamíferos.

División aferente Parte del sistema nervioso, compuesto principalmente de neuronas sensoriales, que transmite información sobre las condiciones internas y externas al sistema nervioso central. Comparar con **división eferente.**

División celular Creación de células nuevas por división de células preexistentes.

División eferente División de la parte del sistema nervioso, compuesto principalmente de neuronas motoras, que va desde el sistema nervioso central al cuerpo.

División radial Patrón de escisión embrionario visto en protóstomos, en el que las células se dividen en ángulos rectos unas con otras formando hileras superpuestas. Comparar con **división en espiral.**

DNA Véase **ácido desoxirribonucleico.**

DNA complementario (cDNA) DNA producido en el laboratorio utilizando un transcrito de RNA como molde y la transcriptasa inversa; corresponde a un gen, pero carece de intrones. También producido naturalmente por retrovirus.

DNA ligasa Enzima que une segmentos de DNA catalizando la formación de un enlace fosfodiéster entre las partes.

DNA polimerasa Cualquier enzima que cataliza la síntesis de DNA a partir de desoxirribonucleótidos.

Doble hélice Estructura secundaria de DNA, que consta de dos cadenas antiparalelas de DNA enrolladas entre sí.

Dogma central Hipótesis ampliamente aceptada de que los flujos de información en las células van en una dirección: los códigos del DNA codifican para RNA, que codifica para proteínas. Se conocen excepciones (p. ej., los retrovirus).

Dominancia apical Inhibición del crecimiento de la yema lateral por el meristem apical en la punta de la rama de la planta.

Dominancia incompleta Patrón de herencia en el que un fenotipo heterocigoto es una mezcla o combinación de ambos fenotipos homocigotos.

Dominante Se refiere a un alelo que determina el fenotipo de un individuo heterocigoto. Comparar con **recesivo.**

Dominio (1) La sección de una proteína que tiene una estructura terciaria y función características. (2) Una categoría taxonómica basada en similitudes bioquímicas básicas de la célula, por encima del nivel de reino. Los tres dominios son Bacterias, Arqueas y Eucariotas.

Donante de electrones Reactivo que pierde un electrón y se oxida en una reacción de oxidación-reducción.

Dopamina Neurotransmisor de tipo catecolamina que funciona principalmente en una parte del cerebro de los mamíferos que participan en el control muscular. También funciona como inhibidor de la hormona hipotalámica que inhibe la liberación de prolactina desde la pituitaria interior, también llamada *hormona inhibidora de la prolactina (PIH).*

Dorsal Hacia la espalda de un animal y alejado de su vientre. Lo contrario de ventral.

Duplicación génica Formación de una copia adicional de un gen, por lo general, por mala alineación de los cromosomas durante el sobrecruzamiento. Se cree que es un importante proceso evolutivo en la creación de nuevos genes.

Duramen El xilema más viejo en el centro de un tallo o raíz viejo. Contiene compuestos de protección y ya no funciona en el transporte del agua.

Ecdisona Hormona de insectos que desencadena ya sea la muda (en mayor forma larval) o la metamorfosis (a la forma adulta), en función de los niveles de la hormona juvenil.

Ecdisozoos Uno de las principales linajes de protóstomos (Ecdisozoa) que crecen liberándose de sus esqueletos externos (muda) y expandiendo sus cuerpos. Incluye artrópodos, insectos, crustáceos, nematodos y ciempiés. Comparar con **lofotrocozoos.**

Ecolocación Uso de ecos a partir de vocalizaciones para obtener información sobre la localización de objetos en el entorno.

Ecología Estudio de cómo los organismos interaccionan entre sí y con su entorno.

Ecología de las poblaciones Estudio de cómo y por qué el número de individuos en una población cambia con el tiempo.

Ecosistema Todos los organismos que viven en un área geográfica, junto con los componentes inertes (abióticos) que afectan o intercambian materiales con los organismos de una comunidad y su entorno físico.

Ectodermo Animal que no utiliza calor generado internamente para regular su temperatura corporal. Comparar con **endodermo.**

Ectodermo Capa más externa de las tres capas celulares en la mayoría de los embriones animales, da lugar a los epitelios y al sistema nervioso. Comparar con **mesodermo y endodermo.**

Ectoparásito Parásito que vive en la superficie externa del cuerpo del huésped.

Efecto Bohr Desplazamiento hacia la derecha de la curva de disociación de la hemoglobina oxigenada que se produce con la disminución del pH. Hace que la hemoglobina tenga más probabilidades de liberar el oxígeno en el ambiente ácido del músculo en ejercicio.

Efecto fundador Cambio en las frecuencias de alelos que a menudo se produce cuando una nueva población se ha establecido a partir de un pequeño grupo de individuos (evento fundador) debido a un error de muestreo (es decir, el pequeño grupo no es una muestra representativa de la población de origen).

Efecto invernadero Una atmósfera de gases que absorbe el gas y refleja la radiación infrarroja, de modo que el calor radiado desde la Tierra se mantiene en la atmósfera en lugar de perderse en el espacio.

Efector Célula, órgano o estructura con la que un animal puede responder a los estímulos externos o internos. Por lo general funciona, junto con sensores e integradores, como parte de un sistema homeostático.

Eficacia Habilidad relativa de un individuo para producir descendencia viable en comparación con otros individuos en la misma población. También se denomina *eficacia darwiniana.*

Eficacia darwiniana Véase **eficacia.**

Eje hipotálamo-hipófisario Interacción funcional de las glándulas hipófisis e hipotálamo, que son anatómicamente distintas, pero trabajan juntas para regular la mayoría de las demás glándulas endocrinas del cuerpo.

Elástico Se refiere a la estructura (p. ej., los pulmones) con la capacidad de estirarse y volver luego a su forma original.

Electrocardiograma (ECG) Registro de la actividad eléctrica del corazón, medida a través de electrodos en la piel.

Electrolito Cualquier compuesto que se disocia en iones cuando se disuelve en agua. En nutrición, se refiere a los principales iones necesarios para la función normal de las células.

Electrón de valencia Electrón de la capa electrónica más externa, la capa de valencia, de un átomo. Los electrones de valencia tienden a participar en las uniones químicas.

Electronegatividad Medida de la capacidad de un átomo de atraer hacia sí los electrones de un átomo al que está unido.

Electrorreceptor Órgano o célula sensorial especializada para detectar campos eléctricos.

Elemento Sustancia, compuesta de átomos con un número específico de protones, que no se puede separar o degradar en cualquier otra sustancia. Los elementos preservan su identidad en las reacciones químicas.

Elemento de respuesta hormonal Secuencia concreta en el DNA a la que se pueden unir complejos de receptor-hormonas esteroidea y puede afectar la transcripción de genes.

Elementos de transposición Cualquiera de las diversas clases de secuencias de DNA que son capaces de transportarse a sí mismas, o copias de sí mismas, a otros lugares en el genoma. Incluyen LINE y SINE.

Elementos nucleares cortos intercalados Véase **SINE.**

Elementos nucleares largos intercalados Véase **LINE.**

Elementos proximales del promotor En eucariotas, secuencias reguladoras en el DNA que se encuentran cerca de un promotor y que pueden unirse a factores reguladores de la transcripción.

Elongación (1) El proceso por el cual el RNA mensajero se alarga durante la transcripción. (2) El proceso mediante el cual una cadena polipeptídica se alarga durante la traducción.

Embriofito Planta que nutre sus embriones dentro de su propio cuerpo. Todas las plantas terrestres son embriofitos.

Embriogénesis Proceso por el cual un cigoto de una sola célula se convierte en un embrión pluricelular.

Embrión Organismo joven en desarrollo; la etapa tras la fecundación y la formación del cigoto.

Emigración Migración de individuos fuera de una población a otras poblaciones. Comparar con la **inmigración.**

Emulsión Dispersión de grasa en una solución acuosa. Por lo general, requiere la ayuda de una sustancia anfipática como un detergente o sales biliares, que pueden romper grandes glóbulos de grasa en gotitas microscópicas de grasa.

Encaje inducido Cambio en la forma del centro activo de una enzima, como consecuencia de la debilidad en la unión inicial de un sustrato, para unir más estrechamente dicho sustrato.

Endergónico Se refiere a una reacción química que requiere que se produzca un gasto de energía y para la cual el cambio de energía libre de Gibbs (ΔG) es > 0. Comparar con **exergónico.**

Endocitosis Término general para cualquier invaginación de la membrana plasmática que se traduce en la toma de material de fuera de la célula. Incluye la fagocitosis, la pinocitosis y la endocitosis mediada por receptor. Comparar con **exocitosis.**

Endocitosis mediada por receptor Ingesta de ciertas macromoléculas extracelulares por una célula, asociada a receptores específicos de la membrana plasmática, mediante la invaginación de la membrana para formar pequeñas vesículas rodeadas de membrana.

Endocrino Relativo a la señal química (hormona) que se libera en el torrente sanguíneo por una célula productora y actúa en una célula objetivo distante.

Endodermis En las raíces de la planta, una capa cilíndrica de células que separa la corteza de los tejidos vasculares.

Endodermo Capa celular más interna de las tres capas básicas en la mayoría de embriones animales, da lugar al tracto digestivo y los órganos que se conectan a él (hígado, pulmones, etc.) Comparar con **ectodermo** y **mesodermo.**

Endoesqueleto Estructuras óseas y/o cartilaginosas en el interior del cuerpo para darle apoyo. Ejemplos: las espículas de las esponjas, las placas de los equinodermos y el esqueleto óseo de los vertebrados. Comparar con **exoesqueleto.**

Endofito (adj.: endofítico) Hongo que vive en el interior de las partes aéreas de una planta en una relación simbiótica. Comparar con **epífito.**

Endogamia Apareamiento entre individuos estrechamente relacionados. Aumenta la homocigosis de una población y con frecuencia conduce a una disminución en la eficacia media (depresión endogámica).

Endonucleasas de restricción Enzimas bacterianas que cortan el DNA en secuencias específicas de pares de bases (sitio de restricción). También llamadas *enzimas de restricción.*

Endoparásito Parásito que vive en el interior del cuerpo del hospedador.

Endosimbionte Organismo que vive en una relación de simbiosis en el interior del cuerpo de su huésped.

Endosoma Véase **endosoma temprano** y **tardío.**

Endosoma tardío Vesícula rodeada de membrana que proviene de un endosoma temprano y se desarrolla en un lisosoma.

Endosoma temprano Pequeñas vesículas rodeadas de membrana, formadas por endocitosis, que es una fase temprana en la formación de un lisosoma.

Endosperma Tejido triploide ($3n$) en las semillas de plantas florales (angiospermas) que sirve de alimento para los embriones de la planta. Funcionalmente análogo a la yema de los huevos en algunos animales.

Endotérmico Referente a una reacción química que absorbe calor. Comparar con **exotérmico.**

Endotermo Animal cuya fuente principal de calor corporal es el calor generado internamente. Comparar con **ectotermo.**

Energía Capacidad para realizar un trabajo o suministrar calor. Puede almacenarse (energía potencial) o estar disponible en forma de movimiento (energía cinética).

Energía cinética Energía del movimiento. Comparar con **energía potencial.**

Energía de activación cantidad de energía necesaria para iniciar una reacción química, en concreto, la energía necesaria para alcanzar el estado de transición.

Energía potencial Energía almacenada en la materia como resultado de su posición o de su ordenamiento molecular. Comparar con **energía cinética.**

Energía química Energía potencial almacenada en enlaces covalentes entre los átomos.

Energía térmica Energía cinética del movimiento molecular.

Enfermedad de Cushing Trastorno endocrino humano provocado por la pérdida en la inhibición de la retroalimentación del cortisol sobre la secreción de ACTH. Se caracteriza por niveles altos de ACTH cortisol y el gasto de las reservas proteicas del cuerpo.

Enfermedad de Huntington Enfermedad degenerativa del cerebro en los seres humanos causada por un alelo autosómico dominante.

Enfermedad de inmunodeficiencia combinada severa (SCID) Enfermedad humana caracterizada por una vulnerabilidad extrema a las enfermedades infecciosas. Causada por un defecto genético en el sistema inmunitario.

Enfermedades emergentes Enfermedades infecciosas, a menudo virales, que afectan repentinamente a un número importante de personas por primera vez; suelen deberse a cambios en las especies huésped del agente patógeno o a movimientos de la población huésped.

Enfoque fenético Método para construir un árbol filogenético realizando una estadística que resume la similitud global entre poblaciones, basándose en los datos disponibles. Comparar con **enfoque cladístico.**

Enlace cooperativo Tendencia de las subunidades proteicas de hemoglobina a afectar al enlace de oxígeno del resto de forma que cada molécula con un enlace de oxígeno incrementa la probabilidad de tener más enlaces de oxígeno.

Enlace covalente Tipo de enlace químico en el que los dos átomos comparten uno o más pares de electrones. Comparar con **enlace de hidrógeno** y **enlace iónico.**

Enlace covalente no polar Enlace covalente en el que los electrones son compartidos por igual entre dos átomos con la misma o similar electronegatividad. Comparar con **enlace covalente polar.**

Enlace covalente polar Enlace covalente en el que los electrones se comparten de manera desigual entre átomos con diferente electronegatividad, lo que da lugar a que el átomo más electronegativo tenga carga parcial negativa y el otro átomo, una carga parcial positiva. Comparar con **enlace covalente apolar.**

Enlace de hidrógeno Interacción débil entre dos moléculas o diferentes partes de la misma molécula, resultante de la atracción entre un átomo de hidrógeno con una carga parcial positiva y otro átomo (por lo general, O ó N) con un carga parcial negativa. Comparar con **enlace covalente e iónico.**

Enlace éster Enlace covalente formado por una reacción de condensación entre un grupo carboxilo (–COOH) y un grupo hidroxilo (-OH). Los enlaces tipo éster unen ácidos grasos a glicerol para formar un lípido o fosfolípido.

Enlace fosfodiéster Enlace químico entre residuos adyacentes de nucleótidos en el DNA y RNA. Se forma cuando el grupo fosfato de un nucleótido se condensa con el grupo hidroxilo del azúcar de otro nucleótido.

Enlace glucosídico Unión covalente formada por una reacción de condensación entre dos monómeros de azúcar. Une los residuos de un polisacárido.

Enlace iónico Unión química que se forma cuando un electrón es transferido completamente de un átomo a otro de manera que los átomos permanezcan asociados debido a sus cargas eléctricas opuestas. Comparar con **enlace covalente** y **enlaces de hidrógeno.**

Enlace peptídico Enlace covalente (C–N) formado por una reacción de condensación entre dos aminoácidos; une los residuos en péptidos y proteínas.

Enlace químico Fuerza de atracción que mantiene dos átomos juntos. Enlaces covalentes, iónicos y enlaces de hidrógeno son tipos de enlaces químicos.

Enlances disulfuro Enlace covalente entre dos átomos de azufre, por lo general, en los grupos laterales de algunos aminoácidos (p. ej., la cisteína). A menudo contribuye a la estructura terciaria de las proteínas.

Entrenudo La sección del tallo de una planta de entre dos nodos (sitios en los que se unen las hojas).

Entropía (S) Medida cuantitativa de la cantidad del desorden de cualquier sistema, como por ejemplo de un grupo de moléculas.

Envoltura nuclear Doble capa de membrana que rodea al núcleo de una célula eucariótica.

Envuelta viral Cubierta de tipo membrana que rodea a algunos virus y sus cápsides, protegiéndolos del ataque del sistema inmunitario del hospedador.

Envuelta vitelina Capa fibrosa de glucoproteínas que rodea los óvulos maduros en muchos vertebrados. Rodeado por una gruesa matriz gelatinosa (la capa gelatinosa) en algunas especies. En mamíferos, se llama *zona pelúcida*.

Enzima Proteína catalizadora utilizada por los organismos vivos para acelerar y controlar reacciones biológicas.

Epicotilo En algunos embriones de plantas, una parte del tallo embrionario que se extiende por encima de los cotiledones.

Epidemia Propagación de una enfermedad infecciosa en la población en un corto periodo de tiempo. Comparar con **pandemia.**

Epidermis Capa más externa de células de cualquier organismo pluricelular.

Epidídimo Tubo en espiral enrollado alrededor del testículo en reptiles, aves y mamíferos. Lugar de las etapas finales de maduración y almacenamiento de esperma.

Epífito (adjetivo: epifítico) Planta no parásita que crece en los árboles u otros objetos sólidos y no está enraizada en el suelo.

Epinefrina Hormona de tipo catecolamina, producida y secretada por la médula suprarrenal, que desencadena una respuesta rápida relacionada con las respuestas de lucha o vuelo. También llamada *adrenalina*.

Epitelio Tejido animal que consiste en capas de células estrechamente unidas que rodean un órgano, un conducto o una superficie corporal. También llamado *tejido epitelial*.

Epítopo Pequeña región de un determinado antígeno que se une a un anticuerpo, a un receptor de células B o a un receptor de células T.

Equilibrio nutricional Estado en el que un organismo está tomando suficientes nutrientes para mantener la salud y la actividad normal.

Equilibrio químico Estado dinámico pero estable de una reacción química reversible en la que la reacción hacia adelante y la reacción inversa tienen lugar al mismo ritmo, de manera que las concentraciones de reactivos y productos permanecen constantes.

Equinodermos Uno de los linajes principales de los Deuterostomos (Equinodermata) que se distingue por organismos adultos con cinco lados de simetría radial, un sistema vascular de agua y podios. Incluye erizos de mar, *Echinarachnius parma* y estrellas de mar.

Era Cenozoica Periodo más reciente de tiempo geológico, iniciado hace 65 millones de años, durante el cual los mamíferos se convirtieron en los vertebrados dominantes y las angiospermas se convirtieron en las plantas dominantes. También llamada la *Edad de los Mamíferos*.

Era Paleozoica Periodo de tiempo geológico, desde ha 543-250 millones de años, durante el cual aparecieron por primera vez y se diversificaron los hongos, las plantas terrestres y los animales. Comenzó con la explosión Cámbrica y terminó con la extinción de muchos invertebrados y vertebrados.

Era Precámbrica Intervalo entre la formación de la Tierra, hace unos 4,6 mil millones de años y la aparición de la mayoría de los grupos animales hace aproximadamente unos 543 millones de años. Los organismos unicelulares dominaron durante la mayor parte de esta era y el oxígeno prácticamente estaba ausente en los primeros 2 mil millones de años.

Eritropoyetina (EPO) Hormona peptídica, liberada por el riñón en respuesta a niveles bajos de oxígeno en sangre, que estimula la médula ósea para producir más glóbulos rojos.

Erosión Desgaste gradual de las grandes rocas por la lluvia, las escorrentías y el viento; uno de los procesos que transforman las rocas en suelo.

Error de muestreo Selección accidental de una muestra representativa de una población más grande, debido al azar.

Escala de tiempo geológico Secuencia de eones, épocas y periodos, usados para describir la historia geológica de la Tierra.

Escarificar Raspar, rayar, cortar o cualquier otro daño en la envuelta de una semilla. Necesaria en algunas especies para que se desencadene la germinación.

Escisión espiral Patrón de división embrionaria, visto en deuterostomos, en el que las células se dividen en ángulos oblicuos para formar una espiral de células. Comparar con **escisión radial.**

Esclereida En plantas, un tipo de célula esclerénquima que por lo general funciona como protección, presente en la envuelta de semillas y en cáscaras. Comparar con **fibra.**

Esclerénquima En plantas, célula que tiene una gruesa pared celular secundaria y presta soporte; normalmente contiene lignina, un duro polímero estructural y generalmente está muerta en la maduración. Incluye fibras y esclereidas. Comparar con **célula colénquima y parenquémica.**

Esclerosis múltiple (EM) En humanos, enfermedad autoinmune causada por el ataque del sistema inmunológico a las vainas de mielina que aíslan los axones nerviosos.

Escroto Saco de piel, que contiene los testículos, suspendido por fuera de la cavidad abdominal de muchos machos en mamíferos.

Esfínter Válvula muscular que puede cerrar un tubo, como en los vasos sanguíneos o en ciertas partes del tracto digestivo.

Esófago Tubo muscular que conecta la boca con el estómago.

Espacio muerto Partes de las vías aéreas que no participan en el intercambio de gases con la sangre, tales como la tráquea y los bronquios.

Especiación Evolución de dos o más especies diferentes a partir de una única especie ancestral.

Especiación alopátrida Divergencia de poblaciones en diferentes especies por el aislamiento físico de esas poblaciones en distintas áreas geográficas. Comparar con **especiación simpátrida.**

Especiación simpátrida Divergencia de las poblaciones que viven en la misma zona geográfica, en dos especies diferentes como resultado de su aislamiento genético (no físico). Comparar con **especiación alopátrida.**

Especie Grupo distintivo e identificable de poblaciones que se piensa que es evolutivamente independiente de otras poblaciones y cuyos miembros pueden cruzarse. Generalmente es distinta de otras especies en apariencia, comportamiento, hábitat, ecología, características genéticas, etc.

Especie clave Especie que tiene un impacto excepcional en las otras especies en su ecosistema en relación con su abundancia.

Especie en peligro de extinción Especie cuyo número de individuos han disminuido tanto que está en peligro de extinguirse en su totalidad o parte de su gama.

Especie exótica Especie no nativa que se introduce en una nueva área. Las especies exóticas suelen ser competidoras, patógenas o depredadoras de especies nativas.

Especies endémicas Especie que vive en un área geográfica y en ninguna otra parte.

Especies invasoras Especies exóticas (no nativas) que, tras la introducción en una nueva zona, se extiende rápidamente y compite con éxito con las especies nativas.

Especies pioneras Especies que aparecen en primer lugar en las zonas que han sufrido alteraciones recientes.

Espectro de absorción La cantidad de luz de diferentes longitudes de onda absorbidas por un pigmento. Por lo general, se muestra como un gráfico de la luz absorbida frente longitud de onda. Comparar con **espectro de acción.**

Espectro de acción La eficacia relativa de diferentes longitudes de onda de la luz en la conducción de un proceso dependiente de la luz como la fotosíntesis. Normalmente representado como un gráfico de alguna medida del proceso frente a la longitud de onda. Comparar con **espectro de absorción.**

Espectro electromagnético Toda la gama de longitudes de onda de radiación desde longitudes de onda cortas (de alta energía) hasta longitudes de onda larga (baja energía). Incluye rayos gamma, rayos X, ultravioleta, luz visible, infrarrojos, microondas y ondas de radio (de longitudes de onda cortas a largas).

Espectrofotómetro Instrumento utilizado para medir las longitudes de onda absorbidas por un pigmento.

Espermátida Espermatozoide inmaduro.

Espermatocito primario Célula diploide en el testículo que puede iniciar la meiosis I para producir dos espermatocitos secundarios.

Espermatocito secundario Célula producida por la meiosis I en un espermatocito primario en el testículo. Puede sufrir la meiosis II para producir espermátidas.

Espermatóforo Paquete gelatinoso de espermatozoides que es producido por los machos de las especies que poseen fecundación interna sin cópula.

Espermatogénesis Producción de espermatozoides. Ocurre continuamente en el testículo.

Espermatogonias Células diploides en el testículo que pueden dar lugar a espermatocitos primarios.

Espermatozoide Gameto masculino maduro; más pequeño y móvil que los gametos femeninos.

Espícula Fuerte púa de sílice o carbonato cálcico encontrada en el cuerpo de muchas esponjas.

Espina Tallo modificado en plantas con forma afilada que actúa como estructura de protección. Ayuda a proteger la planta contra los herbívoros.

Espiráculo En insectos, una pequeña abertura que conecta las tráqueas llenas de aire con el medio externo, permitiendo el intercambio de gases.

Espliceosoma En eucariotas, un gran complejo de unión de snRNP (ribonucleoproteínas nucleares pequeñas) que cataliza la eliminación de intrones de los transcritos primarios de RNA.

Esporangio Estructura productora de esporas que se encuentra en las semillas de plantas, algunos protistas y algunos hongos (p. ej., quitridios).

Esporas (1) En bacterias, una forma latente que en general, es resistente a condiciones extremas. (2) En eucariotas, una única célula producida por mitosis o meiosis (no por fusión de gametos), que es capaz de desarrollar un organismo adulto.

Esporofito En organismos sometidos a alternancia de generaciones, la forma diploide pluricelular que surge a partir de dos gametos fusionados y produce esporas haploides. Comparar con **gametofito.**

Esporopolenina Material impermeable que envuelve las esporas y el polen de las plantas terrestres actuales.

Esqueleto hidrostático Sistema de soporte del cuerpo formado por compartimentos rellenos de fluido que pueden cambiar en la forma pero no pueden comprimirse fácilmente.

Esquema en Z Camino del flujo de electrones en el que los electrones pasan del fotosistema II al fotosistema I y, por último, al $NADP^+$ durante las reacciones fotosintéticas dependientes de la luz. También llamado *flujo de electrones no cíclico*.

Estado de transición Estado intermedio de alta energía de los reactivos durante una reacción química que debe alcanzarse para que tenga lugar la reacción. Comparar con **energía de activación.**

Estambre Estructura reproductora masculina de una flor. Consta de una antera, en la que se producen los granos de polen y un filamento, en el que se apoya la antera. Comparar con **carpelo.**

Estatocisto Órgano sensorial de muchos artrópodos que detecta la orientación del animal en el espacio (es decir, si el animal se ha volteado hacia arriba).

Estatolito Pequeña piedra o partícula densa encontrada en órganos especializados en la detección de gravedad, en algunos animales como las langostas.

Estereocilio Una de las numerosas rígidas extensiones de la superficie de una célula pilosa, que están involucradas en la detección de sonidos en vertebrados terrestres o de las vibraciones acuáticas en peces.

Esteroides Tipo de lípidos con una estructura característica de cuatro anillos.

Estigma Punta húmeda en el extremo del carpelo de una flor a la que se adhieren los granos de polen.

Estilo Tallo delgado del carpelo de una flor unido al estigma y al ovario.

Estímulo señal En Ecología del comportamiento, cualquier comportamiento que contenga información. También llamado *desencadenante*.

Estímulo señal Un único estímulo que provoca una respuesta de comportamiento invariante y estereotipado (patrón fijo de acción) en un animal. También se denomina *liberador*.

Estolón Tallo modificado que discurre horizontalmente sobre la superficie del suelo y produce nuevas plantas en los nódulos (una forma de reproducción asexual). Comparar con **rizoma.**

Estoma Generalmente, un poro o abertura. En las plantas, poro microscópico en la superficie de una hoja o en el tallo a través del cual tiene lugar el intercambio de gases.

Estómago Bolsa muscular resistente en el tubo digestivo de vertebrados entre el esófago y el intestino delgado. Físicamente rompe alimentos y comienza la digestión de las proteínas.

Estradiol Estrógeno principal producido por los ovarios de las hembras de mamíferos. Estimula el desarrollo del tracto reproductor femenino y el crecimiento de folículos ováricos y tejido mamario.

Estribo El último de los tres pequeños huesos (osículos) del oído medio de los vertebrados. Recibe las vibraciones de la membrana timpánica y las pasa a la cóclea mediante la vibración contra la ventana oval.

Estrógenos Tipo de hormona esteroidea, que incluye estradiol, estrona y estriol, que, en general, promueven los rasgos femeninos. Secretados por las gónadas, el tejido graso y otros órganos.

Estroma Matriz fluida de un cloroplasto en la que están embebidos los tilacoides. Sitio donde tienen lugar las reacciones del ciclo de Calvin.

Estructura cuaternaria La forma tridimensional de una proteína que contiene dos o más cadenas polipeptídicas (subunidades), determinada por el número, posiciones relativas y las interacciones de la subunidades. Comparar con **estructura primaria, secundaria y terciaria.**

Estructura por edad Proporción de individuos en una población que están en cada posible edad.

Estructura primaria Secuencia de aminoácidos en un péptido o proteína; y también la secuencia de nucleótidos en un ácido nucleico. Comparar con **estructura secundaria, terciaria y cuaternaria.**

Estructura secundaria En proteínas, plegamiento localizado de una cadena polipeptídica en estructuras regulares (p. ej., una β-hélice y una hoja-β) estabilizadas por enlaces de hidrógeno entre los átomos del esqueleto de la molécula. En los ácidos nucleicos, elementos de la estructura (p. ej., hélices y horquillas) estabilizados por enlaces de hidrógeno y otras interacciones entre bases complementarias. Comparar con **estructura primaria, terciaria y cuaternaria.**

Estructura terciaria Forma global tridimensional de una sola cadena polipeptídica, como resultado de múltiples interacciones entre las cadenas aminoacídicas laterales y el eje del péptido. Comparar con **estructura primaria, secundaria y cuaternaria.**

Estuario Ambiente de aguas salobres (en parte saladas) donde un río se une al océano.

Etileno Hormona vegetal gaseosa que induce la maduración de los frutos, la desaparición de las flores y la caída de las hojas.

Eucariotas Miembro del dominio Eukarya. Organismo cuyas células contienen un núcleo, numerosos orgánulos rodeados de membrana y un extenso citoesqueleto. Pueden ser unicelulares o multicelulares. Comparar con **procariota.**

Eudicotiledóneas Miembros de un grupo monofilético (linaje) de angiospermas, que incluyen plantas complejas con flores y árboles (p. ej., rosas, margaritas, arces). Todas las eudicotiledóneas tienen dos cotiledones, pero no todas las dicotiledóneas son miembros de este linaje. Comparar con **monocotiledóneas** y **dicotiledóneas.**

Eukarya Uno de los tres dominios taxonómicos que consiste en organismos unicelulares (la mayoría de protistas, levaduras) y organismos multicelulares (hongos, plantas y animales) y que se distinguen por un núcleo celular rodeado por membrana, numerosos orgánulos y un amplio citoesqueleto. Comparar con **arqueas** y **bacterias.**

Euterios Linaje de los mamíferos (Eutheria) cuyas crías se desarrollan en el útero y no se alojan en una bolsa abdominal. También se denominan *mamíferos placentarios*.

Evaporación Fase de absorción de energía que cambia del estado líquido al estado gaseoso. Muchos organismos evaporan el agua como un medio para perder calor.

Evo-devo Área de investigación que se centra en cómo importantes cambios en genes del desarrollo han llevado a la evolución de nuevos fenotipos.

Evolución (1) Teoría de que todos los organismos de la Tierra están relacionados por ascendencia común y de que han cambiado con el tiempo, principalmente a través de la selección natural. (2) Cualquier cambio en las características genéticas de una población a lo largo del tiempo, sobre todo, un cambio en la frecuencia de alelos.

Evolución convergente Evolución independiente de rasgos análogos en organismos de parentesco lejano debido a la adaptación a medios similares y una forma de vida parecida.

Evolución química Teoría de que compuestos químicos simples se combinaron en la antigua atmósfera y océano por reacciones químicas espontáneas para formar sustancias más grandes y complejas, finalmente condujo al origen de la vida y al comienzo de la evolución biológica.

Exergónico Se refiere a una reacción química que puede ocurrir espontáneamente, liberando calor y/o aumentando la entropía y para la cual el cambio de energía libre de Gibbs (ΔG) es < 0. Comparar con **endergónico.**

Exocitosis Secreción de moléculas intracelulares (p. ej., las hormonas, el colágeno), contenidas dentro de vesículas limitadas por membrana, al exterior de la célula, por fusión de vesículas a la membrana plasmática. Comparar con **endocitosis.**

Exoesqueleto Cubierta dura secretada en el exterior del cuerpo, utilizada como soporte del cuerpo, protección y adhesión muscular. Ejemplos de ello son las conchas de los moluscos y la cobertura exterior (cutícula) de los artrópodos. Comparar con **endoesqueleto.**

Exón Región de un gen eucariótico que es traducida en un péptido o proteína. Comparar con **intrón.**

Exotérmico Se refiere a una reacción química que libera calor. Comparar con **endotérmico.**

Expansinas Una clase de proteínas vegetales que incrementan activamente la longitud de la pared celular cuando el pH de la pared cae por debajo de 4,5.

Expansión clonal Rápida división de células T o de células B en respuesta a su unión a antígenos específicos reconocidos por los receptores de superficie de la célula. Produce una gran población de células descendientes, todas específicas para ese antígeno.

Experimento de pulso-caza Un tipo de experimento en el que una población de células o moléculas en un momento determinado del tiempo es marcada por medio de una molécula marcada y, a continuación, su destino es seguido a lo largo del tiempo.

Experimento natural Situación en la que se crean grupos que deben compararse por un cambio imprevisto y natural de las condiciones y no por la manipulación de las condiciones por los investigadores.

Explosión cámbrica Rápida diversificación de los tipos corporales animales que se inició hace unos 543 millones de años y continuó durante otros 40 millones de años.

Expresión génica Proceso global por el cual la información codificada en los genes se convierte en un producto activo, por lo general proteínas. Incluye transcripción y traducción de un gen y en algunos casos la activación de la proteína.

Expresión génica diferencial Expresión de diferentes conjuntos de genes en células con el mismo genoma. Responsable de la creación de diferentes tipos celulares.

Extensor Músculo que tira de dos huesos alejándolos entre sí, como en la extensión de una extremidad o de la columna vertebral. Comparar con **flexor.**

Extinción de fondo Tasa media de extinción a bajos niveles que se ha producido continuamente a lo largo de la historia evolutiva. Comparar con **extinción en masa.**

Extinción en masa Extinción de un gran número de grupos evolutivamente muy diversos durante un periodo de tiempo geológico relativamente corto (alrededor de 1 millón de años). Puede ocurrir debido a un repentino y extraordinario cambio ambiental. Comparar con **extinción de fondo.**

Extinguido Se dice de una especie que ha muerto.

Extremo pegajoso Extremo corto, de cadena sencilla en una molécula de DNA cortado por una endonucleasa de restricción. Tienden a formar enlaces de hidrógeno con otros extremos pegajosos que tienen secuencias complementarias.

Extremófilo Bacteria o arquea que prospera en un ambiente «extremo» (p. ej., alta concentración salina, alta temperatura, baja temperatura o baja presión).

Eyaculación Liberación de semen del órgano reproductor masculino en animales.

Facilitación En la sucesión ecológica, el fenómeno en el que las primeras especies que llegan hacen las condiciones más favorables para las especies que llega más tarde. Comparar con **inhibición y tolerancia.**

Facilitación del estado de transición La segunda etapa (después de la iniciación) en reacciones catalizadas de forma enzimática, en la que la enzima permite la formación del estado de transición.

Factor de crecimiento Cualquiera de un gran número moléculas de señales que son secretadas por determinadas células y que estimulan la división o diferenciación de otras células.

Factor de transcripción basal Término general para proteínas presentes en todos los tipos celulares que se unen a promotores eucariotas y ayudan a iniciar la transcripción. Comparar con **factor de transcripción regulador.**

Factor de transcripción regulador Término general para proteínas que se unen a secuencias reguladoras de DNA (potenciadores eucarióticos, silenciadores y elementos promotores proximales), pero no al propio promotor, conduciendo a un aumento o disminución en la transcripción de genes específicos. Comparar con **factor de transcripción basal.**

Factor promotor de la mitosis (MPF) Complejo de ciclina y quinasa ciclina dependiente que fosforila un número de proteínas específicas necesarias para iniciar la mitosis en células eucariotas.

Factor Rh Proteína presente en la superficie de glóbulos rojos en algunos seres humanos. Puede producirse aglutinación cuando sangre de un individuo RH^+ se mezcla con la sangre de un individuo Rh^-.

Factores de elongación Proteínas involucradas en la fase de elongación de la traducción, ayudando a los ribosomas en la síntesis de la cadena peptídica creciente.

Factores de iniciación Una clase de proteínas que ayudan a los ribosomas a unirse a una molécula de RNA mensajero para comenzar la traducción.

Factores de liberación Proteínas que pueden activar la terminación de la traducción del RNA cuando un ribosoma llega a un codón de parada.

Factores de nodo Moléculas producidas por bacterias fijadoras del nitrógeno que les ayudan a reconocer y unirse a las raíces de las leguminosas.

FAD/$FADH_2$ Formas oxidada y reducida, respectivamente, de flavina adenina dinucleótido. Transportador de electrones no proteico que actúa en el ciclo de Krebs y la fosforilación oxidativa.

Fagocitosis Ingesta de pequeñas partículas o células mediante la invaginación de la membrana plasmática para formar pequeñas vesículas rodeadas de membrana; tipo de endocitosis.

Familia En el sistema de Linneo, categoría taxonómica por encima de género y por debajo del orden. En animales, los nombres de la familia por lo general, terminan en el sufijo -idae; Canidae (perros, lobos y zorros) y Felidae (gatos), ambos en el orden Carnivora.

Familia génica Conjunto de loci genéticos cuyas secuencias de DNA son muy similares. Se cree que surgieron por la duplicación de un gen único y ancestral y por mutaciones posteriores en las secuencias duplicadas.

Fase de síntesis (S) Fase del ciclo celular durante la cual se sintetiza el DNA y se replican los cromosomas.

Fase folicular La primera fase del ciclo menstrual en la que crecen los folículos y aumentan los niveles de estrógenos; termina con la ovulación.

Fase G1 Fase del ciclo celular que constituye la primera parte de la interfase antes de la síntesis de DNA (fase S).

Fase G2 Fase del ciclo celular entre la síntesis de DNA (fase S) y la mitosis (fase M), la última parte de la interfase.

Fase lútea Importante fase del ciclo menstrual, después de la ovulación, en la que los niveles de progesterona son elevados y el cuerpo se está preparando para un posible embarazo.

Fase mitótica (M) La fase del ciclo celular durante la cual se produce la división celular. Incluye la mitosis y citoquinesis.

Fauna Todos los animales característicos de una determinada región, periodo o ambiente.

Fecundación Fusión de los núcleos de dos gametos haploides para formar un cigoto con un núcleo diploide.

Fecundación doble Forma inusual de reproducción vista en plantas con flores, en la que el núcleo de un espermatozoide se fusiona con un óvulo para formar un cigoto y el núcleo de otro espermatozoide se fusiona con dos núcleos polares para formar el endosperma triploide.

Fecundidad Promedio de las crías producidas por una sola hembra en el curso de su vida.

Fecundidad específica por edad El número medio de descendientes hembra producidos por una hembra en un grupo de edad específico.

Felodermis En los tallos de plantas leñosas, fina capa de células situadas entre el corcho más externo y el cámbium de corcho más interno.

Fenotipo Rasgos físicos y fisiológicos distinguibles de una persona, que determinan su constitución genética. Asimismo, el rasgo específico asociado con un alelo. Comparar con **genotipo.**

Feofitina En el fotosistema II, una molécula que acepta los electrones excitados de un centro de reacción clorofila y los lleva a una cadena de transporte de electrones.

Fermentación Cualquiera de las diversas vías metabólicas que producen ATP mediante la transferencia de electrones de un compuesto reducido, como la glucosa, a un aceptor final de electrones distinto del oxígeno. Permite que tenga lugar la glucólisis en ausencia de oxígeno.

Fermentación alcohólica Vía catabólica en la que el piruvato producido por glucólisis se convierte en etanol en ausencia de oxígeno.

Fermentación de ácido láctico Ruta catabólica en la que el piruvato producido por la glucólisis se convierte en ácido láctico en ausencia de oxígeno.

Feromona Señal química, liberada por un individuo en el entorno externo, que puede desencadenar respuestas en un individuo diferente.

Ferredoxina En organismos fotosintéticos, proteína que contiene hierro y azufre en la cadena de transporte de electrones del fotosistema I. Puede transferir electrones a la enzima NADP+ reductasa que cataliza la formación de NADPH.

Feto En animales vivos, los descendientes por nacer después de la fase embrionaria, que por lo general se han desarrollado lo suficiente como para ser reconocibles como pertenecientes a ciertas especies. En los seres humanos, a partir de 9 semanas después de la fecundación hasta el nacimiento.

Fibra En plantas, un tipo de célula esclerénquima alargada que presta apoyo al tejido vascular. Comparar con **esclereida.**

Fibra muscular Célula muscular individual.

Fibronectina Proteína abundante en la matriz extracelular que se une a otros componentes de la MEC y a integrinas, en las membranas plasmáticas; mantiene a las células en su lugar de anclaje. Existen numerosos subtipos que se encuentran en diferentes tejidos.

Fijación de carbono Véase **ciclo de Calvin.**

Fijación de nitrógeno Incorporación de nitrógeno atmosférico (N_2) en forma de amoniaco (NH_3) o nitrato (NO^-_3), que puede ser usado para producir muchos compuestos orgánicos. Solo se produce en algunos linajes de bacterias y arqueas.

Filamento de actina Fibra larga, de alrededor de unos 7 nm de diámetro, compuesta por dos hebras de proteínas de actina polimerizadas, enrolladas entre sí; uno de los tres tipos de fibras del citoesqueleto. Están implicadas en el movimiento celular. También se denominan *microfilamentos*. Comparar con **filamentos intermedios y microtúbulos.**

Filamento fino Filamento compuesto por dos cadenas enrolladas de actina y por proteínas reguladoras asociadas; anclado en el disco Z del sarcómero. Comparar con **filamentos gruesos.**

Filamento grueso Filamento compuesto por paquetes de la proteína motora miosina; anclado en el centro del sarcómero. Comparar con **filamentos delgados.**

Filamento intermedio Fibra larga, de unos 10 nm de diámetro, compuesta por diversas proteínas (p. ej., queratinas, lamininas); uno de los tres tipos de fibras del citoesqueleto. Forman redes que ayudan a mantener la forma de las células y a sostener el núcleo en su sitio. Comparar con **filamentos de actina y microtúbulos.**

Filamentos Estructuras delgadas, en forma de hebra, en particular (1) las extensiones alargadas de las agallas de los peces o (2) el tallo delgado que porta las anteras en una flor.

Filamentos branquiales En peces, una de las numerosas estructuras delgadas que se extienden desde los arcos branquiales hacia el agua y a través de la cual tiene lugar el intercambio de gases.

Filo En el sistema de Linneo, una categoría taxonómica por encima del nivel de clase y por debajo de reino. En plantas, a veces se llama *división*.

Filogenia Historia evolutiva de un grupo de organismos.

Filtración Proceso de eliminación de grandes componentes de un líquido, forzando su paso a través de un filtro. Ocurre en el corpúsculo renal de los riñones de vertebrados, permitiendo que el agua y los solutos pequeños pasen de la sangre al interior de la nefrona.

Filtrado Cualquier fluido producido por filtración, en particular, el líquido (pre-orina) en las nefronas de los riñones de vertebrados.

Fisiología Estudio de las funciones de los seres orgánicos.

Fisión (1) Una forma de reproducción asexual en procariotas en la que una célula se divide para producir dos células hijas similares genéticamente mediante un proceso similar a la mitosis de las células eucarióticas. También se denomina *fisión binaria*. (2) Una forma de reproducción asexual en la que un animal se divide en dos o más individuos de tamaño aproximadamente igual; común entre los invertebrados.

Fisión binaria Véase **fisión (1).**

Fitoalexina Cualquier pequeño compuesto producido por una planta para combatir una infección (por lo general, una infección micótica).

Fitocromo Fotorreceptor vegetal especializado que puede existir de dos formas, dependiendo del ratio de luz roja a luz del extremo rojo y que participa en el momento de ciertos procesos fisiológicos, como la floración, el alargamiento del tallo y la germinación.

Fitoplancton Pequeños organismos acuáticos a la deriva (plancton) que son fotosintéticos.

Fitorremediación Uso de plantas para limpiar suelos contaminados.

Flácido Debilidad consecuencia de la baja presión interna (p. ej., una planta de hojas marchitas). Comparar con **turgente.**

Flagelo Larga proyección celular que se ondula (en eucariontes) o rota (en procariotas) para mover la célula por un medio acuoso. Véase **axonema.**

Flavín adenina dinucleótido Véase **FAD/FADH2.**

Flexor Músculo que acerca dos huesos entre sí, como en la flexión de una extremidad o de la columna vertebral. Comparar con **extensor.**

Floema Tejido vascular vegetal que porta azúcares; contiene tubos cribosos y células compañeras. El floema primario se desarrolla a partir del procámbium de los meristems apicales; el floema secundario, desde el cámbium vascular de los meristems laterales. Comparar con **xilema.**

Flor En angiospermas, la parte de una planta que contiene estructuras reproductoras. Normalmente incluye cáliz, corola y uno o más estambres y/o carpelos. Véase **flor perfecta** e **imperfecta.**

Flor imperfecta Flor que contiene partes masculinas (estambres) o partes femeninas (carpelos), pero no ambos. Comparar con **flor perfecta.**

Flor perfecta Flor que contiene tanto las partes masculinas (estambres) como las partes femeninas (carpelos). Comparar con **flor imperfecta.**

Florigen En plantas, proteína que es una hormona sintetizada en las hojas y transportada al meristem apical del tallo donde se estimula la floración.

Fluido intersticial Fluido parecido al plasma como el fluido que se encuentra en la región (el espacio intersticial) entre las células.

Fluidófagos Animal que se alimenta por succión o absorción de líquidos, como néctar, savia o sangre.

Flujo de electrones no cíclico Véase **esquema en Z.**

Flujo Masa de agua que se mueve constantemente en una dirección.

Flujo Movimiento direccional de un parte sustancial de volumen de fluido, debido a diferencias de presión, tales como la circulación del agua a través del floema de la planta y la circulación de la sangre en los animales.

Flujo génico Movimiento de alelos entre poblaciones; se produce cuando los individuos dejan una población, se unen a otra y se reproducen.

Fluorescencia Emisión espontánea de luz de un electrón excitado que vuelve a su estado normal.

Folículo Un óvulo y el entorno que lo rodea de células de soporte en el ovario de mamíferos.

Fonotaxia Orientación hacia o lejos de un sonido.

Forma de transición Especie fósil o población con rasgos que son intermedios entre especies más antiguas y especies más recientes.

Fórmula estructural Notación bidimensional en la que los símbolos químicos de los átomos constitutivos están unidos por líneas rectas que representan enlaces covalentes individuales (—), dobles (═), o triples (≡). Comparar con **fórmula molecular.**

Fórmula molecular Notación que indica solamente los números y tipos de átomos en una molécula, como H_2O para las moléculas de agua. Comparar con **fórmula estructural.**

Fosfofructocinasa Enzima que cataliza la síntesis de fructosa-1 ,6-bifosfato a partir de fructosa-6-fosfato, reacción clave (paso 3) en la glucólisis.

Fosfolípido Una clase de lípido con una cabeza hidrófica (un grupo fosfato) y una cola hidrófoba (uno o más ácidos grasos). Principales componentes de la membrana plasmática y membranas organulares.

Fosforilación (v.: fosforilar) Adición de un grupo fosfato en una molécula.

Fosforilación a nivel de sustrato Producción de ATP por transferencia de un grupo fosfato de un sustrato intermedio directamente a un ADP. Ocurre en la glucólisis y el ciclo de Krebs.

Fosforilación oxidativa Producción de moléculas de ATP a partir de reacciones redox de la cadena de transporte de electrones.

Fosforilasa Enzima que descompone glucógeno por catalizar la hidrólisis de los enlaces α-glucosídicos entre residuos de glucosa.

Fósil Cualquier rastro de un organismo que existió en el pasado. Incluye huellas, madrigueras, huesos fosilizados, moldes, etc.

Fotofosforilación Producción de moléculas de ATP utilizando la energía liberada del flujo de electrones excitados por la luz a través de una cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis. Implica la generación de una fuerza protón-motriz durante el transporte de electrones y su uso para impulsar la síntesis de ATP.

Fotofosforilación cíclica Camino que sigue el flujo de electrones durante las reacciones dependientes de la luz en la fotosíntesis, en el que el fotosistema I transfiere electrones excitados de vuelta a la cadena de transporte de electrones del fotosistema II, en vez de al $NADP^+$. También llamado *flujo cíclico de electrones*. Comparar con **esquema en Z.**

Fotón Paquete discreto de energía lumínica, partícula de luz.

Fotoperiodicidad Cualquier respuesta de un organismo relacionada con la duración del día y la noche (es decir, fotoperiodo).

Fotorreceptor Molécula, célula u órgano que está especializada en la detección de la luz.

Fotorrespiración Serie de reacciones químicas conducidas por la luz que consumen oxígeno y liberan dióxido de carbono, básicamente la inversa de la fotosíntesis. Generalmente se produce cuando hay altas concentraciones de O_2 y bajas concentraciones de CO_2 dentro de las células vegetales, a menudo en ambientes soleados, secos y cálidos, cuando los estomas deben permanecer cerrados.

Fotorreversibilidad Cambio en la conformación que se produce en ciertos pigmentos vegetales cuando están expuestos a sus longitudes de onda preferentes y que provoca respuestas por parte de la planta.

Fotosíntesis Proceso biológico complejo que convierte la energía de la luz en energía química almacenada en la glucosa y otras moléculas orgánicas. Se produce en las plantas, algas y algunas bacterias.

Fotosíntesis C_3 La forma más común de la fotosíntesis en la que el CO_2 atmosférico se utiliza para formar 3-fosfoglicerato, azúcar de tres carbonos.

Fotosíntesis C_4 Variante de la fotosíntesis en la que el CO_2 atmosférico es fijado primero en azúcares de cuatro carbonos, en vez de en azúcares de tres carbonos como en la fotosíntesis C_3 clásica. Aumenta la eficiencia fotosintética en ambientes cálidos y secos, mediante la reducción de la pérdida de oxígeno debido a la fotorrespiración.

Fotosistema Uno de los dos tipos de unidades, que consiste en un centro de reacción rodeado de complejos antena, que es responsable de las reacciones dependientes de luz de la fotosíntesis.

Fotosistema I Fotosistema que contiene un par de moléculas de clorofila P700 y utiliza la energía luminosa absorbida para producir NADPH.

Fotosistema II Fotosistema que contiene un par de moléculas de clorofila P680 y utiliza la energía luminosa absorbida para dividir el agua en protones y oxígeno y producir ATP.

Fototaxia Orientación hacia o lejos de la luz.

Fotótrofo Organismo que produce ATP a través de la fotosíntesis.

Fototropinas Clase de fotorreceptores de las plantas que detectan la luz azul e inician respuestas fototrópicas.

Fototropismo Crecimiento o movimiento de un organismo en una dirección particular en respuesta a la luz.

Fragmentación del hábitat La desintegración de una gran región de un hábitat en muchas regiones más pequeñas, separados de los demás por un tipo diferente de hábitat.

Fragmento de Okazaki Corto segmento de DNA producido durante la replicación de la hebra molde de 5' a 3'. Muchos fragmentos de Okazaki hacen retrasarse a la cadena en el DNA recién sintetizado.

Frecuencia Número de crestas de onda por segundo pasado un punto estacionario. Determina el tono del sonido y el color de la luz.

Frondes Grandes hojas de los helechos.

Fruta En plantas con flores (angiospermas), el ovario (o grupo de ovarios) maduro en una planta, junto con las semillas que contiene y cualquier parte adyacente fusionada. Véase **fruto agregado, múltiple** y **simple.**

Frutos agregados Fruta (p. ej., frambuesa) que se desarrolla a partir de una única flor que tiene muchos carpelos separados. Comparar con **frutos múltiples y simples.**

Frutos múltiples (p. ej., piña) Fruta que se desarrolla a partir de muchas flores independientes y, por tanto, de muchos carpelos. Comparar con **frutos agregados** y **simples.**

Frutos simples Fruta (p. ej., albaricoque) que se desarrolla a partir de una única flor que tiene un solo carpelo o varios carpelos fusionados. Comparar con **fruto agregado** y **múltiple.**

Fuente Cualquier tejido, sitio o localización donde se produce una sustancia o por donde entra en circulación (p. ej., en plantas, los tejidos por donde entran los azúcares en el floema). Comparar con **sumidero.**

Fuerza protón-motriz Efecto combinado de un gradiente de protones y un gradiente de potencial eléctrico a través de una membrana, que puede conducir protones a través de la membrana. Utilizado por las mitocondrias y cloroplastos para potenciar la síntesis de ATP mediante el mecanismo de quimiosmosis.

Fungicidas Cualquier sustancia que puede matar a los hongos o ralentizar su crecimiento.

Gametangio (1) Estructura de formación de gametos en todas las plantas terrestres excepto angiospermas. Contiene un anteridio productor de espermatozoides y un arquegonio productor de óvulos. (2) La estructura de formación de gametos de algunos hongos quitridios.

Gameto Célula reproductora haploide que puede fusionarse con otra célula haploide para formar un cigoto. La mayoría de eucariotas pluricelulares tienen dos tipos distintos de gametos: óvulos y espermatozoides.

Gametofito Organismo sometido a la alternancia de generaciones, la forma haploide pluricelular que surge de una sola espora haploide y produce gametos. Un gametofito femenino se denomina normalmente embrión, un gametofito masculino, grano de polen. Comparar con **esporofito.**

Gametogénesis Producción de gametos (óvulos o espermatozoides).

Ganglio linfático Una de las pequeñas y numerosas estructuras de forma ovalada a través de la cual se mueve la linfa en el sistema linfático. Filtra la linfa y detecta agentes patógenos y otros antígenos. Principal lugar de activación de los linfocitos.

Gasterópodos Linaje de moluscos que se diferencia por un gran pie muscular y una estructura única de alimentación, la rádula. Incluye babosas y caracoles.

Gastrina Hormona producida por las células del epitelio del estómago en respuesta a la llegada de los alimentos o una señal neuronal del cerebro. Estimula otras células del estómago para liberar ácido clorhídrico.

Gastrulación Proceso mediante el cual algunas células de la parte externa de un embrión avanzan hacia el interior del mismo, dando lugar a las tres capas germinales (endodermo, mesodermo y ectodermo).

Gel de electroforesis Técnica para separar moléculas basándose en su tamaño y carga eléctrica, que influyen sobre su distinta tasa de movimiento a través de una sustancia gelatinosa en un campo eléctrico.

Gema Pequeña estructura reproductora que se produce en algunas hepáticas durante la fase gametofítica y que puede desarrollarse en un gametofito maduro.

Gemación Reproducción asexual a través la excrecencia de un progenitor que termina por soltarse como un individuo independientemente. Tiene lugar en levaduras y algunos invertebrados.

Gen Segmento de DNA (o RNA, para algunos virus) que codifica la información para la construcción de uno o más polipéptidos relacionados o moléculas de RNA funcionales junto con las secuencias reguladoras necesarias para su transcripción.

Gen estructural Segmento de DNA que codifica para una proteína o una molécula de RNA funcional, sin incluir secuencias reguladoras (p. ej., un promotor, un potenciador).

Gen homeótico Cualquier gen que especifica una ubicación determinada dentro de un embrión, lo que lleva al desarrollo de estructuras apropiadas para esa localización. Las mutaciones en los genes homeóticos causan el desarrollo de partes del cuerpo extra o partes del cuerpo en lugares equivocados.

Generación Promedio de tiempo entre la primera descendencia de una madre y la primera descendencia de su hija.

Generación F1 Primera generación filial. La primera generación de descendientes producidos a partir de un apareamiento, es decir, la descendencia de la generación de sus padres.

Generación parental Organismo adulto utilizado en el primer cruce experimental en un experimento de cruzamiento formal.

Género En el sistema de Linneo, categoría taxonómica de especies estrechamente relacionadas. Siempre en cursiva y con mayúscula para indicar que es un género científico reconocido.

Genes de segmentación Grupo de genes implicados en la segmentación corporal de los embriones en desarrollo. Incluye genes gap, genes pair-rule y los genes de polaridad de los segmentos.

Genes HOX Tipo de genes homeóticos que se encuentran en varios filos animales, incluidos los vertebrados, que se expresan con un patrón distintivo a lo largo del eje antero-posterior en embriones tempranos y controlan la formación de estructuras segmento-específicas.

Genética (1) Área de estudio relacionada con la herencia de rasgos. (2) Campo de estudio relacionado con la secuenciación, la interpretación y comparación de la totalidad del genoma de diferentes organismos.

Genitales Órganos de copula externos.

Genoma Toda la información hereditaria en un organismo, incluyendo no solo los genes, sino también otros segmentos no génicos de DNA.

Genómica funcional Estudio de cómo funciona un genoma, es decir, cuándo y dónde se expresan genes específicos y cómo interaccionan sus productos para producir un organismo funcional.

Genotipo Todos los alelos de cada gen presente en un determinado individuo. Puede referirse específicamente a los alelos de un conjunto particular de genes en estudio. Comparar con el **fenotipo.**

Germinación Proceso por el cual una semilla se convierte en una planta joven.

Gestación Duración del desarrollo embrionario desde la fecundación hasta el nacimiento en aquellas especies con nacidos vivos.

Giberelinas Clase de hormonas que se encuentran en plantas y hongos y que estimulan el crecimiento. El ácido giberélico es una de las principales giberelinas.

Gimnospermas Plantas vasculares que producen semillas pero no flores. Las gimnospermas incluyen cuatro linajes de plantas verdes (cícadas, ginkgoes, coníferas y gnetophytes). Comparar con **angiospermas.**

Glándula Órgano cuya principal función es la de secretar algunas sustancias, ya sea en la sangre (glándula endocrina) o en algún otro espacio, como el intestino o la piel (glándulas exocrinas).

Glándula endocrina Glándula que segrega hormonas directamente en el torrente sanguíneo o en el líquido intersticial en lugar de en conductos. Comparar con las **glándulas exocrinas.**

Glándula exocrina Glándula que segrega alguna sustancia a través de un conducto, al interior de un espacio que no sea del sistema circulatorio, tales como el tracto digestivo o la superficie de la piel. Comparar con las **glándulas endocrinas.**

Glándula pituitaria Pequeña glándula justo por debajo del cerebro que está física y funcionalmente conectada al hipotálamo. Produce y secreta un variedad de hormonas que afectan a muchas otras glándulas y órganos.

Glándula rectal Glándula excretora de sal en el sistema digestivo de los tiburones, mantas y rayas.

Glándulas bulbouretrales En mamíferos machos, las pequeñas glándulas unidas a la base de la uretra que secretan un mucus alcalino (que forma parte del semen), que lubrica la punta del pene y neutraliza los ácidos en la uretra durante la cópula. En los seres humanos, también llamadas *glándulas de Cowper.*

Glándulas mamarias Glándulas exocrinas especializadas que producen y secretan leche para la lactancia de la descendencia. Característica diagnóstica de mamíferos.

Glándulas paratiroides Cuatro pequeñas glándulas, situadas cerca o incrustadas en la glándula tiroides de vertebrados, que secretan la hormona paratiroidea.

Glándulas salivales Glándulas de vertebrados que secretan la saliva (una mezcla de agua, glucoproteínas formadoras de moco y enzimas digestivas) en la boca.

Glándulas suprarrenales Dos pequeñas glándulas endocrinas que se asientan encima de cada riñón. La parte exterior (corteza) segrega varias hormonas esteroideas; la parte interna (médula) segrega adrenalina y norepinefrina.

Glía Término general para varios tipos de células en el tejido nervioso que no son neuronas y no conducen señales eléctricas, sino que prestan soporte, alimentación y aislamiento eléctrico y realizan otras funciones. También se denominan *células gliales.*

Gliceraldehido-3-fosfato (G3P) Compuesto fosforilado de tres carbonos formado como resultado de la fijación de carbono en el primer paso del ciclo de Calvin.

Glicerol Molécula de tres carbonos que forma la «columna vertebral» de los fosfolípidos y la mayoría de las grasas.

Glioxisoma Tipo especializado de peroxisoma que se encuentra en células vegetales y lleno de enzimas para el procesamiento de los productos de la fotosíntesis.

Glóbulos blancos Véase **leucocitos.**

Glóbulos rojos Células que contienen hemoglobina, circulan por la sangre y liberan oxígeno de los pulmones a los tejidos. También llamados *eritrocitos.*

Glomérulo (1) En los riñones de vertebrados, grupo apelotonado de capilares, rodeado por la cápsula de Bowman, en el comienzo de una nefrona. (2) En el cerebro, un grupo de neuronas en forma globular presentes en el bulbo olfativo.

Glucagón Hormona peptídica producida por el páncreas en respuesta a los bajos niveles de glucosa en sangre. Aumenta la glucosa en sangre al provocar la degradación de glucógeno y estimular la gluconeogénesis. Comparar con **insulina.**

Glucocorticoides Hormonas esteroideas, producidas y secretadas por la corteza suprarrenal, que aumentan la glucosa en sangre y preparan el cuerpo para el estrés. Incluye cortisol y corticosterona. Comparar con **mineralocorticoides.**

Glucógeno Polisacárido altamente ramificado de almacenaje, compuesto por monómeros de α-glucosa unidos por enlaces glucosídicos 1,4 y 1,6. La forma principal de almacenar hidratos de carbono en animales.

Glucolípido Cualquier molécula lipídica que está unida de forma covalente a un hidrato de carbono.

Glucólisis Una serie de diez reacciones químicas que oxidan la glucosa para producir ATP y piruvato. Utilizado por todos los organismos como parte de la fermentación o la respiración celular.

Gluconeogénesis Síntesis de glucosa a partir de fuentes no glucídicas (p. ej., proteínas y ácidos grasos). Se produce en el hígado en respuesta a los bajos niveles de insulina y los altos niveles de glucagón.

Glucoproteína Cualquier proteína con uno o más hidratos de carbono unidos de forma covalente.

Glucosa Monosacárido de seis carbonos cuya oxidación en la respiración celular es la principal fuente de ATP en las células animales.

Glucosilación Adición de un hidrato de carbono a una molécula.

Gónada Órgano que produce células reproductoras, como por ejemplo un testículo o un ovario.

Gonadotropina coriónica humana (hCG) Hormona glucoproteica producida por la placenta humana desde aproximadamente la tercera semana del embarazo hasta decimocuarta. Mantiene el cuerpo lúteo, que produce hormonas que preservan el revestimiento uterino.

Gradiente de concentración Diferencias a través del espacio (p. ej., a través de una membrana) en la concentración de una sustancia disuelta.

Gradiente de potencial hídrico Diferencia entre el potencial hídrico de dos regiones. Determina la dirección en la que se mueve el agua, siempre de las regiones de mayor potencial hídrico a las regiones de menor potencial.

Gradiente electroquímico Efecto combinado de un gradiente de concentración de iones y un gradiente eléctrico (carga) a través de un gradiente de membrana que afecta a la difusión de iones a través de la membrana.

Grado En taxonomía, un grupo de especies que comparten una posición en una secuencia evolutiva de linajes inferida, pero que no son un grupo monofilético. También se denomina *grupo parafilético*.

Gram-negativas Describe las bacterias que se ven rosas cuando son tratadas con una tinción de Gram. Estas bacterias tienen una pared celular compuesta por una capa externa delgada de peptidoglicano y una capa de fosfolípidos.

Gram-positivas Describe las bacterias que se ven púrpuras cuando son tratadas con una tinción de Gram. Estas bacterias tienen una pared celular compuesta por una capa espesa de peptidoglicano.

Grana En cloroplastos, una pila de vesículas rodeadas de membrana y aplanadas (tilacoides) donde tienen lugar las reacciones dependientes de luz de la fotosíntesis.

Grandes simios Véase **homínidos.**

Grano de polen En plantas con semillas, un gametofito masculino rodeado de una estructura de protección.

Gránulos corticales Pequeñas vesículas llenas de enzimas en la corteza de un óvulo. Participa en la formación de la envoltura después de la fertilización de la fertilización.

Grasa Lípido que consta de tres moléculas de ácido graso unidas por enlaces éster a una molécula de glicerol. También llamado *tracilglicerol* o *triglicérido*.

Gravitropismo Movimiento de una planta en una determinada dirección en respuesta a la gravedad.

Grupo En el sistema de Linneo, una categoría taxonómica por encima del nivel de orden y por debajo del nivel de filo.

Grupo de edad Todos los individuos de una edad determinada en una población.

Grupo externo Taxón que está estrechamente relacionado con un grupo monofilético particular, pero no forma parte de él.

Grupo funcional Pequeño grupo de átomos unidos entre sí en una determinada configuración y que exhiben propiedades químicas particulares que se confieren a cualquier molécula orgánica en la que aparezcan.

Grupo monofilético Unidad evolutiva que incluye una población ancestral y todos sus descendientes, pero no otros. También llamado *clado* o *linaje*. Comparar con **grupo parafilético.**

Grupo parafilético Unidad evolutiva que incluye una población ancestral y algunos, pero no todos, sus descendientes. Los grupos parafiléticos son unidades no significativas en la evolución. Comparar con **grupo monofilético.**

Grupos hermanados Grupos taxonómicos estrechamente relacionados, que ocupan ramas adyacentes en un árbol filogenético. También llamados *taxones hermanos*.

GTP Guanosín trifosfato.

Guanosín trifosfato (GTP) Una molécula formada por guanina, azúcar y tres grupos de fosfato. Puede hidrolizarse para liberar energía libre. Comúnmente utilizada en muchas reacciones celulares y en funciones de la transducción de señales, en asociación con las proteínas G.

Gusanos planos Miembros del filo Platelmintos. Se distinguen por un cuerpo amplio, plano y no segmentado que carece de celoma. Los gusanos planos pertenecen a la rama de los lofotrocozoos de los protóstomos.

Gusanos segmentados Véase **anélidos.**

Gustación La percepción del gusto.

Gutación Excreción de gotas de agua de las hojas de la planta en la madrugada, a causa de presión de la raíz.

Halófilo Bacteria que prospera o arquea en entornos de alta sal.

Halófito Planta que crece en hábitats salinos.

Haploide (1) Que posee un conjunto de cromosomas (1*n*). (2) Célula u organismo de un individuo con un conjunto de cromosomas. Comparar con **diploides.**

Haplotipo El conjunto de alelos encontrados en un solo cromosoma.

Hebra complementaria Cadena recién sintetizada de RNA o DNA que tiene una secuencia de bases complementarias a la cadena molde.

Hebra continua Véase **hebra líder.**

Hebra discontinua Véase **hebra retardada.**

Hebra líder En la replicación del DNA, la hebra nueva de DNA que se sintetiza en una pieza continua, con nucleótidos añadidos en el extremo 3' de la molécula creciente. También llamada *hebra continua*. Comparar con **hebra retardada.**

Hebra no molde Cadena de DNA que no se transcribe durante la síntesis de RNA. Su secuencia corresponde a la de los mRNA producidos a partir de la otra hebra. También se denomina hebra codificante.

Hebra retrasada En la replicación del DNA, la cadena de DNA nuevo que se sintetiza de forma discontinua en una serie de segmentos cortos que son unidos posteriormente. También se denomina *hebra discontinua*. Comparar con **hebra líder.**

Heces Productos de desecho de la digestión.

Helicasa Enzima que cataliza la ruptura de hidrógeno de los vínculos entre los nucleótidos DNA, «descomprimiendo» una molécula de doble cadena de DNA.

Hemocelio Cavidad del cuerpo, presente en artrópodos y algunos moluscos, que contiene un fluido circulatorio (hemolinfa) que baña los órganos internos.

Hemofilia Enfermedad humana, causada por un alelo recesivo ligado al cromosoma X, que se caracteriza por defectos en el sistema de coagulación de la sangre.

Hemoglobina Proteína que se une al oxígeno, consistente en cuatro subunidades polipeptídicas, cada una con un oxígeno unido a un grupo hemo. Principal portador de oxígeno en sangre de mamíferos.

Hemolinfa Fluido circulatorio de los animales con sistema circulatorio abierto (p. ej., insectos) en el cual el fluido no se limita a los vasos sanguíneos.

Hendidura sináptica Espacio entre dos neuronas comunicantes (o entre una neurona y una célula efectora) en una sinapsis, a través de de la cual se difunden los neurotransmisores.

Herbácea Referente a una planta que no leñosa.

Herbivoría La práctica de comer tejidos vegetales.

Herbívoro Animal que come principalmente plantas y rara vez o nunca come carne. Comparar con **carnívoro** y **omnívoro.**

Heredable Referente a los rasgos hereditarios que pueden transmitirse de una generación a la siguiente.

Herencia Transmisión de los rasgos de los padres a la prole a través de la información genética.

Herencia autosómica Patrones de herencia que ocurren cuando los genes se encuentran en autosomas en vez de en cromosomas sexuales.

Herencia epigenética Patrón de herencia en el que existen diferencias en el fenotipo que no se deben a los cambios en la secuencia de nucleótidos de los genes.

Herencia ligada al cromosoma X Patrones de herencia de genes situados en el cromosoma X en mamíferos.

Herencia ligada al cromosoma Y Patrones de herencia de los genes situados en el cromosoma Y de mamíferos.

Herencia ligada al sexo Patrones hereditarios observados en los genes transportados por los cromosomas sexuales, así pues hembras y machos tienen diferentes números de alelos de un gen y pueden pasar solamente ese rasgo a un sexo de la descendencia.

Herencia poligénica Patrón de herencia que resulta cuando muchos genes influyen sobre un rasgo.

Hermafrodita Organismo que produce tanto gametos masculinos como femeninos.

Heterocariota Describe una célula o el micelio de un hongo que contiene dos o más núcleos que son genéticamente distintos.

Heterocigosis Tener dos alelos diferentes de un determinado gen.

Heterosporia (adj.: heterosporo) En plantas con semillas, la producción de dos tipos distintos de estructuras de producción de esporas y, por tanto, de dos tipos diferentes de esporas: microsporas, que se convierten en el gametofito masculino, y megasporas, que se convierten en el gametofito femenino. Comparar con **homosporia.**

Heterotermo Animal cuya temperatura corporal varía marcadamente con las condiciones ambientales. Comparar con **homeotermo.**

Heterótrofo Cualquier organismo que no puede sintetizar compuestos orgánicos reducidos a partir de fuentes de compuestos inorgánicos y que deben obtenerlos alimentándose de otros organismos. Algunas bacterias, algunas arqueas y prácticamente todos los hongos y los animales son heterótrofos. También llamado *consumidor*. Comparar con **autótrofo.**

Hexosa Monosacárido que contiene seis átomos de carbono.

Hibernación Estado fisiológico de conservación de la energía, caracterizado por una disminución de la tasa metabólica, la temperatura del cuerpo y la actividad, que dura un periodo de tiempo prolongado (semanas o meses). Ocurre en algunos animales en respuesta al frío invernal y la escasez de alimentos. Comparar con **letargo.**

Hibridación de ácidos nucleicos Apareamiento de bases entre un ácido nucleico simplexo y una secuencia complementaria de un ácido nucleico diferente (p. ej., una sonda marcada). Se utiliza experimentalmente en el Southern blot y el Northern blot.

Hibridación *in situ* Técnica para detectar DNA y mRNA específicos en las células y los tejidos mediante el uso de sondas marcadas. Se puede usar para determinar dónde y cuándo genes determinados se expresan en embriones.

Híbrido Descendencia de padres de diferentes cepas, poblaciones o especies.

Hidrato de carbono Cualquier grupo de moléculas que contengan un grupo carboxilo, varios grupos hidroxilos y de varios a muchos enlaces de hidrógeno y carbono. Véase **monosacáridos** y **polisacáridos.**

Hidrocarburo Molécula orgánica que contiene solo átomos de hidrógeno y carbono.

Hidroófilo Que interacciona fácilmente con agua. Compuestos hidrofílicos son típicamente compuestos polares que contienen átomos cargados o electronegativos. Comparar con **hidrófobo.**

Hidrófobo Que no interacciona fácilmente con agua. Compuestos hidrofóbicos son típicamente compuestos apolares que no tienen carga o átomos electronegativos y, a menudo, contienen muchos enlaces C–C y C–H. Comparar con **hidrofílico.**

Hidrólisis Reacción química en la que una molécula se divide en moléculas más pequeñas mediante la reacción con agua. En Biología, la mayoría de las reacciones de hidrólisis participan en la degradación de polímeros a monómeros. Comparar con la **reacción de condensación.**

Hifa Una de las cadenas de un micelio (cuerpo en forma de malla de un hongo). También encontrada en algunos protistas.

Hígado Órgano complejo de vertebrados que realiza muchas funciones, incluyendo el almacenamiento de glucógeno, el procesamiento y la conversión de alimentos y desechos y la producción de bilis.

Hilo de infección Invaginación de la membrana de una raíz a través de la cual bacterias fijadoras de nitrógeno beneficiosas se introducen en las raíces de las plantas huésped (leguminosas).

Hiperpolarización Cambio en el potencial de membrana de su estado negativo en reposo a un estado incluso aún más negativo; fase normal en un potencial de acción. Comparar con **despolarización.**

Hipertensión Presión arterial anormalmente alta.

Hipertónico Término comparativo que designa una solución que tiene una mayor concentración de soluto y, por tanto, una menor concentración de agua, que otra solución. Comparar con **hipotónico** e **isotónico.**

Hipocotilo El tallo de una planta muy joven, la región entre los cotiledones (hojas embrionarias) y la radícula (raíz embrionaria).

Hipófisis posterior Parte posterior de la glándula hipófisis que contiene los extremos de las células neurosecretoras hipotalámicas y a partir de la cual se secretan la oxitocina y la hormona antidiurética. Comparar con **hipófisis anterior.**

Hipotálamo Parte del cerebro que actúa en el mantenimiento del estado fisiológico del interior del cuerpo mediante la regulación del sistema nervioso autónomo, el sistema endocrino, la temperatura corporal, el balance hídrico y el apetito.

Hipótesis Explicación que se propone para un fenómeno o un conjunto de observaciones.

Hipótesis de «fuera de África» Hipótesis de que los humanos modernos *(Homo sapiens)* evolucionaron en África y se extendieron a otros continentes, en sustitución de otras especie de *Homo* sin cruzarse con ellos.

Hipótesis de «un gen, una enzima» Hipótesis de que cada gen es responsable de la producción de una (y solo una) proteína, en la mayoría de los casos una enzima que cataliza una reacción específica. Actualmente se conocen muchas excepciones a esta hipótesis.

Hipótesis de alteración intermedia Hipótesis de que una alteración ecológica moderada se asocia con una mayor diversidad de especies que cualquier alteración baja o alta.

Hipótesis de gen a gen Hipótesis de que hay una correspondencia de uno a uno entre los loci de resistencia (R) de plantas y los loci de avirulencia (avr) de hongos patógenos, en particular, los genes R producen receptores y los genes avr producen moléculas que se unen a esos receptores.

Hipótesis de la defensa vegetal Hipótesis de que las tasas de herbívoros se ven limitadas por las defensas de las plantas tales como toxinas y espinas.

Hipótesis de la mala nutrición Hipótesis de que poblaciones de herbívoros están limitadas por el mal estado nutricional de las plantas, especialmente bajos niveles de nitrógeno.

Hipótesis del control de arriba hacia abajo Hipótesis de que el tamaño de las poblaciones de herbívoros se ve limitada por la depredación o la enfermedad, más que por la limitación o toxicidad de recursos nutricionales.

Hipótesis del crecimiento ácido La hipótesis de que la auxina activa la elongación de las células vegetales mediante la inducción de la síntesis de las bombas de protones cuya actividad hace que la pared celular sea más ácida, lo que lleva a la expansión de la pared celular y la afluencia de agua.

Hipótesis del estatolito Hipótesis de que los amiloplastos (densos orgánulos vegetales de almacenamiento de almidón) sirven como estatolitos para la detección de la gravedad en plantas.

Hipótesis del flujo-presión Hipótesis de que el desplazamiento de azucares a través del floema se debe a diferencias en la presión de turgencia de la savia del floema.

Hipótesis del tambaleo Hipótesis de que algunas moléculas de tRNA pueden emparejarse con más de un codón del mRNA, tolerando alguna variación en la tercera base, siempre que la primera y segunda base estén correctamente apareadas.

Hipótesis nula Hipótesis que especifica los resultados de un experimento si la hipótesis principal que se pone a prueba es incorrecta. A menudo afirma que no habrá diferencia entre los grupos experimentales.

Hipotónico Término comparativo que designa una solución que tiene una menor concentración de soluto y, por tanto, una mayor concentración de agua, que otra solución. Comparar con **hipertónico** e **isotónico.**

Histamina Molécula liberada de los mastocitos durante una respuesta inflamatoria que causa dilatación de los vasos sanguíneos y aumento de la permeabilidad.

Histona Una de las diversas proteínas cargadas positivamente (básicas) asociadas con el DNA en la cromatina de la célula eucariótica.

Histona acetil transferasa (HAT) En eucariotas, una clase de enzimas que afloja la cromatina mediante la adición de grupos de acetilo a las proteínas histonas.

Histona deacetilasa (HDAC) En eucariotas, una clase de enzimas que recondensa la cromatina mediante la eliminación de grupos acetilo de las proteínas histonas.

Historia de vida La secuencia de los acontecimientos en la vida de un individuo desde el nacimiento, pasando por la reproducción hasta la muerte, incluyendo cómo el individuo asigna recursos para su crecimiento, reproducción y actividades o estructuras que están relacionadas con su supervivencia.

Hoja Principal órgano de fotosíntesis de plantas vasculares.

Holoenzima Enzima con diversas partes que consiste en un núcleo enzimático (que contiene el centro activo catalítico) junto con otras proteínas necesarias.

Homeosis Sustitución de una parte del cuerpo por otra que normalmente se encuentra en otra zona del cuerpo como resultado de mutación en algunos genes del desarrollo importantes (genes homeóticos).

Homeostasis (adj.: homeostático) Conjunto de condiciones físicas y químicas relativamente estables en las células, tejidos y órganos de un animal. Pueden ser alcanzados pasivamente coincidiendo con las condiciones de un entorno externo estable (homeostasis conformacional) o por procesos fisiológicos activos (homeostasis reguladora) provocados por variaciones en el entorno externo o interno.

Homeotermo Animal que tiene una temperatura corporal constante o relativamente constante. Comparar con **heterotermo.**

Homínidos Miembros de la familia Hominidae, que incluye los seres humanos y las formas extinguidas relacionadas; los chimpancés, gorilas y orangutanes. Distinguidos por el gran tamaño del cuerpo, falta de cola y un cerebro excepcionalmente grande. También se denominan *grandes simios*.

Homininis Seres humanos y formas extinguidas relacionadas; especies del linaje que se ramificó a partir de los chimpancés y que, finalmente, dio lugar a los seres humanos.

Homocigosis Presencia de dos alelos idénticos de un gen determinado.

Homología (adj.: homólogo) Similitud entre organismos de diferentes especies, debido a su herencia de un antepasado común. Las características que presentan dicha similitud (p. ej., las secuencias de DNA, proteínas, las partes del cuerpo) se dice que son homólogas. Comparar con **homoplasia.**

Homología de desarrollo Similitud en la forma embrionaria, o bien, en el destino de los tejidos embrionarios, que se debe a la herencia de un antepasado común.

Homología estructural Similitudes en estructuras corporales (p. ej., extremidades, caparazones, flores) que se deben a la herencia de un antepasado común.

Homología genética Similitudes en las secuencias de DNA o de aminoácidos que se deben a herencia de un antepasado común.

Homoplasia Similitud entre los organismos de distintas especies, debido a la evolución convergente. Comparar con **homología.**

Homosporia (ad.: homosporeo) En plantas vasculares con semillas, la producción de un solo tipo de espora. Comparar con **heterosporia.**

Hongo ectomicorrizal (HEM) Hongos cuyas hifas forman una densa red que cubre las raíces de las plantas huésped pero no entran en las células de la raíz.

Hongos Linaje de eucariotas que suelen tener un cuerpo filamentoso (micelio) y obtener nutrientes por absorción.

Hongos micorrizales arbusculares (AMF) Hongos cuyas hifas se introducen por las células de la raíz de sus plantas hospedadoras.

Hormona Cualquiera de las diferentes y numerosas moléculas de señalización que circulan por todo el cuerpo en la sangre u otros fluidos corporales y que pueden desencadenar respuestas características en células objetivo distantes a concentraciones muy bajas.

Hormona adrenocorticotropa (ACTH) Hormona peptídica, producida y secretada por la hipófisis anterior, que estimula la liberación de las hormonas esteroideas (p. ej., cortisol, aldosterona) de la corteza suprarrenal.

Hormona antidiurética (ADH) Hormona peptídica, secretada de la glándula pituitaria posterior, que estimula la retención de agua por el riñón. También llamada *vasopresina*.

Hormona del crecimiento (GH) Péptido de la hormona, producida y secretada por la hipófisis anterior de mamíferos, que promueve el crecimiento de los huesos largos en niños y el crecimiento muscular, la reparación de tejidos y la lactancia en adultos. También llamada *somatotropina*.

Hormona estimulante del tiroides (TSH) Hormona peptídica, producida y secretada por la hipófisis anterior, que estimula la liberación de hormonas tiroideas de la glándula tiroides.

Hormona folículo-estimulante (FSH) Hormona peptídica, producida y secretada por la hipófisis anterior, que estimula (en hembras) el crecimiento de los óvulos y los folículos en los ovarios o (en hombres) la producción de espermatozoides en los testículos.

Hormona juvenil Hormona de un insecto que impide que las larvas se transformen en adultos.

Hormona liberadora de corticotropina (CRH) Una hormona peptídica, producida y secretada por el hipotálamo, que estimula la hipófisis anterior para que libere de ACTH.

Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) Hormona peptídica, producida y secretada por el hipotálamo, que estimula la liberación de FSH y LH de la hipófisis anterior.

Hormona luteinizante (LH) Hormona peptídica, producida y secretada por la hipófisis anterior, que estimula la producción de estrógenos, la ovulación y la formación del cuerpo lúteo en las hembras y la producción de testosterona en los machos.

Hormona paratiroidea (PTH) Hormona peptídica, secretada por las glándulas paratiroides, que aumenta el calcio en la sangre estimulando la liberación de Ca^{2+} a partir de los huesos, la absorción de Ca^{2+} en el intestino y la reabsorción de Ca^{2+} en los riñones.

Horquilla Estructura secundaria que consiste en RNA estable de un bucle formado por enlaces de hidrógeno entre las bases de purina y pirimidina en el mismo capítulo.

Horquilla de replicación Lugar en forma de Y en el que una molécula duplexa de DNA se separa en dos cadenas simplexas para la replicación.

Huella del DNA Técnica utilizada para identificar segmentos de DNA que están unidos a proteínas reguladoras determinadas.

Huellas dactilares de DNA Cualquiera de los diversos métodos de identificación de los individuos por sus características únicas de genoma. Comúnmente implica el uso de PCR para producir muchas copias de determinadas secuencias simples repetidas (microsatélites) y el análisis posterior de sus longitudes.

Hueso Tipo de tejido conectivo en vertebrados compuesto de células vivas y de vasos sanguíneos dentro de una matriz extracelular dura compuesta por fosfato de calcio ($CaPO_4$) y pequeñas cantidades de carbonato de calcio ($CaCO_3$) y fibras proteicas.

Huésped Individuo o especie sobre o dentro de la cual vive un parásito.

Huésped definitivo Especie huésped en la que un parásito se reproduce sexualmente. Comparar con **hospedador intermediario.**

Huésped intermedio Especie huésped en la que un parásito se reproduce asexualmente. Comparar con **huésped definitivo.**

Huevo Gameto maduro femenino y cualquier capa externa asociada (como un caparazón). Más grande y menos móvil que el gameto masculino. En animales, también se llama *óvulo*.

Huevo amniótico Un huevo que tiene un depósito o funda de agua y que adjunta una membrana envolvente de abastecimiento de agua (el amnios), un suministro de alimentos (saco vitelino) y un saco residual (alantoides).

Humanos Cualquier miembro del género Homo, que incluye humanos modernos *(Homo sapiens)* y varias especies extintas.

Humus Materia orgánica completamente descompuesta presente en los suelos.

Huso acromático Grupos de microtúbulos que se unen a los cromosomas y empujan y tiran de ellos durante la mitosis y meiosis.

Huso mitótico Estructura temporal, compuesta en gran parte de microtúbulos, implicada en el movimiento de los cromosomas en la placa ecuatorial y luego a los lados opuestos de la célula durante la mitosis y meiosis.

Implantación Proceso por el cual un embrión se entierra en la pared uterina y forma una placenta. Ocurre en mamíferos y algunos otros vertebrados.

Impronta Un tipo de aprendizaje rápido e irreversible en el que un animal joven aprende a reconocer el cuidado individual. Se produce en aves y mamíferos.

Índice de masa corporal (BMI) Relación matemática entre peso y altura utilizada para evaluar la obesidad en los seres humanos. Se calcula dividiendo el peso (en kg) por el cuadrado de la altura (m^2).

Índice reproductor neto (R_0) Tasa de crecimiento de una población por generación, equivalente al número medio de hijos que cada hembra produce a lo largo de su vida.

Inducción (1) El proceso por el cual una célula o grupo de células embrionarias, altera la diferenciación de células vecinas. (2) Control positivo de la expresión de los genes de una proteína reguladora que se une al DNA y dispara la transcripción de un gen(es) específico.

Inductor Pequeña molécula que desencadena la transcripción de un gen específico, a menudo mediante su unión y la inactivación de una proteína represora.

Inhibición En la sucesión ecológica, fenómeno en el que las primeras especies que llegan hacen las condiciones menos favorables para el establecimiento de determinadas especies que llegan más tarde. Comparar con **facilitación** y **tolerancia.**

Inhibición competitiva Inhibición de la habilidad de una enzima para catalizar una reacción química debido a una molécula no reactiva que compite con el sustrato para acceder al centro activo.

Inhibición por retroalimentación Tipo de control metabólico en el que las altas concentraciones de un producto de una vía metabólica inhiben una de las enzimas tempranas de la vía. Una forma de retroalimentación negativa.

Iniciación (1) En una reacción catalizada enzimáticamente, la etapa durante la cual las enzimas orientan los reactivos en una determinada forma puesto que éstos se unen en lugares específicos del centro activo enzimático. (2) En la transcripción de DNA, la etapa durante la cual la RNA polimerasa y otras proteínas se unen al promotor. (3) En la traducción del RNA, la etapa durante la cual se forma un complejo compuesto por un ribosoma, una molécula de RNA mensajero y un aminoacil RNAt correspondiente al codón de inicio.

Inmigración Migración de individuos a una población determinada desde otras poblaciones. Comparar con **emigración.**

Inmunidad Estado de protección contra la infección por agentes patógenos ya sea por mecanismos relativamente inespecíficos (inmunidad innata) o por mecanismos específicos provocados por la exposición a un determinado antígeno (inmunidad adquirida).

Inmunidad adquirida Inmunidad a un patógeno particular u otro antígeno conferida por los anticuerpos y activada por células B y T tras la exposición al antígeno. Se caracteriza por especificidad, diversidad, memoria y reconocimiento de lo propio-no propio. Comparar con **inmunidad innata.**

Inmunidad innata Una serie de defensas inespecíficas contra los agentes patógenos que existen antes de la exposición a un antígeno e implica mastocitos, neutrófilos y macrófagos; normalmente se traduce en una respuesta inflamatoria. Comparar con **inmunidad adquirida.**

Inmunización Inmunidad conferida contra una enfermedad determinada por medios artificiales.

Inmunoglobulina (Ig) Cualquier clase de proteínas que funcionan como anticuerpos.

Insaturado Se refiere a las grasas y ácidos grasos en los cuales al menos uno de los enlaces entre carbonos es doble. Los dobles enlaces producen desviaciones de las cadenas de ácidos grasos y disminuyen el punto de fusión del compuesto. Comparar con **saturado.**

Insectos El linaje más grande de artrópodos distinguido por tener tres regiones corporales (cabeza, tórax y abdomen), patas para caminar y en la mayoría de especies uno o dos pares de alas.

Insulina Hormona peptídica producida por el páncreas en respuesta a los altos niveles de glucosa (o de aminoácidos) en la sangre. Permite a las células absorber la glucosa y coordinar la síntesis de grasas, proteínas y glucógeno. Comparar con **glucagón.**

Integración En el sistema nervioso, el procesamiento de información de muchas fuentes.

Integrador Un componente del sistema nervioso animal que funciona como parte de un sistema homeostático mediante la evaluación de la información sensorial y desencadenando las respuestas apropiadas. Véase **efector** y **sensor.**

Integrina Cualquier clase de proteínas de superficie celular que se unen a fibronectinas y a otras proteínas de la matriz extracelular, por tanto, manteniendo las células en su lugar.

Interacciones de Van der Waals Interacciones eléctricas débiles entre dos cadenas laterales hidrofóbicas. A menudo contribuye a la estructura terciaria de las proteínas.

Intercambiador contracorriente En animales, cualquier disposición anatómica que permita la máxima transferencia de calor o que una sustancia soluble pase de un fluido a otro. Los dos fluidos deben fluir en direcciones opuestas y tener un gradiente de concentración o de calor entre ellos.

Intercambio catiónico En Botánica, la liberación (desplazamiento) de cationes, como el magnesio y el calcio a partir de partículas del suelo, por protones del agua en suelos ácidos. Los cationes liberados se encuentran disponibles para su absorción por las plantas.

Interfase Parte del ciclo celular entre la fase mitótica (M) y la fase siguiente. Incluye la Fase G_1, fase S y fase G_2.

Intermediarios reactivos de oxígeno (ROI) Compuestos de oxígeno altamente reactivos que son utilizados en las células vegetales y animales para matar las células infectadas y para otros fines.

Interneurona Una neurona que transmite señales de una neurona a otra. Comparar con **motoneurona** y **neurona sensorial.**

Intestino delgado Parte del aparato digestivo entre el estómago y el intestino grueso. Sitio de la fase final de la digestión y de la mayoría de la absorción de nutrientes.

Intestino grueso Porción distal del aparato digestivo formada por el ciego, el colon y el recto. Su principal función es la de compactar los residuos que provienen del intestino delgado y absorber agua suficiente para formar las heces.

Intrón Región de un gen eucariótico que se transcribe al RNA, pero se elimina posteriormente, por lo que no se traduce en un péptido o proteína. Comparar con **exón.**

Inversión Mutación en la que un segmento de un cromosoma se separa del resto del cromosoma, se invierte y se reincorpora con la orientación opuesta a como estaba antes.

Inversión cromosómica Véase **inversión.**

Invertebrados Grupo parafilético compuesto por animales sin columna vertebral; incluye alrededor del 95% de todas las especies animales. Comparar con **vertebrados.**

Ión Un átomo o una molécula que ha perdido o ganado electrones y por tanto lleva una carga eléctrica, ya sea positiva (cationes) o negativa (aniones), respectivamente.

Ión de hidrógeno (H^+) Único protón con una carga de 1+, típicamente, una vez que se disuelve en solución o que se transfiere de un átomo a otro en una reacción química.

Ión hidróxido (OH^-) Un átomo de oxígeno y un átomo de hidrógeno unidos por un único enlace covalente y con una carga negativa; formados por la disociación de agua.

Iris Anillo muscular pigmentado justo por debajo de la córnea en el ojo de vertebrados que se contrae o expande para controlar la cantidad de luz que entra al ojo a través de la pupila.

Islotes de Langerhans Agrupaciones de células en el páncreas que secretan insulina y glucagón directamente en la sangre.

Isómero Molécula que tiene la misma fórmula molecular que otra molécula, pero difiere de ella en su estructura tridimensional.

Isómero estructural Molécula que comparte la misma fórmula molecular que otra molécula, pero difiere en el orden en que están unidos los átomos de forma covalente. Comparar con **isómeros geométricos** y **ópticos.**

Isómero geométrico Molécula que comparte la misma fórmula molecular que otra molécula, pero difiere en la disposición de los átomos o grupos a ambos lados de un doble enlace o anillo. Comparar con **isómeros ópticos** y **estructurales.**

Isómero óptico Molécula que comparte la misma fórmula molecular con otra molécula, pero difiere en el ordenamiento de los átomos o grupos en torno a un átomo de carbono; forma levógira o dextrógira de una molécula. Comparar con **isómeros geométricos** y **estructurales.**

Isotónico Término comparativo que designa una solución que tiene la misma concentración de soluto y de agua que otra solución. Comparar con **hipertónico** e **hipotónico.**

Isótopo Cualquiera de las diversas formas de un elemento que tienen el mismo número de protones pero difieren en el número de neutrones.

Kilocaloría (kcal) Unidad de energía utilizada a menudo para medir el contenido energético de los alimentos. También se denomina *caloría.*

Labio mayor Uno de los dos pliegues externos de la piel que protegen los labios menores, el clítoris y el orificio vaginal de las hembras en mamíferos.

Labio menor Uno de los dos pliegues internos de la piel que protegen la abertura de la uretra y la vagina.

Lactancia Producción de leche de glándulas mamarias de los mamíferos.

Lámina basal Matriz extracelular gruesa y rica en colágeno que está por debajo de la mayoría de tejidos epiteliales (p. ej., la piel) en animales.

Lámina media Capa gelatinosa de pectinas entre las paredes celulares primarias y las células adyacentes en plantas. Ayuda a mantener las células juntas.

Lámina nuclear Entramado de láminas nucleares fibrosas, que son un tipo de filamento intermedio. Líneas de la membrana interna de la envoltura nuclear, que aportan rigidez a la envuelta y ayudan a organizar los cromosomas.

Laminillas Cualquier conjunto de estructuras paralelas en forma de discos (p. ej., los filamentos branquiales de las branquias de los peces que sirven para aumentar la superficie de intercambio de gases).

Laminillas branquiales Una de las cientos de miles de estructuras laminares, cada una de las cuales contiene un lecho capilar, que constituye un filamento branquial.

Larva Fase inmadura de una especie en la que la fase adulta tiene una forma diferente.

Latencia Estado temporal en plantas o en determinadas partes de las mismas con una actividad metabólica y un crecimiento muy reducida o nulo (p. ej., semillas, esporas, bulbos y yemas).

Lecho capilar Densa red de capilares.

Leghemoglobina Proteína que contiene hierro, similar a la hemoglobina. Se encuentra en los nódulos de las raíces de las plantas leguminosas, donde se une al oxígeno, evitando la intoxicación de una enzima bacteriana necesaria para la fijación del nitrógeno.

Leguminosas Miembros de la familia de los guisantes que forman asociaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno en sus raíces.

Lente Estructura transparente y cristalina, que concentra la luz en la retina o en otro sistema de detección de la luz del ojo.

Leptina Hormona producida y secretada por las células lipídicas (adipocitos) que actúa para estabilizar la masa de tejido graso, en parte, mediante la inhibición del apetito y el aumento del gasto energético.

Leucocitos Diversos tipos de células sanguíneas, incluyendo neutrófilos, macrófagos y linfocitos, que circulan en la sangre y la linfa y actúan en la defensa contra agentes patógenos. También llamados **glóbulos blancos.**

Levadura Cualquier hongo que crece de forma unicelular. Asimismo, un linaje específico de ascomicetes.

Ley de difusión de Fick Relación matemática que describe los tipos de intercambios de gases en sistemas respiratorios animales.

Ligamiento En genética, asociación física entre dos genes, ya que están en el mismo cromosoma; los patrones de herencia resultantes de esta asociación.

Ligando Cualquier molécula que se une a un sitio específico en un receptor.

Lignina Sustancia que se encuentra en la pared secundaria de las células de algunas plantas, que es excepcionalmente rígida y fuerte. Más abundante en plantas leñosas.

Linaje Véase **grupo monofilético.**

Línea pura En reproducción animal o vegetal, una cepa de individuos que producen descendencia idéntica a ellos mismos cuando se autopolinizan o cruzan con otro miembro de la misma población. Las líneas puras son homocigóticas para la mayoría o todos los loci genéticos.

LINE (elementos nucleares intercalados largos) Es la clase más abundante de elementos de transposición en el genoma humano; puede crear copias de sí mismo e insertarlas en el resto del genoma. Comparar con **SINE.**

Linfa Mezcla de fluido y glóbulos blancos que circula a través de los conductos y ganglios del sistema linfático en vertebrados.

Linfocitos Dos tipos de leucocitos, células B y T, que circulan por el torrente sanguíneo y el sistema linfático y que son responsables del desarrollo de la inmunidad adquirida.

Lipasa Cualquier enzima que pueda descomponer las moléculas lipídicas en ácidos grasos y monoglicéridos.

Lípido Cualquier sustancia orgánica que no se disuelve en agua, pero se disuelve en disolventes orgánicos apolares. Los lípidos incluyen grasas, aceites, fosfolípidos y ceras.

Liquen Asociación simbiótica de un hongo y un alga fotosintética.

Lisosoma Pequeño orgánulo en una célula animal que contiene ácidos y enzimas que catalizan reacciones de hidrólisis y que pueden digerir grandes moléculas. Comparar con **vacuola.**

Lisozima Enzima que funciona en la inmunidad innata digiriendo las paredes de las células bacterianas. Presente en saliva, lágrimas, moco y clara de huevo.

Lixiviación Pérdida de nutrientes del suelo por filtración a través del agua.

Loci de avirulencia (avr) Genes en patógenos que codifican proteínas que desencadenan una respuesta de defensa en plantas. Comparar con **loci de resistencia (R).**

Loci de resistencia (R) Genes en plantas que codifican proteínas implicadas en la detección de la presencia de patógenos y el montaje de una respuesta defensiva. Comparar con **loci de avirulencia (avr).**

Locomoción Movimiento de un organismo por sí mismo.

Locus (pl.: loci) Localización física de un gen en un cromosoma.

Lofóforo Estructura especializada de alimentación encontrada en algunos lofotrocozoos y utilizado para filtrar alimentos.

Lofotrocozoos Uno de los principales linajes de protóstomos (Lofotrochozoa) que crecen por el aumento en el tamaño de su esqueleto, más que por la muda. Muchos filos tienen una estructura de alimentación especializada (lofóforo) y/o larvas ciliadas (trochóforo). Incluye rotíferos, gusanos planos, gusanos segmentados y moluscos. Comparar con **ecdisozoos.**

Longitud de onda La distancia entre dos crestas sucesivas en ondas periódicas, como ondas de luz, ondas sonoras u ondas en el agua.

Lumen Espacio interior de cualquier estructura hueca (p. ej., el ER rugoso) u órgano (p. ej., el estómago).

Luz visible Rango de longitudes de onda de radiación electromagnética que pueden ver los humanos, desde alrededor de 400 a 700 nanómetros.

Macrófago Un tipo de leucocito, capaz de migrar a través de los tejidos del cuerpo, que fagocita y digiere agentes patógenos y otras partículas extrañas; también secreta citoquinas y presenta antígenos extraños a las células T $CD4^+$.

Macromolécula Cualquier molécula orgánica de gran tamaño, normalmente compuesta por moléculas pequeñas (monómeros) unidas formando un polímero. Las principales macromoléculas biológicas son las proteínas, los ácidos nucleicos y los polisacáridos.

Macronutriente Cualquier elemento (p. ej., carbono, oxígeno, nitrógeno) que se requiera en grandes cantidades para el normal crecimiento, reproducción y mantenimiento de un organismo vivo. Comparar con **micronutrientes.**

Madera Xilema resultante del crecimiento secundario. También llamado *xilema secundario.*

Malaria Enfermedad humana causada por cuatro especies del protozoo *Plasmodium* y transmitida a los seres humanos mediante mosquitos.

Maleza Cualquier planta que se ha adaptado a crecer en suelos alterados.

Mamíferos Uno de los dos linajes de amniotas (vertebrados que producen óvulos amnióticos), distinguido por el pelo (o piel) y las glándulas mamarias. Incluye los monotremas (ornitorrincos), marsupiales y euterios (mamíferos placentarios).

Mamíferos placentarios Véase **euterios.**

Mandíbula Cualquier parte de la boca utilizada en la masticación. En vertebrados, la mandíbula inferior. En los insectos, crustáceos y miriápodos, el primer par de piezas bucales.

Mandíbula faríngea Mandíbula secundaria en la parte posterior de la boca, que se encuentra en algunos peces. Derivada de los arcos branquiales modificados.

Manto Una de las tres partes principales del cuerpo de los moluscos, el espeso tejido externo que protege la masa visceral y que puede secretar una concha de carbonato cálcico.

Mapa de ligamiento Véase **mapa genético.**

Mapa físico Mapa de un cromosoma que muestra el número de pares de bases entre los diferentes marcadores genéticos. Comparar con **mapa genético.**

Mapa genético Lista ordenada de los genes en un cromosoma que indica la distancia relativa entre ellos. También se denomina *mapa de ligamiento* o *mapa meiótico.* Comparar con **mapa físico.**

Mapa meiótico Véase **mapa genético.**

Marcador genético Locus genético que puede identificarse y localizarse en las poblaciones mediante técnicas de laboratorio o por un fenotipo visible diferenciado.

Marcapasos Células especializadas del músculo cardiaco en el nodo senoauricular (SA) del corazón de vertebrados, que tiene un ritmo inherente y puede generar un impulso eléctrico que se propaga a otras células del corazón.

Marchitamiento Pérdida de presión de turgencia en un tejido vegetal.

Marco abierto de lectura (ORF) Cualquier secuencia de DNA, con longitudes que van desde varios cientos a miles de pares de bases de largo, que está flanqueada por un codón de iniciación y una codón de parada. ORF identificados por análisis informáticos del DNA pueden ser genes funcionales, especialmente si tienen otras características de los genes (p. ej., secuencia promotora).

Marco de lectura División de una secuencia de DNA o RNA en una serie de codones de tres nucleótidos. Hay tres posibles marcos de lectura para cualquier secuencia.

Marismas Un humedal que carece de árboles y por lo general tiene un lento pero constante flujo de agua.

Marsupiales Linaje de mamíferos (Marsupiala) que alimentan a sus crías en una bolsa abdominal después de un periodo muy corto de desarrollo en el útero.

Masa celular interna (ICM) Un grupo de células en el interior de un blastocisto de mamíferos que sufren gastrulación y finalmente acaban por convertirse en el embrión.

Masa visceral Una de las tres partes principales del cuerpo de los moluscos; que contiene la mayoría de los órganos internos y branquias externas.

Mass feeder Animal que come grandes pedazos de alimentos del interior de su boca.

Mastocito Tipo de leucocito que está embebido en el tejido y contribuye a desencadenar la respuesta inflamatoria en infección o lesión, incluyendo la secreción de histamina. De particular importancia en respuestas alérgicas y de defensa contra parásitos.

Matriz extracelular (ECM) Compleja malla de proteínas (p. ej., el colágeno, la fibronectina) y polisacáridos secretada por las células animales y en la cual están embebidas.

Matriz mitocondrial Compartimento central de una mitocondria, rodeado por la membrana interna, que contiene las enzimas y sustratos del ciclo de Krebs y el DNA mitocondrial.

Mecanorreceptor Célula u órgano sensorial especializado en la detección de las distorsiones causadas por tacto o presión. Un ejemplo son las células pilosas en la cóclea.

Medio Líquido o sólido en el que las células pueden crecer *in vitro.*

Médula La parte más interna de un órgano (p. ej., riñón o glándula suprarrenal).

Médula ósea Tejido blando que llena el interior de los huesos largos que contienen células madre que transforman en glóbulos rojos y leucocitos a lo largo de la vida.

Medusa Fase libre flotante en el ciclo de vida de algunos cnidarios (p. ej., las medusas). Comparar con **pólipo.**

Megapascal (MPa) Unidad de presión (fuerza por unidad de superficie), lo que equivale a 1 millón de pascales (Pa).

Megaspora En plantas con semillas, una espora haploide (n) que se produce en un megasporangio por meiosis de un megasporocito diploide ($2n$); da lugar a un gametofito femenino. Comparar con **microspora.**

Meiosis En organismos con reproducción sexual, un tipo de división celular con dos etapas, en la que una célula madre diploide ($2n$) produce cuatro células haploides (n) reproductoras (gametos); da lugar a una reducción a la mitad del número cromosómico. También se llama *división reductora.*

Meiosis I La primera división celular de la meiosis, en la que tiene lugar la sinapsis y sobrecruzamiento y los cromosomas homólogos son separados entre sí, produciendo células hijas con la mitad de cromosomas (cada uno compuesto de dos cromátidas hermanas) que la célula madre.

Meiosis II La segunda división celular de la meiosis, en la que las cromátidas hermanas son separadas entre sí. Similar a la mitosis.

Membrana basilar Membrana en la cóclea de vertebrados donde se asienta la parte inferior de las células pilosas.

Membrana celular Véase **membrana plasmática.**

Membrana con permeabilidad selectiva Cualquier membrana a través de la cual pueden moverse más fácilmente algunos solutos que otros.

Membrana excitable Membrana plasmática que es capaz de generar un potencial de acción. Las neuronas, células musculares y algunas otras células poseen membranas excitables.

Membrana plasmática Membrana que rodea una célula, separándola del ambiente externo y regulando selectivamente el paso de moléculas e iones dentro y fuera de la célula. También llamada *membrana celular.*

Membrana tectorial Membrana en la cóclea de vertebrados que participa en la transducción del sonido mediante el plegamiento de los estereocilios en las células pilosas en respuesta a las vibraciones sonoras.

Membrana timpánica Membrana que separa el oído medio del oído externo en vertebrados terrestres, o en estructuras similares de insectos. También llamado *tímpano.*

Memoria Retención de la información aprendida.

Memoria inmunológica Capacidad del sistema inmunológico para «recordar» un antígeno y montar una respuesta rápida y eficaz a un patógeno encontrado años o décadas antes.

Menisco Capa cóncava que se forma en la mayoría de interfases de aire-agua debido a la tensión superficial.

Menstruación Periodicidad en el derramamiento del revestimiento uterino a través de la vagina que se produce en hembras de monos del Viejo Mundo y simios, entre ellos los seres humanos.

Meristema (adj.: meristemática) En plantas, un grupo de células indiferenciadas que pueden desarrollarse en diversos tejidos adultos durante toda la vida de una planta.

Meristema apical aéreo (SAM) Grupo de células indiferenciadas en plantas, en la punta de los tallos que pueden diferenciarse en tejidos maduros.

Meristema apical Grupo indiferenciado de células vegetales, en la punta de un tallo o raíz, que es responsable del crecimiento primario. Comparar con **meristema lateral.**

Meristema apical radicular (RAM) Grupo de células indiferenciadas en plantas, situadas en la punta de la raíz que pueden diferenciarse en tejido maduro radicular.

Meristema floral Grupo indiferenciado de células en plantas, que pueden dar lugar a los cuatro órganos que componen una flor.

Meristema fundamental La capa intermedia de una planta joven embrión. Es la base del sistema de tejidos fundamentales.

Meristema lateral Capa de células vegetales indiferenciadas que se encuentra en las raíces y tallos más viejos que son responsables del crecimiento secundario. También se denomina *cámbium* o *meristema secundario*. Comparar con **meristem apical.**

Mesencéfalo Una de las tres regiones principales del cerebro de vertebrados; incluye centros de integración sensorial y centros de relevo. Comparar con **prosencéfalo** y **metencéfalo.**

Mesodermo Capa media de las tres capas celulares básicas en la mayoría de embriones animales; da lugar a músculos, huesos, sangre y algunos órganos internos (riñón, bazo, etc.) Comparar con **ectodermo** y **endodermo.**

Mesoglea Material gelatinoso, que contiene células ectodérmicas dispersas, que se encuentra entre el ectodermo y endodermo en cnidarios (p. ej., en medusas, corales y anémonas).

Mesozoico Periodo de tiempo geológico, que va desde hace unos 250 millones a 65 millones de años, durante el cual las gimnospermas fueron las plantas dominantes y los dinosaurios, los vertebrados dominantes. Finalizó con la extinción de los dinosaurios. También llamada *Edad de los Reptiles.*

Metaanálisis Análisis comparativo de los resultados de muchos estudios más pequeños, publicados anteriormente.

Metabolismo Todas las reacciones químicas que ocurren en una célula u organismo vivo.

Metabolismo ácido de crasuláceas (CAM) Variante de la fotosíntesis en la que el CO_2 se almacena en ácidos orgánicos durante la noche cuando los estomas están abiertos y seguidamente es liberado para alimentar el ciclo de Calvin durante el día, cuando los estomas están cerrados. Ayuda a reducir la pérdida de agua y oxígeno debido a la fotorrespiración en ambientes cálidos y secos.

Metafase Una etapa en la mitosis o la meiosis durante la cual los cromosomas se alinean en el centro de la célula.

Metalotioneínas Pequeñas proteínas vegetales que se unen a iones de metales, evitando su exceso y que actúen como toxinas.

Metamorfosis Transición de una etapa de desarrollo a otra, por ejemplo, de las larvas a la forma adulta de un animal.

Metamorfosis completa Véase **metamorfosis holometábola.**

Metamorfosis hemimetábola Un tipo de metamorfosis en la que el animal aumenta su tamaño de una etapa a la siguiente, pero no cambia de manera espectacular la forma de su cuerpo. También se denomina *metamorfosis incompleta.*

Metamorfosis holometábola Un tipo de metamorfosis en la que el animal cambia completamente su forma. También se denomina *metamorfosis completa.*

Metamorfosis incompleta Véase **metamorfosis hemimetábola.**

Metanógeno Procariota que produce metano (CH_4) como un subproducto de la respiración celular.

Metanotrofo Organismo que usa el metano (CH_4) como donador principal de electrones y fuente de carbono.

Metástasis Propagación de las células cancerígenas de su lugar de origen a sitios distantes en el cuerpo, donde se pueden establecer otros tumores.

Metencéfalo Una de las tres regiones principales del cerebro de los vertebrados; incluye el cerebelo y el bulbo raquídeo. Comparar con **prosencéfalo y mesencéfalo.**

Metilación La adición de un grupo metilo ($-CH_3$) a una molécula.

MHC de clase I Proteína del MHC presente en la membrana plasmática de casi todas las células nucleadas y que actúa en la presentación del antígeno a las células T $CD8^+$.

MHC de clase II Proteína del MHC que está presente solo en la membrana plasmática de células dendríticas, macrófagos y células B y actúa en la presentación del antígeno $CD4^+$ a las células T.

Micelio Masa de filamentos subterráneos (hifas) que forman el cuerpo de un hongo. También encontrado en algunos protistas y bacterias.

Micorriza Asociación mutualista entre ciertos hongos y la mayoría de plantas vasculares, a veces visible como nódulos o redes alrededor o en las raíces de la planta.

***Microarrays* de DNA** Conjunto de fragmentos de DNA de cadena simple, que representa miles de genes diferentes, que son fijados de manera permanente a una pequeña lámina de cristal. Se pueden utilizar para determinar qué genes son expresados en diferentes tipos de células, en diferentes condiciones, o en diferentes etapas de desarrollo.

Microbio Cualquier organismo microscópico, incluidas las bacterias, arqueas y diversos minúsculos eucariotas.

Microbiología Área de estudio acerca de los organismos microscópicos.

Microfilamento Véase **filamento de actina.**

Micrografía Fotografía de una imagen producida por un microscopio.

Micronutrientes Cualquier elemento (p. ej., hierro, molibdeno, magnesio) que se requiere en muy pequeñas cantidades para el normal crecimiento, reproducción y mantenimiento de un organismo vivo. Comparar con **macronutrientes.**

Micrópilo Pequeño poro en el óvulo de una planta a través del cual el tubo polínico llega al saco embrionario.

microRNA (miRNA) Pequeño RNA de una sola hebra asociado a proteínas en un complejo en el que se ha inducido silenciamiento génico de RNA. Se puede unir a las secuencias complementarias de las moléculas de mRNA, permitiendo que las proteínas asociadas degraden el mRNA unido o inhibiendo su traducción. Véase **RNA de interferencia.**

Microsatélite Segmento no codificante de DNA en eucariotas que consta de una secuencia de repetición de 1 a 5 pares de bases de longitud. También se denomina *secuencia simple de repetición.*

Microscopio electrónico Véase **microscopio electrónico de barrido** y **microscopio electrónico de transmisión.**

Microscopio electrónico de barrido (SEM) Microscopio que produce imágenes de la superficie de los objetos, reflejando los electrones de una muestra que está recubierta por una capa de átomos de un metal. Comparar con **microscopio electrónico de transmisión.**

Microscopio electrónico de transmisión (TEM) Microscopio que forma una imagen a partir de los electrones que pasan a través de una muestra. Comparar con **microscopio electrónico de barrido.**

Microspora En plantas con semilla, espora haploide (n) que se produce en un microsporangio por la meiosis de un microsporocito diploide ($2n$); da lugar a un gametofito masculino. Comparar con **megaspora.**

Microtúbulo Fibra larga, tubular, de alrededor de unos 25 nm de diámetro, formada por la polimerización de dímeros de tubulina; uno de los tres tipos de fibras del citoesqueleto. Involucradas en elmovimiento celular y el transporte de materiales dentro de la célula. Comparar con **filamentos de actina** y **filamentos intermedios.**

Microvellosidades Pequeñas protrusiones de la superficie de una célula epitelial que aumentan la superficie de absorción de sustancias.

Migración (1) En ecología, movimiento cíclico de un gran número de organismos de un lugar geográfico o hábitat a otro. (2) En genética de poblaciones, movimientos de individuos de un población a otra.

Milivoltios (mV) Unidad de tensión igual a 1/1.000 voltios.

Mimetismo Fenómeno en el que una especie ha evolucionado (o aprendido) a mirar o emitir sonidos como otra especie. Véase **mimetismo de Bates** y **mimetismo de Müller.**

Mimetismo de Bates Tipo de mimetismo en el que especies inocuas o comestibles se asemejan a especies peligrosas o venenosas. Comparar con **mimetismo de Müller.**

Mimetismo de Müller Tipo de mimetismo en el que dos (o más) especies nocivas se parecen entre ellas. Comparar con **mimetismo de Bates.**

Mineralocorticoides Una clase de hormonas esteroideas, producidas y secretadas por la corteza suprarrenal, que regulan los niveles de electrolitos y el volumen global de fluidos corporales. La aldosterona es la principal en seres humanos. Comparar con **glucocorticoides.**

Minisatélite Segmento de DNA no codificante en eucariotas, que consiste en la repetición de una secuencia de una longitud de 6 a 500 pares de bases. También llamado *número variable de repeticiones en tándem* (VNTR).

Miofibrilas Estructuras largas y delgadas, compuestas por proteínas contráctiles organizadas en unidades de repetición (sarcómeros) en el músculo cardiaco y músculo estriado de vertebrados.

Miosina Cualquier clase de proteínas motoras que utilizan la energía química del ATP para moverse a lo largo de los filamentos de actina en la contracción muscular, citocinesis y transporte de vesículas.

Miriápodos Linaje de artrópodos con largos troncos segmentados, cada uno de los segmentos tiene uno o dos pares de piernas. Incluye ciempiés y milpiés.

Mitocondria Orgánulo en eucariotas que está delimitado por una doble membrana y que es el sitio donde se produce la respiración aeróbica.

Mitosis En células eucariotas, el proceso de división nuclear que da lugar a dos núcleos hijos genéticamente idénticos al núcleo de la célula madre. Posteriormente la citocinesis (división del citoplasma) da lugar a dos células hijas.

Moco (adj.: mucoso) Mezcla viscosa de glucoproteínas (llamadas mucinas) y agua que es secretada en muchos órganos de animales para la lubricación.

Modelo animal Cualquier enfermedad que se produce en un animal no humano y tiene muchos paralelismos con una enfermedad similar en seres humanos. Estudiado por los investigadores médicos con la esperanza de que los resultados puedan aplicarse a las enfermedades humanas.

Modelo de mosaico-fluido Hipótesis ampliamente aceptada de que la membrana plasmática y las membranas de los orgánulos están formadas por proteínas embebidas en una bicapa fosfolipídica fluida.

Modelo del filamento-deslizante Hipótesis de que los filamentos delgados (actina) y los filamentos gruesos (miosina) se deslizan entre sí, de forma que consiguen acortar el sarcómero. Acortamiento de todos los sarcómeros en una miofibrila que produce la contracción de toda la miofibrilla.

Modelo genético Conjunto de hipótesis que explican cómo se hereda una determinada característica.

Mol La cantidad de una sustancia que contiene $6{,}022 \times 10^{23}$ entidades elementales (p. ej., átomos, iones o moléculas). Este número de moléculas de un compuesto tendrá una masa igual al peso molecular de ese compuesto expresado en gramos.

Molaridad Unidad común de concentración de soluto igual al número de moles de un soluto disuelto en un litro de solución.

Molécula Combinación de dos o más átomos unidos por enlaces covalentes.

Moluscos Miembros del filo Mollusca. Se distiguen por un cuerpo plano con tres partes principales: un pie muscular, una masa visceral y un manto. Incluye bivalvos (almejas, ostras), gasterópodos (caracoles, babosas), quitones y cefalópodos (calamares, pulpos). Los moluscos pertenecen a la rama lofotrocozoos de los protóstomos.

Monocotiledóneas Cualquier planta que tiene un solo cotiledón (hojas embrionarias) en el momento de la germinación. Las monocotiledóneas formar un grupo monofilético. Comparar con **dicotiledóneas.**

Monoico Describe una especie de angiospermas que tiene tanto estructuras reproductoras masculinas como femeninas en la misma planta. Comparar con **dioico.**

Monómero Pequeña molécula que puede unirse covalentemente a otras moléculas similares para formar una macromolécula más grande. Comparar con **polímero.**

Monosacáridos Pequeños hidratos de carbono, tales como glucosa, que tienen la fórmula molecular $(CH_2O)_n$ y no pueden ser hidrolizados para formar hidratos de carbono más pequeños. También se denominan *azúcares simples.* Comparar con **disacárido** y **polisacárido.**

Monosomía Que tiene solo una copia de un determinado tipo de cromosoma.

Monotremas Linaje de los mamíferos (Monotremata) que ponen huevos y alimentan a las crías con leche. Incluye solo tres especies vivientes: el ornitorrinco y dos especies de equidnas.

Morfología Forma y apariencia del cuerpo de un organismo y de sus componentes.

Motivo En Biología molecular, un dominio (una sección de una proteína con una estructura terciaria distintiva) que se encuentra en diferentes proteínas y, a menudo, tiene propiedades funcionales específicas.

Motivo hélice-giro-hélice Motivo visto en muchas proteínas represoras procarióticas, que consta de dos α-hélices unidas por un tramo corto de aminoácidos que se forman una vez.

Movimiento ameboide Véase **arrastre celular.**

MPF Véase **factor promotor de la mitosis.**

mRNA. Véase **RNA mensajero.**

mRNA policistrónico Molécula de mRNA que contiene más de un segmento codificante de proteínas, cada uno con su propio codón de inicio y parada y cada uno codificando una proteína diferente. Es común en procariotas.

Mucigel Sustancia viscosa secretada por la punta de las raíces de las plantas que facilita el paso de la raíz creciente a través de la tierra.

Mucosa asociada a tejido linfoide (MALT) Término colectivo para los linfocitos y otros leucocitos asociados con células de la piel y con tejidos epiteliales secretores de moco en el intestino y el tracto respiratorio. Juegan un papel importante en la prevención de la entrada de agentes patógenos en el cuerpo.

Muda Método de crecimiento corporal, usado por ecdisozoos, que implica el desprendimiento de un cutícula o esqueleto externa de protección, la expansión de un cuerpo blando y el crecimiento de una nueva capa externa.

Muerte celular programada Véase **apoptosis.**

Músculo cardiaco Tejido muscular del corazón de los vertebrados. Consiste en fibras largas ramificadas que están conectadas eléctricamente y que inician sus propias contracciones, no están bajo control voluntario. Comparar con **músculo esquelético** y **músculo liso.**

Músculo esquelético Tejido muscular unido a los huesos del esqueleto en vertebrados. Consiste en largas fibras musculares no ramificadas con una apariencia rayada característica (estriada); es controlado voluntariamente. También llamado músculo estriado. Comparar con **músculo cardiaco** y **liso.**

Músculo estriado Véase **músculo esquelético.**

Músculo liso Tejido muscular no estriado que recubre el intestino, los vasos sanguíneos y otros órganos. Consiste en células cónicas no ramificadas que pueden mantener largas contracciones. No tiene control voluntario. Comparar con **músculo cardiaco** y **esquelético.**

Mutación Cualquier cambio en el material hereditario de un organismo (DNA en la mayoría de los organismos, RNA en algunos virus).

Mutación de sustitución Véase **mutación sin sentido.**

Mutación puntual Mutación que da lugar a una cambio en un solo par de nucleótidos en una molécula de DNA.

Mutación silenciosa Mutación que no afecta de forma detectable el fenotipo de un organismo.

Mutación sin sentido Mutación (cambio en un solo par de bases) que provoca un cambio en la secuencia de aminoácidos de una proteína. También se denomina *mutación por sustitución.*

Mutágeno Cualquier agente físico o químico que aumenta la tasa de mutación.

Mutante con pérdida de función Véase **mutante *knock-out.***

Mutante Individuo que lleva una mutación, especialmente una mutación rara o nueva.

Mutante *knock-out* Alelo mutante que no funciona en absoluto, u organismo homocigoto para dicha mutación. También se denomina *mutante nulo* o *mutante con pérdida de función.*

Mutante nulo Véase **mutante *knock-out.***

Mutualismo (adj.: mutualista) Relación simbiótica entre dos organismos (mutualistas) que beneficia a ambos. Comparar con **comensalismo** y **parasitismo.**

NAD^+/NADH Formas oxidada y reducida, respectivamente, de la nicotinamida adenina dinucleótido. Transportador de electrones no proteico que funciona en muchas reacciones redox del metabolismo.

$NADP^+$/NADPH Formas oxidada y reducida, respectivamente, de la nicotinamida adenina dinucleótido fosfato. Transportador no proteico de electrones que es reducido durante las reacciones dependientes de luz de la fotosíntesis y ampliamente utilizado en reacciones biosintéticas.

Nauplio Fase larval planctónica diferenciada vista en muchos crustáceos.

Navegación directa Tipo de navegación por la que un animal puede llegar a un punto específico de la superficie terrestre.

Neandertal Especie europea de homínido recientemente extinguida, el *Homo neanderthalensis,* estrechamente relacionada pero distinta de los humanos modernos.

Néctar Líquido azucarado producido por las flores para atraer y recompensar a los animales polinizadores.

Nefrona Uno de los diminutos tubos dentro de los riñones de vertebrados que filtran la sangre y concentran sales para producir orina. También llamadas *túbulos renales.*

Nervio Hebra larga y dura de tejido nervioso que típicamente contiene miles de axones envueltos en tejido conjuntivo; lleva impulsos entre el sistema nervioso central y otras partes del cuerpo.

Neural Relativo a las células nerviosas (neuronas) y al sistema nervioso.

Neuroendocrino Se refiere a las células nerviosas (neuronas) que liberan hormonas en la sangre o a las propias hormonas.

Neurona Célula especializada en la transmisión de los impulsos nerviosos. Normalmente tiene dendritas, cuerpo celular y un largo axón que formas sinapsis con otras neuronas. También se denominan *células nerviosas.*

Neurona motora Célula nerviosa que lleva las señales desde el sistema nervioso central (cerebro y médula espinal) a un efector, como un músculo o una glándula. Comparar con **interneurona** y **neurona sensorial.**

Neurona postsináptica Neurona que recibe señales, normalmente a través de neurotransmisores, de otra neurona en una sinapsis. Las fibras musculares y las glándulas también pueden recibir señales de neuronas presinápticas.

Neurona presináptica Neurona que transmite señales, por lo general mediante la liberación de neurotransmisores, a otra neurona o célula efectora en una sinapsis.

Neurona sensorial Célula nerviosa que lleva señales de receptores sensoriales al sistema nervioso central. Comparar con **interneurona** y **neurona motora.**

Neurotoxina Cualquier sustancia que específicamente destruye o impide el funcionamiento normal de las neuronas.

Neurotransmisor Que transmite señales eléctricas de una neurona a otra o de una neurona a un músculo o glándula. Ejemplos son la acetilcolina, la dopamina, la serotonina y la norepinefrina.

Neutral En genética, relativo a cualquier mutación o alelo mutante que no tiene efecto sobre el rendimiento de un individuo.

Neutrófilos Tipo de leucocitos, capaces de migrar a través de los tejidos del cuerpo, que fagocitan y digieren agentes patógenos y otras partículas extrañas; también secretan varios compuestos que atacan bacterias y hongos.

Nicho Conjunto particular de requerimientos del hábitat de ciertas especies y el papel que desempeñan las especies en su ecosistema.

Nicho fundamental Espacio ecológico que ocupa una especie en su hábitat en ausencia de competidores. Comparar con **nicho observado.**

Nicho observado El nicho ecológico que una especie ocupa en presencia de los competidores. Comparar con **nicho fundamental.**

Nicotinamida adenina dinucleótido Véase **NAD+/ NADH.**

Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato Véase **NADP+/ NADPH.**

Ninfa Forma juvenil de un animal que sufre metamorfosis hemimetábola (incompleta); se asemeja a una versión en miniatura de la forma adulta.

Nivel electrónico Grupo de orbitales electrónicos con energías similares. Los electrones se disponen en capas aproximadamente concéntricas alrededor del núcleo de un átomo, con electrones más energéticos en los niveles más externos. Los electrones en el nivel más externo, el nivel de valencia, a menudo participan en los enlaces químicos.

Nivel freático Límite superior de la capa subterránea de suelo que está saturada de agua.

Nivel trófico Nivel de alimentación en un ecosistema.

No disyunción Error que puede ocurrir durante la mitosis o la meiosis en el que una célula hija recibe dos copias de un cromosoma y la otra célula hija no recibe ninguna.

Nociceptor Célula u órgano sensorial especializado en detectar daño en los tejidos, por lo general producen la sensación de dolor.

Nódulo (1) En animales, cualquier pequeño engrosamiento (p. ej., un ganglio linfático). (2) En plantas, la parte del tallo donde las hojas o las yemas de las hojas se unen. (3) En un árbol filogenético, el punto donde divergen dos ramas, lo que representa el punto en el tiempo en el que un grupo ancestral se dividió en dos o más grupos descendientes. También llamado *horquilla*. (4) Estructura en forma de bulto de las raíces de las plantas leguminosas que contienen bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno.

Nódulo auriculoventricular (AV) Región del corazón entre la aurícula derecha y el ventrículo derecho donde las señales eléctricas desde la aurícula se ralentizan brevemente, antes de extenderse al ventrículo. Esto permite que el ventrículo se demore en el llenado de sangre antes de la contracción. Comparar con **nodo sinoauricular (SA).**

Nódulo de Ranvier Una de las secciones periódicas sin mielina del axón de una neurona en la que un potencial de acción puede ser regenerado.

Nódulo sinoauricular (SA) Grupo de células del músculo cardiaco, en la aurícula derecha del corazón en vertebrados, que inicia los latidos del corazón y determina la frecuencia cardiaca. Comparar con **nódulo auriculoventricular (AV).**

Nomenclatura binominal Sistema de nombrar especies mediante el uso de nombres latinizados compuestos, formados por el nombre del género y el nombre de la especie (p. ej., *Homo sapiens*, los seres humanos; *Canis familiaris*, el perro). Siempre en cursiva, con el nombre del género en mayúsculas.

Norepinefrina Catecolamina utilizada como neurotransmisor en el sistema nervioso simpático. También es producida por la médula suprarrenal y funciona como una hormona que provoca respuestas rápidas relacionadas con la respuesta de lucha o vuelo.

Northern blot Técnica para la identificación de sRNA específicos separados en un gel de electroforesis mediante la transferencia a un papel de filtro y la hibridación con una sonda marcada de DNA complementario a los sRNA de interés. Comparar con el **Southern blot y Western blot.**

Notocorda Cordón largo y gelatinoso de soporte, en la parte posterior de un embrión en cordados, por debajo de la médula espinal en desarrollo. Sustituida por vértebras en la mayoría de los vertebrados adultos. Característica definitoria de cordados.

Nucleasa Enzima que puede romper moléculas de DNA o RNA.

Núcleo (1) El centro de un átomo, que contiene protones y neutrones. (2) En las células eucariotas, el orgánulo que contiene los cromosomas y se encuentra rodeado por una doble membrana. (3) Una agrupación discreta de cuerpos celulares de neuronas en el cerebro, que por lo general comparten una función determinada.

Nucleoide En células procariotas, región densa, localizada en la zona central que contiene el DNA, pero no es rodeada por una membrana.

Nucleolo En células eucariotas, estructura especializada en el núcleo donde tiene lugar el procesamiento del RNA ribosomal y donde se ensamblan las subunidades ribosomales.

Núcleos polares En plantas con flores, los núcleos del gametofito femenino que se funden con un núcleo de un espermatozoide para producir el endospermo. La mayoría de las especies tienen dos.

Nucleosoma Unidad de repetición, a modo de cuenta, en la cromatina de eucariotas, que consta de cerca de 200 nucleótidos del DNA envueltos dos veces alrededor de ocho proteínas histonas.

Nucleótido Molécula compuesta por un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa), un grupo fosfato y una de las bases que contienen nitrógeno. El DNA y el RNA son polímeros de nucleótidos que contienen desoxirribosa (desoxirribonucleótidos) y ribosa (ribonucleótidos), respectivamente. Equivalente a un nucleósido más un grupo fosfato.

Número atómico Número de protones en el núcleo de un átomo, lo que da al átomo su identidad como un elemento químico en particular.

Número haploide Número de distintos cromosomas de una célula. Se simboliza como *n*.

Número másico El número total de protones y neutrones en un átomo.

Número variable de repeticiones en tándem Véase **minisatélite.**

Nutriente Sustancia que requiere un organismo para el crecimiento normal, el mantenimiento o la reproducción.

Nutriente esencial Cualquier elemento químico, ión o compuesto que se requiere para el crecimiento normal, la reproducción y el mantenimiento de la vida de un organismo y que dicho organismo no puede sintetizar.

Nutriente limitante Nutriente esencial cuya escasez en el medio ambiente reduce de forma significativa el crecimiento y la reproducción de los organismos.

Oído externo La región más externa del oído en mamíferos, que consiste en el pabellón de la oreja y el canal auditivo. Canaliza el sonido a la membrana timpánica.

Oído interno Porción más interna del oído de mamíferos, que consiste en un sistema tubos llenos de líquido, que incluye la cóclea (que recibe sonido de las vibraciones del oído medio) y los canales semicirculares (que funcionan en el equilibrio).

Oído medio Porción intermedia llena de aire del oído de mamíferos, que contiene tres pequeños huesos (osículos) que transmiten y amplifican el sonido desde la membrana timpánica al oído interno. Está conectado a la garganta a través del conducto de Eustaquio.

Ojo compuesto Ojo formado por muchas columnas independientes sensibles a la luz (ommatidia); presente en artrópodos. Comparar con **ojo simple.**

Ojo simple Ojo con un solo aparato receptor de la luz (p. ej., una lente), como en vertebrados. Comparar con **ojos compuestos.**

Ojo tipo cámara Tipo de ojo en vertebrados y cefalópodos, que consiste en una cámara profunda con un orificio en un extremo (a través del cual entra la luz) y una capa de células fotosensibles en la parte opuesta de de la misma.

Olfato Percepción de los olores.

Oligodendrocito Un tipo de células gliales que se enrollan alrededor de los axones de las neuronas en el sistema nervioso central, formando una vaina de mielina que proporciona aislamiento eléctrico. Comparar con **células de Schwann.**

Oligopéptido Cadena compuesta de menos de 50 aminoácidos unidos entre sí por enlaces peptídicos. A menudo denominado simplemente *péptido*.

Omatidio Columna sensible a la luz en el ojo compuesto de artrópodos.

Omnívoro Animal cuya dieta incluye con regularidad carne y vegetales. Comparar con **carnívoros y herbívoros.**

Oncogén Cualquier gen cuyo producto proteico estimula la división celular en todo momento y, por tanto, promueve el desarrollo del cáncer. A menudo es una forma mutada de un gen implicado en la regulación del ciclo celular. Véase **proto-oncogén.**

Oocito Célula en el ovario que puede sufrir meiosis para producir un óvulo.

Oocito primario Célula diploide grande presente en un folículo ovárico que puede iniciar la meiosis para producir un óvulo haploide.

Oogénesis Producción de células huevo (óvulos).

Oogonia Células diploides en un ovario que pueden dividirse por mitosis para crear más oogonias y oocitos primarios, que pueden someterse a meiosis.

Operador En DNA procariótico, un sitio de unión para una proteína represora, situada cerca del comienzo de un operón.

Opérculo Tejido rígido que cubre las agallas de los peces teleósteos.

Operón Región del DNA en procarióticas que codifica para una serie de genes relacionados funcionalmente y se transcribe a partir de un único promotor en un mRNA policistrónico.

Opsina Proteína transmembrana que está covalentemente unida a la retina, pigmento que detecta la luz en conos y bastones.

Orbital Región esférica alrededor de un núcleo atómico en el que un electrón está presente la mayoría del tiempo.

Orden En el sistema de Linneo, categoría taxonómica por encima del nivel de familia y por debajo del nivel de clase.

ORF Véase **marco abierto de lectura.**

Orgánico Para un compuesto, que contiene carbono e hidrógeno y por lo general, contiene enlaces carbono-carbono. Los compuestos orgánicos son ampliamente utilizados por los organismos vivos.

Organismo Cualquier entidad viva que contenga una o más células.

Organismo modelo Organismo seleccionado para un estudio científico intensivo basándose en las características que hacen que sea fácil trabajar con él (p. ej., el tamaño corporal, la vida media), esperando que los resultados se puedan aplicar a otras especies.

Órgano Grupo de tejidos organizados en una unidad funcional y estructural.

Organogénesis Fase del desarrollo embrionario, justo después de la gastrulación en embriones de vertebrados, en la que se desarrollan los principales órganos de las tres capas germinales embrionarias.

Órganos vegetativos Partes no reproductoras de una planta que incluye raíces, hojas y tallos.

Orgánulo Cualquier estructura discreta, envuelta por membrana, dentro de una célula (p. ej., la mitocondria) que tiene una estructura y función características.

Orientación Movimiento deliberado que da lugar a un cambio de posición en relación con algunos estímulos externos, como la orientación hacia el sol o lejos de un sonido.

Orientación geográfica Tipo de navegación en el que el desplazamiento tiene lugar en una dirección determinada.

Origen de replicación Lugar de un cromosoma en el que comienza la replicación del DNA.

Osículo Uno de los tres pequeños huesos, en el oído medio de los mamíferos, que transmite y amplifica sonidos de la membrana timpánica al oído interno.

Osmoconformador Animal que no regula activamente la osmolaridad de sus tejidos, pero se ajusta a la osmolaridad del ambiente.

Osmolaridad Concentración de sustancias disueltas en una solución, medido en moles por litro.

Osmorregulación Proceso por el cual un organismo vivo controla la concentración de agua y sales en su cuerpo.

Osmorregulador Animal que regula activamente la osmolaridad de sus tejidos.

Ósmosis Difusión de agua a través de una membrana permeable selectivamente de una región de elevada concentración de agua (baja concentración de soluto) a una región de baja concentración de agua (alta concentración de soluto).

Ouabaína Toxina que envenena la bomba de sodio-potasio en animales.

Ovario Órgano productor de óvulos en hembras de animales, o estructura productora de semillas en la parte femenina de una flor.

Ovíparo Productor de huevos que se ponen fuera del cuerpo, donde se desarrollan y eclosionan. Comparar con **ovovivíparo y vivíparo.**

Ovovivíparo Productor de huevos que se conservan en el interior del cuerpo hasta que están listos para la eclosión. Comparar con **ovíparo** y **vivíparo.**

Ovulación Liberación de un óvulo de un ovario de una hembra en vertebrados. En el ser humano, un folículo ovárico libera un óvulo al final de la fase folicular del ciclo menstrual.

Óvulo En plantas con flores, la estructura en el interior del ovario que contiene el gametofito femenino y finalmente (si es fecundado) se convierte en una semilla.

Oxidación Pérdida de los electrones de un átomo durante una reacción redox, ya sea por donación de un electrón a otro átomo o por el desplazamiento de los electrones compartidos en enlaces covalentes más lejos del núcleo atómico.

Oxigénica Se refiere a cualquier proceso o reacción que produce oxígeno. La fotosíntesis en plantas, algas y cianobacterias, que implica al fotosistema II, es oxigénica. Comparar con **anoxigénica.**

Oxitocina Hormona peptídica secretada por la pituitaria posterior, que desencadena el parto y la producción de leche en hembras y que estimula el apareamiento, el cuidado paterno y el comportamiento filial en ambos sexos.

p53 Proteína supresora de tumores (peso molecular de 53 kilodaltons) que responde a daños en el DNA interrumpiendo el ciclo celular y/o activando la apoptosis. Codificada por el gen p53.

Paleontología Estudio de los organismos que vivían en el pasado lejano.

Páncreas Glándula grande en vertebrados que tiene tanto función endocrinas como exocrinas. Secreta enzimas digestivas por un conducto conectado al intestino y varias hormonas (en particular, la insulina y glucagón) en el torrente sanguíneo.

Pandemia Propagación de una enfermedad infecciosa en un corto periodo de tiempo en una amplia zona geográfica y que afecta a una proporción muy elevada de la población. Comparar con la **epidemia.**

Pantano Hábitat de aguas donde el suelo está saturado de agua durante al menos una parte del año.

Pantano Humedal que tiene un ritmo constante de flujo de agua y está dominado por árboles y arbustos.

Papila gustativa Estructura sensitiva, que se encuentra principalmente en la lengua de mamíferos y contiene células en forma de huso, que responden a estímulos químicos.

Paquete vascular Grupo de hebras de xilema y floema en el tallo de una planta.

Parabiosis Técnica experimental para determinar si un determinado fenómeno fisiológico está regulado por una hormona, mediante la unión por cirugía de dos individuos de modo que las hormonas pueden pasar entre ellos.

Parabronquios Uno de los muchos diminutos tubos paralelos de aire que discurren a través de los pulmones de las aves donde se produce el intercambio de gases.

Paracrino Relativo a una señal química que es liberada por una célula y afecta a células vecinas.

Parapodios Apéndices encontrados en algunos anélidos a partir de los cuales se extienden estructuras como cerdas (quetas).

Parasitismo Relación de simbiosis entre dos organismos que es beneficiosa para un organismo (el parásito), pero va en detrimento del otro (el huésped). Comparar con **comensalismo** y **mutualismo.**

Parásito Organismo que vive en o sobre una especie huésped a la que perjudica.

Parasitoide Organismo que tiene una fase larvaria parásita y una fase adulta de vida libre. La mayoría de parasitoides son insectos que ponen huevos en los órganos de otros insectos.

Pared celular Capa protectora situada por fuera de la membrana plasmática y, por lo general compuesta de polisacáridos. Se encuentra en algas, plantas, bacterias, hongos y otros grupos.

Pared celular primaria Capa externa de la pared celular de una planta, hecha de fibras de celulosa y polisacáridos, que define la forma de la célula y soporta la turgencia de la membrana plasmática.

Pared celular secundaria Capa interna de la pared celular de una planta formada por ciertas células al madurar. Proporciona apoyo y protección.

Parsimonia Principio lógico de que las explicaciones más probables acerca de un fenómeno son las más simples o económicas. Cuando se aplica a la comparación entre árboles filogenéticos alternativos, sugiere que aquel que requiere el menor número de cambios evolutivos es el que tiene más probabilidades de ser el correcto.

Partenogénesis Desarrollo de la descendencia a partir de huevos no fecundados, un tipo de reproducción asexual.

Partículas de reconocimiento de señales (SRP) Complejo RNA-proteína que se une a la secuencia señal del ER en un polipéptido al emerger de un ribosoma y transporta el complejo ribosoma-polipéptido a la membrana del ER donde la síntesis del polipéptido se completa.

Parto Fuertes contracciones musculares del útero que expulsan el feto durante el parto.

Pascal (Pa) Unidad de presión (fuerza por unidad área).

Pasillo natural Tiras de hábitat silvestre que conectan poblaciones que de otro modo estarían aisladas por la mano del hombre.

Patógeno Cualquier entidad capaz de causar enfermedad, como un microbio, virus o prión.

Patrón de comportamiento fijo (FAP) Patrón de comportamiento muy estereotipado que se produce de forma invariable en una determinada especie. Forma de comportamiento innato.

Patrón de formación Serie de eventos que determinan la organización espacial de un embrión, incluida la alineación de los principales ejes y la orientación de las extremidades.

PCR Reacción en cadena de la polimerasa.

Peciolo Tallo de una hoja.

Pectina Polisacárido gelatinoso encontrado en la pared celular primaria y lámina media de las células vegetales. Atrae y mantiene el agua, formando un gel que ayuda a mantener la pared de la célula húmeda.

Pedigrí Árbol genealógico de los padres e hijos, que muestran la herencia de determinados rasgos de interés.

Pellet Cualquier material sólido que se acumula en la parte inferior de un tubo de ensayo por debajo de una capa de líquido (el sobrenadante) durante el centrifugado.

Pelo radicular Protrusión larga y delgada de las células de la epidermis de las raíces de las plantas, que proporcionan una mayor superficie de absorción de agua y nutrientes.

Pene Órgano reproductor masculino de mamíferos, utilizado para insertar los espermatozoides en una mujer.

Pentosa Monosacárido (azúcar simple) que contiene cinco átomos de carbono.

PEP carboxilasa Enzima que cataliza la adición de CO_2 a fosfoenol piruvato, compuesto de tres carbonos, formando un ácido orgánico de cuatro carbonos. Encontrado en células mesófilas de plantas que realizan la fotosíntesis C_4.

Pepsina Enzima que digiere proteínas y se encuentra en el estómago.

Pepsinógeno Precursor de la enzima digestiva pepsina. Se secreta a partir de células en el epitelio del estómago y se convierte en pepsina por el ambiente ácido de la luz del estómago.

Péptido Véase **Oligopéptido.**

Peptidoglicano Polisacárido estructural complejo que se encuentra en las paredes de las células bacterianas.

Perenne Describe una planta cuyo ciclo vital suele durar más de un año. Comparar con **anual.**

Perforación En plantas, pequeño agujero en la pared celular primaria y secundaria de los vasos que permiten el paso de agua.

Pericarpio Parte de la fruta, formada a partir de la pared del ovario, que rodea y protege las semillas. Corresponde a la pulpa de la mayoría de las frutas comestibles y las cáscaras duras de la mayoría de los frutos secos.

Pericicio En las raíces de las plantas, capa de células que da lugar a las raíces laterales.

Peridermis Porción más externa de la corteza que consiste en cámbium de corcho, células de corcho y una tercera pequeña capa de células (felodermis).

Periodo crítico Véase **periodo sensible.**

Periodo sensible Corto periodo de tiempo en la vida de un animal joven durante la cual el aprendizaje de determinados comportamientos críticos pueden ocurrir. También llamado *periodo crítico.*

Peristaltismo Ondas rítmicas de contracción muscular que impulsan los alimentos a lo largo del tracto digestivo.

Permahielo Capa congelada de forma permanente en el suelo helado en la mayoría de tundra y taiga.

Permeabilidad Tendencia de una estructura, por ejemplo, una membrana, para permitir que una determinada sustancia se difunda a través de ella.

Permeabilidad selectiva Propiedad de una membrana que permite que algunas sustancias se difundan a través de ella mucho más fácilmente que otras.

Peroxisoma Orgánulo en la mayoría de células eucarióticas que contiene enzimas de oxidación de ácidos grasos y otros compuestos incluidas muchas toxinas, dejándolas inactivas. Véase **glioxisoma.**

Peso molecular Suma de los números másicos de todos los átomos en una molécula; aproximadamente, el número total de protones y neutrones en la molécula.

Pétalo Uno de los órganos en forma de hoja dispuesto alrededor de los órganos reproductores de una flor. A menudo con color y perfume para atraer a los polinizadores.

pH Medida de la concentración de protones en una solución y, por tanto, de la acidez o alcalinidad. Definido como el logaritmo negativo en base 10 de la concentración de protones: $pH = -\log H^+$.

Pie Una de las tres partes principales del cuerpo de los moluscos; apéndice muscular, empleado para el transporte y/o excavación en el sedimento.

Pie ambulacral Una de las numerosas y pequeñas extensiones móviles y llenas de líquido del sistema vascular hídrico de equinodermos; la parte que se extiende fuera del cuerpo se llama podio. Utilizado en la locomoción y la alimentación.

Pigmento Cualquier molécula que absorbe ciertas longitudes de onda de luz visible y refleja o transmite otras longitudes de onda.

Pilotaje Tipo de navegación en la que los animales usan referencias familiares para encontrar su camino.

Pinocitosis Ingesta de fluido extracelular por una célula mediante la invaginación de la membrana plasmática para formar pequeñas vesículas rodeadas de membrana; un tipo de endocitosis.

Pirimidinas Un tipo de bases pequeñas, que contienen nitrógeno y un único anillo (citosina, uracilo, timina) que se encuentran en los nucleótidos. Comparar con **purinas.**

Piruvato deshidrogenasa Gran complejo enzimático, situado en el interior de la membrana mitocondrial, que es responsable de la conversión del piruvato en acetil-CoA durante la respiración celular.

Pituitaria anterior Parte de la glándula hipofisaria que contiene células que producen y liberan varias hormonas peptídicas en respuesta a otras hormonas desde el hipotálamo. Comparar con **pituitaria posterior.**

Placa celular Doble capa de membrana plasmática nueva que aparece en el centro de células vegetales en división, en última instancia, el citoplasma se divide en dos células.

Placa cribosa En plantas, estructura con poros en un extremo de un tubo criboso en el floema.

Placa indicadora Técnica de laboratorio para la detección de células mutantes por su crecimiento en placas de agar que contienen un compuesto que al ser metabolizado por células de tipo salvaje da lugar a un producto coloreado.

Placa metafásica Plano a lo largo del cual se alinean los cromosomas durante la metafase de la mitosis o la meiosis; no es una estructura real.

Placa réplica Método de identificación de colonias bacterianas con ciertas mutaciones mediante la transferencia de células de cada colonia de una placa maestra a una segunda placa (réplica) y la observación del crecimiento, cuando son expuestas a diferentes condiciones.

Placenta Estructura que se forma durante el embarazo en el útero a partir de tejidos de la madre y el feto. Intercambia nutrientes y desechos entre la madre y el feto, anclando el feto a la pared uterina y produciendo algunas hormonas. Aparece en la mayoría de mamíferos y en algunos otros vertebrados.

Plan corporal Arquitectura básica del cuerpo de un animal, incluyendo el número y la disposición de extremidades, segmentos corporales y las principales capas de tejido.

Plancton Cualquier organismo a la deriva cerca de la superficie de los océanos o lagos y que nada poco o nada en absoluto.

Planta de día corto Planta que florece en respuesta a noches largas (por lo general, a finales de verano, o en otoño, en el hemisferio norte). Comparar con **planta de día neutro** y **planta de día largo.**

Planta de día neutro Planta cuyo tiempo de floración no se ve afectado por la longitud relativa del día y la noche (el fotoperiodo). Comparar con **planta de día largo** y **planta de día corto.**

Plantas Grupo monofilético que incluye algas rojas, verdes y glaucofitas y plantas terrestres.

Plantas con semillas Miembros de diversos filos de plantas verdes, que tienen tejidos vasculares y producen semillas. Incluyen angiospermas y gimnospermas.

Plantas de día largo Plantas que florecen en respuesta a noches cortas (por lo general a finales de primavera o principios de verano en el hemisferio norte). Comparar con **plantas de día corto** y **neutro.**

Plantas vasculares sin semilla Miembros de varios filos de plantas verdes que tienen tejidos vasculares pero no semillas. Incluyen colas de caballo, helechos y licófitos.

Plantas verdes Un miembro de un linaje de eucariotas que incluye las algas verdes y las plantas terrestres.

Plántula Pequeña planta, que se forma en una planta parental a través de reproducción asexual y se cae, convirtiéndose en un individuo independiente.

Plaqueta Pequeño fragmento celular rodeado de membrana en la sangre de vertebrados que actúa en la coagulación de la sangre. Derivadas de grandes células de la médula ósea.

Plásmido Pequeña molécula de DNA superenrrollada, generalmente circular, independiente del cromosoma (c) principal de la célula en procariotas y algunos eucariotas.

Plásmido Ti Plásmido portado por *Agrobacterium* (una bacteria que infecta plantas) que puede integrarse en los cromosomas de una célula e inducir la formación de una vesícula.

Plasmodesmo Conexión física entre dos células en plantas, que consta de orificios en las paredes celulares a través de los cuales las dos membranas plasmáticas, el citoplasma y ER liso pueden conectarse directamente. Funcionalmente similar a las uniones gap en células animales.

Plasmogamia Fusión del citoplasma de dos individuos. Se da en muchos hongos.

Plasticidad fenotípica Variación en especies del fenotipo, que se debe a diferencias en las condiciones ambientales. Ocurre con mayor frecuencia en plantas que en animales.

Plasticidad sináptica Cambios a largo plazo en la respuesta o en la estructura física de una sinapsis que pueden ocurrir después de determinados patrones de estimulación. Se le considera la base del aprendizaje y la memoria.

Plástido Orgánulos de una familia de plantas, delimitado por una doble membrana, que incluye cloroplastos; cromoplastos, que contienen vacuolas con pigmentos; y leucoplastos, que almacenan aceites, almidón o proteínas.

Plastocianina Pequeña proteína que bombea electrones del fotosistema II al fotosistema I durante la fotosíntesis.

Plastoquinona (PQ) Transportador de electrones no proteico en la cadena de transporte de electrones en cloroplastos. Recibe electrones excitados de la feofitina y los pasa a moléculas más electronegativas en la cadena. También lleva protones a la luz de la membrana del tilacoide, generando una fuerza protón-motora.

Plegamiento en hoja beta (b) Estructura secundaria de una proteína en la que el esqueleto del polipéptido se pliega en forma de hoja y se estabiliza por enlaces de hidrógeno.

Pleiotropía (adj.: pleiotrópico) Capacidad de un solo gen para afectar a más de un rasgo fenotípico.

Ploidía Número de juegos completos de cromosomas presentes. Haploide se refiere a una ploidía de 1; diploide, a una ploidía de 2; triploide, a una ploidía de 3, y tetraploide, a una ploidía de 4.

Pluma Derivación especializada de la piel, compuesta por β-queratina, presente en todas las aves y solo en las aves. Utilizada para el vuelo, aislamiento, exhibición y otros propósitos.

Pluricelularidad Estar compuesto de muchas células que se adhieren entre sí y no expresan todas los mismos genes, lo que resulta en que algunas células tienen funciones especializadas.

Población Grupo de individuos de la misma especie que viven en la misma zona geográfica en un mismo periodo de tiempo.

Podio Véase **pie ambulacral.**

Polar (1) Asimétrico o unidireccional. (2) Con una carga parcial positiva en un lado de una molécula y una carga parcial negativa en el otro lado. Las moléculas polares son generalmente hidrófilas.

Polimerización (v.: polimerizar) Proceso por el que numerosas moléculas pequeñas (monómeros) idénticas o similares se unen covalentemente para formar una molécula grande (polímero).

Polímero Cualquier molécula larga compuesta por pequeñas unidades repetidas (monómeros) y unidas entre sí. Los principales polímeros biológicos son las proteínas, los ácidos nucleicos y los polisacáridos.

Polimorfismo (adj.: polimórfico) (1) La aparición de más de un alelo en un determinado locus genético en una población. (2) La aparición de más de dos fenotipos de un rasgo en una población.

Polimorfismo de nucleótido simple (SNP) Lugar en un cromosoma donde los individuos de una población tienen diferentes nucleótidos. Puede utilizarse como marcador genético para ayudar a rastrear la herencia de genes cercanos.

Polinización Proceso por el cual el polen llega al carpelo de una flor (en plantas con flores), o alcanza el óvulo directamente (en las coníferas y especies emparentadas).

Polinización cruzada Polinización de una flor por el polen de otro individuo, en lugar de autofertilización. También se denomina *cruzamiento*.

Polipéptido Cadena polipeptídica de 50 o más aminoácidos unidos entre sí por enlaces peptídicos. Comparar con **oligopéptido** y **proteína**.

Poliploidía (adj.: poliploide) Estado que consiste en tener más de dos juegos completos de cromosomas.

Pólipo Etapa inmóvil (sésil) en el ciclo de vida de algunos cnidarios (p. ej., las medusas). Comparar con **medusas**.

Polirribosoma Estructura consistente en una molécula de RNA mensajero unida a numerosos ribosomas y a su cadena peptídica creciente.

Polisacárido Polímero lineal o ramificado compuesto por muchos monosacáridos unidos por enlaces glucosídicos. Polímeros de hidratos de carbono con un número relativamente reducido de residuos, a menudo se denominan *oligosacáridos*.

Polispermia Fecundación de un óvulo por múltiples espermatozoides.

Poro nuclear Abertura en la envoltura nuclear que conecta el interior del núcleo con el citoplasma y a través del cual moléculas como los mRNA y algunas proteínas pueden pasar.

Portador Individuo heterocigoto que posee un alelo normal y un alelo recesivo de un rasgo heredado, no muestra el fenotipo del rasgo, pero puede transmitir el gen recesivo a la descendencia.

Portador de electrones Cualquier molécula que acepta y dona electrones fácilmente de otras moléculas.

Posterior Hacia la cola de un animal y lejos de su cabeza. Lo contrario de anterior.

Postulados de Koch Cuatro criterios utilizados para determinar si un agente infeccioso sospechoso causa una enfermedad en particular.

Potenciador Secuencia reguladora en el DNA de eucariontes que puede ubicarse lejos de los genes que controlan o en los intrones del gen. La unión de proteínas específicas a un potenciador aumenta la transcripción de ciertos genes.

Potencial de acción Cambio rápido y temporal en un potencial eléctrico a través de una membrana, de negativo a positivo y de nuevo a negativo. Ocurre en células, como neuronas y fibras musculares, que tienen una membrana excitable.

Potencial de equilibrio Potencial de membrana en el que no hay movimiento neto de un determinado ión dentro o fuera de la célula.

Potencial de membrana Diferencia de carga eléctrica a través de una membrana celular; una forma de energía potencial. También llamado *voltaje de membrana*.

Potencial de presión (ψ_P) Componente de la energía potencial del agua causada por presiones físicas sobre una solución. En las células de las plantas, equivale a la presión de la pared más la turgencia. Comparar con **potencial de soluto (ψ_S)**.

Potencial de reposo Potencial de membrana de una célula en estado de reposo o normal.

Potencial eléctrico Energía potencial creada por separación de cargas eléctricas entre dos puntos. También se denomina *voltaje*.

Potencial hídrico (ψ) Energía potencial del agua en un ambiente determinado comparada con la energía potencial del agua pura a temperatura ambiente y presión atmosférica. En organismos vivos, ψ es igual al potencial de soluto (ψ_S), más el potencial de presión (ψ_P).

Potencial osmótico Véase **potencial soluto**.

Potencial soluto (ψ_S) Componente de la energía potencial del agua causada por la diferencia en las concentraciones de solutos en dos localizaciones. También llamado *potencial osmótico*. Comparar con **potencial de presión (ψP)**.

Potencial umbral Potencial de membrana que dará lugar a un potencial de acción en una neurona u otras células excitables. También llamado simplemente *umbral*.

Potenciales postsinápticos excitadores (EPSP) Cambio en el potencial de membrana, por lo general despolarización, en la dendrita de una neurona que hace un potencial de acción más probable.

Potenciales postsinápticos inhibidores (IPSP) Cambio en el potencial de membrana, por lo general hiperpolarización en una dendrita neuronal, que hace un potencial de acción menos probable.

Predicción Resultado observable o mesurable de un experimento basado en una hipótesis. Una correcta predicción proporciona apoyo a la hipótesis que se está probando.

Pre-orina Véase **filtrado**.

Presentación antigénica Proceso por el cual, pequeños péptidos, derivados de la ingestión de partículas antigénicas (p. ej., bacterias) o antígenos intracelulares (p. ej., virus en células infectadas) forman complejos con proteínas MHC y son transportados a la superficie de la célula donde se muestran y pueden ser reconocidos por células T.

Presión arterial Véase **presión arterial diastólica y presión arterial sistólica**.

Presión arterial diastólica Fuerza ejercida por la sangre contra las paredes de las arterias durante la relajación del ventrículo izquierdo del corazón. Comparar con **presión arterial sistólica**.

Presión arterial sistólica Fuerza ejercida por la sangre contra las paredes de las arterias durante la contracción del ventrículo izquierdo del corazón. Comparar con **presión arterial diastólica**.

Presión de la pared Presión hacia dentro ejercida por la pared celular sobre el fluido contenido en una célula vegetal.

Presión de turgencia Presión ejercida por el contenido líquido de una célula vegetal en contra de su pared celular.

Presión parcial Presión de un gas particular en una mezcla; la contribución de ese gas a la presión global.

Presión radicular Presión positiva (hacia arriba) de la savia en el xilema, en el tejido vascular de las raíces. Se genera durante la noche como consecuencia de la acumulación de iones en el suelo y la posterior circulación osmótica del agua en el xilema.

Primasa Enzima que sintetiza un pequeño segmento de RNA para su uso como cebador en la replicación del DNA.

Primates Linaje de mamíferos, que incluye prosimios (lemures, lorises, etc), monos y grandes simios (incluidos los humanos).

Primera ley de la termodinámica Principio físico de que la energía se conserva en todo proceso. La energía ni se crea ni se destruye, simplemente se transforma.

Principio de exclusión competitiva Principio de que dos especies no pueden coexistir en el mismo nicho ecológico en la misma zona porque una de las especies dejará fuera a la otra.

Principio de Hardy-Weinberg Principio de genética poblacional que declara que las frecuencias de genotipo de una gran población no cambian de generación en generación en la ausencia de procesos evolutivos (p. ej., mutación, migración, deriva genética, apareamiento aleatorio y selección).

Principio de la segregación independiente Concepto de que cada pareja de elementos hereditarios (alelos del mismo gen) se comporta de forma independiente de otros genes durante la meiosis. Uno de los dos principios genéticos de Mendel.

Prión Forma infecciosa de una proteína que se cree que provoca enfermedad mediante la inducción en la forma normal de una estructura anormal en tres dimensiones. Causa encefalopatías espongiformes, tales como la enfermedad de las vacas locas.

Probóscide Un largo y estrecho apéndice a través del cual pueden obtenerse alimentos.

Procámbium Grupo de células en el centro del embrión de una planta joven que da lugar a los tejidos vasculares.

Procariota Miembro del dominio Bacteria o Arquea, un organismo unicelular que carece de núcleo y que contiene relativamente pocos orgánulos o componentes del citoesqueleto. Comparar con **eucariota**.

Procesamiento alternativo En eucariotas, el empalme de transcritos primarios de RNA a partir de un único gen de diferentes maneras para producir diferentes mRNA maduros y, por tanto, diferentes polipéptidos.

Procesamiento del RNA En eucariotas, los cambios que sufre el transcrito primario de RNA en el núcleo para convertirse en una molécula madura de mRNA, que es exportada al citoplasma. Incluye la adición de una caperuza 5' y una cola de poli (A) y un proceso de corte y empalme para eliminar los intrones.

Proceso de corrección de errores Proceso por el cual la DNA polimerasa reconoce y elimina una base equivocada añadida durante la replicación del DNA y continúa con la síntesis.

Producción secundaria Cantidad total de nuevo tejido corporal producido por los animales que comen plantas. Puede implicar el crecimiento y/o la reproducción.

Productividad Cantidad total de carbono fijado por la fotosíntesis por unidad de superficie al año.

Productividad bruta fotosintética Eficiencia con la que todas las plantas en un área determinada utilizan la energía luminosa disponible para producir azúcares.

Productividad primaria bruta En un ecosistema, la cantidad total de carbono fijado por la fotosíntesis, incluido el utilizado para la respiración celular, más de un periodo de tiempo determinado. Comparar con la **productividad primaria neta**.

Productividad primaria neta (NPP) En un ecosistema, la cantidad total de carbono fijado por la fotosíntesis durante un determinado periodo de tiempo, menos la cantidad oxidada durante la respiración celular. Comparar con la **productividad primaria bruta**.

Producto Cualquiera de los materiales finales formados en una reacción química.

Productor primario Cualquier organismo que crea sus propios alimentos por fotosíntesis o reducción de compuestos inorgánicos y que es una fuente de alimento para otras especies en su ecosistema. También se denomina *autótrofo*.

Profase La primera fase de la mitosis o la meiosis durante la cual los cromosomas se hacen visibles y se forma el huso mitótico. La sinapsis y el sobrecruzamiento tienen lugar durante la profase de la meiosis I.

Progesterona Hormona esteroidea producida en los ovarios y secretada por el cuerpo lúteo después de la ovulación, hace que el revestimiento uterino engruese.

Prolactina Hormona peptídica, producida y secretada por la hipófisis anterior, que promueve la producción de leche en hembras de mamíferos y tiene una variedad de efectos sobre el comportamiento de los padres y sobre la reproducción estacional en otros vertebrados.

Prometafase Etapa en la mitosis o la meiosis durante la cual la envoltura nuclear se rompe y las fibras del huso acromático se unen a las cromátidas.

Promotor Corta secuencia de nucleótidos en el DNA que se une a la RNA polimerasa y permite que empiece la transcripción. En DNA procariótico, un solo promotor a menudo se asocia con varios genes contiguos. En DNA eucariota, cada gen generalmente tiene su propio promotor.

Propio Propiedad de una molécula o célula, de forma que no es atacada por las células del sistema inmunitario, debido a ciertas similitudes moleculares con otras células del organismo.

Prosencéfalo Una de las tres regiones principales del cerebro de vertebrados; incluye cerebro, tálamo e hipotálamo. Comparar con **metencéfalo** y **mesencéfalo.**

Prosimios Uno de los dos linajes principales de los primates, incluidos los lemures, tarsiers, pottos y lorises. Comparar con otros **antropoides.**

Próstata Glándula en machos de mamíferos que rodea la base de la uretra y secreta un fluido que es un componente del semen.

Proteasa Enzima que puede degradar las proteínas por ruptura de los enlaces peptídicos entre residuos de aminoácidos.

Proteína Macromolécula compuesta de una o más cadenas polipeptídicas compuesta de 50 o más aminoácidos unidos. Cada proteína tiene una secuencia única de aminoácidos y, en su estado nativo, una forma tridimensional característica.

Proteína activadora de catabolito (CAP) Proteína que se puede unir al sitio de unión de CAP, río arriba de determinados operones procariotas, facilitando así la unión de la RNA polimerasa y estimulando la expresión génica.

Proteína de membrana periférica Cualquier proteína de membrana que no cubre la totalidad de la bicapa lípídica y se asocia con un solo lado de la bicapa. Comparar con **proteína integral de membrana.**

Proteína de MHC Una del conjunto de glucoproteínas de superficie celular presente en mamíferos, que participa en el reconocimiento de células como propias y en la presentación antigénica a las células T. También llamada *molécula MHC.*

Proteína de transporte Término colectivo para cualquier membrana proteica que permite a las pequeñas moléculas o iones específicos cruzar la membrana plasmática. Incluye proteínas transportadoras y proteínas de canal, que llevan a cabo el transporte pasivo (difusión facilitada) y bombas, que llevan a cabo el transporte activo.

Proteína de unión a TATA (TBP) Proteína que se une a la caja TATA en promotores eucarióticos y es un componente del complejo basal de transcripción.

Proteína G Cualquiera de las proteína periféricas de membrana que unen GTP y actúan en la transducción de señales. La unión de una señal a su receptor desencadena la activación de la proteína G, lo que lleva a la producción de un segundo mensajero o inicia la cascada de fosforilación.

Proteína integral de membrana Cualquier proteína de membrana que se extiende por toda la bicapa lipídica. También llamada *proteína transmembrana.* Comparar con **proteína periférica de membrana.**

Proteína mayor de histocompatibilidad Véase **MHC.**

Proteína motora Proteína cuya principal función es la de convertir la energía química del ATP en movimiento. Incluye la dineína, la quinesina y la miosina.

Proteína quinasa Enzima que cataliza la adición de un grupo fosfato a otra proteína, por lo general, activando o inactivando el sustrato de la proteína.

Proteína transmembrana Cualquier proteína de membrana que abarca la totalidad de la bicapa lipídica. También se denomina *proteína integral de membrana.*

Proteína transportadora Proteína de membrana que facilita la difusión de una pequeña molécula (p. ej., glucosa) a través de la membrana plasmática mediante un proceso que implica un cambio reversible en la forma de la proteína. También se denomina *portadora.*

Proteínas de unión a DNA monocatenario (SSBP) Una clase de proteínas que se unen a las cadenas separadas de DNA durante la replicación o la transcripción, impidiéndoles volver a formar una doble hélice.

Proteoma El conjunto completo de proteínas producidas por un determinado tipo de células.

Proteómica El estudio sistemático de las interacciones, localización, funciones, regulación y otras características de todo el conjunto de proteínas (proteoma) en un determinado tipo celular.

Protista Cualquier eucariota que no es una planta verde, animal u hongo. Los protistas son un grupo parafilético diverso. La mayoría son unicelulares, pero algunos son pluricelulares o forman agregados pluricelulares llamados colonias.

Protodermo La capa exterior de un embrión de una planta que da lugar a la epidermis.

Protooncogén Cualquier gen que normalmente alienta la división celular de manera regulada, de forma general activando fases específicas en el ciclo celular. Las mutaciones pueden transformarlos en oncogenes.

Protóstomos Linaje principal de animales que comparten un patrón de desarrollo embrionario, incluyendo la división en espiral, la formación de la boca antes que el ano y la formación del celoma por división de un bloque de mesodermo. Incluye artrópodos, moluscos y anélidos. Comparar con **deuteróstomos.**

Proyecto Genoma Humano Proyecto multinacional de investigación que secuenció el genoma humano.

Prueba cruzada Cruzamiento de un individuo de genotipo desconocido con un individuo que solamente posee alelos recesivos de los rasgos de interés para poder deducir el genotipo desconocido a partir de los coeficientes fenotípicos observados en la descendencia.

Pseudocelomado Animal con una cavidad corporal interior llena de fluido (celoma) que está alineada con las capas de endodermo y mesodermo.

Pseudogén Secuencia de DNA que se asemeja a un gen funcional, pero no se transcribe. Se cree que han surgido por la duplicación de un gen funcional seguida de inactivación debido a una mutación.

Pseudópodo Extensión abultada temporal en ciertas células, utilizadas en el arrastre celular y la ingestión de alimentos.

Pubertad Los diversos cambios físicos y emocionales que sufre un animal inmaduro llevándole a la madurez reproductiva. También el periodo en que se producen estos cambios.

Pulmón Cualquier órgano respiratorio utilizado para el intercambio de gases entre la sangre y el aire.

Punta Extremo de una rama en un árbol filogenético. Representa una especie o taxón más amplio que no ha producido (todavía) descendientes, ya sea un grupo que viva actualmente o un grupo que se haya extinguido. También se denomina *nodo terminal.*

Punteaduras En plantas, pequeños agujeros en la pared celular secundaria de las traqueidas que permiten el paso del agua.

Punto de ajuste Valor normal u objetivo para una variable interna regulada, tales como el calor del cuerpo o el pH sanguíneo.

Punto de control del ciclo celular Cualquiera de los diversos puntos del ciclo celular en el que se puede regular la progresión de una célula a través del ciclo.

Pupa Insecto en metamorfosis que se encuentra encerrado en una envuelta protectora.

Pupación Etapa del desarrollo de muchos insectos, en la que el cuerpo se transforma de forma larvaria a forma adulta, mientras está encerrado en una envuelta protectora.

Pupila Orificio en el centro del iris a través del cual entra la luz en el ojo de un vertebrado o cefalópodo.

Purinas Un tipo de bases pequeñas que contienen nitrógeno y un doble anillo (guanina, adenina) que se encuentran en nucleótidos. Comparar con **pirimidinas.**

Quelíceros Par de apéndices en forma de pinza, encontrados alrededor de la boca de ciertos artrópodos llamados quelicerados (arañas, ácaros y escorpiones).

Quetas Extensiones en forma de cerdas encontradas en algunos anélidos.

Quiasma Estructura en forma de X formada durante la meiosis por el sobrecruzamiento entre cromátidas no hermanas en un par de cromosomas homólogos.

Quilomicrón Bola de lípidos recubierta de proteínas utilizada para el transporte de los lípidos a través del torrente sanguíneo.

Quimiolitótrofo Organismo que produce ATP por oxidación de moléculas inorgánicas de alta energía potencial como el amoniaco (NH_3) o el metano (CH_4). También se denomina *litotrofo.* Comparar con **quimioorganotrofo.**

Quimioorganotrofo Organismo que produce ATP por oxidación de moléculas orgánicas de alta energía potencial, tales como azúcares. También se denomina *organotrofo.* Comparar con **quimiolitotrofo.**

Quimioósmosis Mecanismo energético donde la energía almacenada en un gradiente electroquímico de protones (fuerza protón-motriz) se utiliza para llevar a cabo un proceso que requiere energía, como la producción de ATP.

Quimioquina Cualquiera de las diversas señales químicas que atraen a los leucocitos hacia un lugar de lesión tisular o infección.

Quimiorreceptor Órgano o célula sensorial especializada en la detección de moléculas o clases de moléculas específicas.

Quimiotaxis Movimiento hacia o lejos de una determinada sustancia química.

Quinasa dependiente de ciclina (CDK) Cualquiera de las diversas proteínas quinasas relacionadas que se activan solo cuando se ligan a una ciclina. Participan en el control del ciclo celular.

Quinesina Cualquier clase de proteína motora que utiliza la energía química del ATP para el transporte de vesículas, partículas o cromosomas a lo largo de los microtúbulos.

Quinocilio Un solo cilio que sobresale de la superficie de muchas células y actúa en la detección del sonido o la presión.

Quitina Polisacárido estructural compuesto por monómeros de N-acetilglucosamina unidos entre sí por enlaces glucosídicos β-1,4. Se encuentra en las paredes de las células de muchos hongos y algas y en los esqueletos externos de insectos y crustáceos.

Quitones Linaje de moluscos marinos que tienen una concha de protección formada por ocho placas de carbonato de calcio.

Quitridios Miembros de un grupo de hongos parafilético (Chitridiomicota) que producen esporas móviles y gametos (ambos con flagelos similares a los espermatozoides). También se denominan *chitridiomicete*.

Radiación Transferencia de calor entre dos cuerpos que no están en contacto físico directo. Más comúnmente, la emisión de energía electromagnética de cualquier longitud de onda.

Radiación adaptativa Rápida diversificación evolutiva dentro de un linaje, que produce numerosas especies descendientes con una amplia gama de formas adaptativas.

Radical libre Cualquier sustancia que contenga uno o más átomos con un electrón desapareado. Inestable y altamente reactivo.

Radícula La raíz de un embrión en una planta.

Rádula Áspero apéndice para la alimentación en gasterópodos (caracoles, babosas).

Raíz (1) Parte subterránea de una planta que ancla la planta y absorbe agua y nutrientes. (2) En un árbol filogenético, la parte más baja, el nódulo más antiguo.

Raíz adventicia Raíz que se desarrolla a partir de la base del tallo de una planta en lugar del sistema radicular.

Raíz lateral Raíz lateral de una planta que se extiende a partir de otra raíz más vieja.

Rama (1) Parte de un árbol filogenético que representa a las poblaciones a largo del tiempo. (2) Cualquier extensión del sistema radicular de una planta.

Rango Distribución geográfica de una especie.

Ras Tipo de proteína G que se activa por la unión de moléculas de señalización a los receptores de tirosina quinasa y que, a continuación, inicia una cascada de fosforilación, que culmina en una respuesta celular.

Rasgo Cualquier semblante hereditario característico de un individuo.

Rasgo cuantitativo Característica hereditaria que expone la variación fenotípica a lo largo de una escala continua de medición (p. ej., la altura), en lugar de las distintas formas características de los rasgos discretos.

Rasgo discreto Rasgo heredado que muestra formas fenotípicas distintas en lugar de la variación continua característica de rasgos cuantitativos como la altura.

Rasgo vestigial Cualquier estructura rudimentaria con una función mínima o desconocida, que es homóloga a estructuras con alguna función en otras especies. Se piensa que los rasgos vestigiales reflejan la historia evolutiva.

Rb Proteína supresora de tumores que ayuda a regular la progresión de una célula de la fase G_1 a la fase S del ciclo celular. Se encuentran defectos en la proteína Rb en muchos tipos de cáncer.

Reacción acrosomal Serie de acontecimientos que ocurren en un espermatozoide al encontrarse con un óvulo, incluyendo la liberación de enzimas acrosomales y la formación del proceso acrosomal, que ayuda al espermatozoide a alcanzar al óvulo.

Reacción de condensación Reacción química en la que dos moléculas se unen covalentemente eliminando un –OH de una de ellas y un –H de la otra para formar agua. También se denomina *reacción de deshidratación*. Comparar con **hidrólisis**.

Reacción de deshidratación Véase **reacción de condensación**.

Reacción de oxidación-reducción Véase **reacción redox**.

Reacción en cadena de la polimerasa (PCR) Técnica de laboratorio para generar rápidamente millones de copias idénticas de un determinado segmento de DNA, mediante la incubación de la secuencia original del DNA de interés con cebadores, nucleótidos y la DNA polimerasa.

Reacción química Cualquier proceso en el que un compuesto o elemento se combina con otros, o se rompe; implica la formación y/o ruptura de enlaces químicos.

Reacción redox Reacción química que implica la transferencia de uno o más electrones de un reactivo a otro. También se denomina *reacción de oxidación-reducción*.

Reacciones luz-dependientes En la fotosíntesis, el conjunto de reacciones que ocurren en el fotosistema I y II, que utilizan la energía de la luz solar para romper el agua, producir ATP, NADPH y oxígeno.

Reacciones luz-independientes Véase **ciclo de Calvin**.

Reactante Cualquiera de las materias iniciales en una reacción química.

Recambio En ecología de lagos, la mezcla completa de las capas de agua superior e inferior que se produce cada primavera y otoño en zonas de lagos templados.

Receptor de células B (BCR) Inmunoglobulina (anticuerpo) embebida en la membrana plasmática de células B maduras a la que se unen los antígenos.

Receptor de células T (TCR) Proteína transmembrana encontrada en células T que pueden unirse a antígenos presentes en las superficies de otras células. Compuesto por dos polipéptidos llamados cadena alfa y cadena beta. Véase **presentación antigénica**.

Receptor de hormonas esteroideas Receptor de la familia de receptores intracelulares que se une a varias hormonas esteroideas, formando complejos hormona-receptor que actúan como factores de transcripción reguladores y activan la transcripción de genes específicos.

Receptor de reconocimiento de patrones Una de las clases de proteínas de membrana de los linfocitos, que se unen a moléculas en la superficie de muchas bacterias. Parte de la respuesta inmunológica innata.

Receptor de señales Cualquier proteína que se une a una molécula de señalización (p. ej., una hormona o neurotransmisor) y desencadena una respuesta en la célula. Los receptores de señales solubles en agua son proteínas transmembrana en la membrana plasmática; los de muchas señales solubles en lípidos (p. ej., hormonas esteroideas) están situados en el interior de la célula.

Receptor tirosín-cinasa (RTK) Cualquier clase de receptor de señalización de la superficie celular que sufra fosforilación tras unir una molécula de señalización. El receptor activo fosforilado activa, a continuación, una vía de transducción de señales dentro de la célula.

Recesivo Se refiere a un alelo cuyo efecto fenotípico se observa solo en individuos homocigotos. Comparar con **dominante**.

Recombinación genética Cambio en la combinación de los genes o alelos en un cromosoma o individuo determinado. También se denomina *recombinación*.

Recombinante Posesión de una nueva combinación de alelos. Puede referirse a un solo cromosoma o molécula de DNA o a un organismo entero.

Recto La última porción del tracto digestivo donde se mantienen las heces hasta que son expulsadas.

Reducción Ganancia de electrones de un átomo durante una reacción redox, ya sea por la aceptación de un electrón de otro átomo o por la aproximación de los electrones de un enlace covalente al núcleo atómico.

Reductor de sulfato Procariota que produce sulfuro de hidrógeno (H_2S) como un subproducto de la respiración celular.

Reflejo Respuesta involuntaria a un estímulo ambiental. Puede implicar al cerebro (reflejo condicionado) o no (reflejo espinal).

Refractario Periodo de no respuesta a un estímulo que anteriormente suscitó una respuesta. Por ejemplo, la tendencia de los canales de sodio regulados por voltaje de permanecer cerrados inmediatamente después de un potencial de acción.

Refuerzo En Biología evolutiva, la selección natural de los rasgos que impiden la reproducción entre especies que han divergido recientemente.

Regeneración Crecimiento de una nueva parte del cuerpo para reemplazar una que ha sido perdida.

Régimen de alteraciones Alteraciones características que afectan a una comunidad ecológica.

Región constante (C) Parte de las cadenas ligeras o de las cadenas pesadas de un anticuerpo que tiene la misma secuencia de aminoácidos en los anticuerpos producidos por cada célula B de un individuo. Comparar con **región variable (V)**.

Región variable (V) La región de las cadenas ligeras o pesadas de un anticuerpo que tiene una secuencia de aminoácidos altamente variable y forma parte del sitio de unión al antígeno. Comparar con **región constante (C)**.

Registro fósil Todos los fósiles que se han encontrado en cualquier lugar de la Tierra y que han sido descritos formalmente en la bibliografía científica.

Regla de Hamilton Propuesta de que un alelo de comportamiento altruista se verá favorecido por la selección natural solo si el $Br > C$, donde B es igual al beneficio de eficacia biológica para el receptor y C al coste de eficacia del que actúa y r el coeficiente de parentesco entre ambos.

Regulación alostérica Regulación de la función de una proteína mediante la unión de una molécula reguladora, por lo general a un sitio distinto del centro activo, provocando un cambio en la forma de la proteína.

Reino En el sistema de Linneo, una categoría taxonómica por encima del nivel de filo y por debajo del nivel de dominio.

Relación especie-área Relación matemática entre la superficie de un determinado hábitat y el número de especies que puede soportar.

Reloj circadiano Mecanismo interno que se encuentra en la mayoría de los organismos que regula muchos procesos del organismo (ciclos de sueño y vigilia, patrones hormonales, etc.) en aproximadamente un ciclo de 24 horas.

Reloj molecular Hipótesis de que ciertos tipos de mutaciones tienden a fijarse en las poblaciones a un ritmo constante a lo largo del tiempo. Como resultado, pueden utilizarse las comparaciones de las secuencias de DNA para inferir el momento de divergencia evolutiva.

Remodelación de la cromatina Proceso por el cual el DNA en la cromatina se desenrrolla de las proteínas asociadas para permitir la transcripción o la replicación. Puede requerir modificación química de las proteínas histonas o remodelación de la cromatina por los grandes complejos multiproteicos en un proceso dependiente de ATP.

Reparación de errores Proceso por el cual las pares de bases mal apareadas en el DNA son corregidas.

Reparación por escisión de nucleótidos Proceso de eliminación de una zona dañada en una de las cadenas de DNA y su correcta sustitución usando la cadena intacta como molde.

Replicación semiconservativa Mecanismo de replicación utilizado por las células para copiar el DNA. Da como resultado dos moléculas de DNA hijas que contienen una cadena vieja y una cadena nueva cada una.

Repolarización Vuelta al potencial normal de membrana después de haber cambiado; fase normal en un potencial de acción.

Represión catabolítica Tipo de control transcripcional positivo en el que el producto final de la vía catabólica inhibe la continuación de la transcripción del gen codificante de la enzima en la ruta metabólica.

Represor Cualquier proteína que inhibe la transcripción.

Reproducción Capacidad de un organismo para hacer una copia exacta o casi exacta de sí mismo.

Reproducción asexual Cualquier forma de reproducción que da lugar a descendientes que son genéticamente idénticos a su parental. Incluye la fisión binaria, la gemación y la partenogénesis. Comparar con **reproducción sexual.**

Reproducción sexual Reproducción en la que los genes de dos padres se combinan a través de la fusión de los gametos, produciendo descendientes que son genéticamente diferentes de ambos padres. Comparar con **reproducción asexual.**

Reptiles Uno de los dos linajes de amniotas (vertebrados que producen huevos amnióticos) distinguido por las adaptaciones para la reproducción terrestre. Incluyen tortugas, serpientes y lagartos, cocodrilos y caimanes y aves. Salvo para las aves, todos son ectotermos.

Residuos En un polímero, las unidades individuales derivadas de los monómeros que se unen de forma covalente para formar el polímero. Las proteínas contienen residuos de aminoácidos; los ácidos nucleicos, residuos de nucleótidos; y los polisacáridos residuos de azucares.

Resiliencia, comunidad Medida de cómo se recupera una comunidad rápidamente después de una alteración.

Resistencia, comunidad Medida de cuánto se ve afectada una comunidad por una alteración.

Resistencia sistémica adquirida (SAR) Respuesta lenta y generalizada de plantas a una infección localizada que protege a los tejidos sanos de la invasión por patógenos. Comparar con **respuesta de hipersensibilidad.**

Respiración celular Vía común para la producción de ATP, que requiere la transferencia de electrones de compuestos con un alto potencial energético (a menudo NADH y $FADH_2$) a una cadena de transporte de electrones y, en última instancia a un electrón aceptor (con frecuencia el oxígeno).

Respuesta de hipersensibilidad En plantas, la muerte rápida de una célula que ha sido infectada por un patógeno, reduciendo así el potencial de que la infección se extienda por la planta. Comparar con **resistencia sistémica adquirida.**

Respuesta (inmunológica) mediada por células Tipo de respuesta inmunológica que implica la formación de células T citotóxicas a partir de células T $CD8^+$. Atacan a células infectadas por patógenos, células cancerosas y células trasplantadas. Comparar con **respuesta humoral (inmunológica).**

Respuesta de lucha o huida Rápidos cambios fisiológicos que preparan el cuerpo para situaciones de emergencia. Incluye el aumento de la frecuencia cardiaca, aumento de la presión sanguínea y la disminución de la digestión.

Respuesta humoral (inmunológica) Tipo de respuesta inmunitaria que requiere la generación de células plasmáticas secretoras de anticuerpos a partir de células B activadas. Defiende contra patógenos extracelulares. Comparar con **respuesta (inmunológica) mediada por células.**

Respuesta inflamatoria Aspecto de la respuesta inmunológica innata, visto en la mayoría de los casos de infección o lesión tisular, en la que el tejido afectado se hincha, enrojece, se calienta y duele.

Respuesta inmunológica adquirida Véase **inmunidad adquirida.**

Respuesta inmunológica innata Véase **inmunidad innata.**

Respuesta inmunológica primaria Respuesta inmunológica adquirida ante un agente patógeno que el sistema inmunitario nunca ha encontrado antes. Comparar con **respuesta inmunológica secundaria.**

Respuesta inmunológica secundaria Respuesta inmunológica adquirida contra un agente patógeno que el sistema inmunitario ha encontrado ya anteriormente. Comparar con **respuesta inmunológica primaria.**

Retículo endoplasmático (RE) Red de sacos y túbulos membranosos interconectados y presentes en el interior de las células eucarióticas. Véase **retículo endoplasmático rugoso y liso.**

Retículo endoplasmático liso (sRE) Parte del retículo endoplasmático que no tiene ribosomas unidos a él. Participa en la síntesis y secreción de lípidos. Comparar con **retículo endoplasmático rugoso.**

Retículo endoplasmático rugoso (rRE) La parte del retículo endoplasmático que tiene ribosomas. Participa en la síntesis de proteínas de la membrana plasmática, proteínas secretadas y proteínas localizadas en el ER, aparato de Golgi y lisosomas. Comparar con **retículo endoplasmático liso.**

Retículo sarcoplásmico Láminas de retículo endoplasmático liso en una célula muscular. Contiene altas concentraciones de calcio, que puede liberarse en el citoplasma para provocar la contracción.

Retina Fina capa de células (bastones y conos) sensibles a la luz y neuronas en la parte posterior del ojo, presente en cefalópodos y vertebrados.

Retinal Pigmento que absorbe la luz, procedente de la vitamina A, que está ligada a la proteína opsina en bastones y conos del ojo de vertebrados.

Retroalimentación negativa Respuesta autolimitada y correctora en la que una desviación en alguna variable (p. ej., la temperatura corporal, el pH sanguíneo, la concentración de algunos compuestos) provoca respuestas dirigidas a volver a la normalidad de la variable. Comparar con **retroalimentación positiva.**

Retroalimentación positiva Mecanismo fisiológico en el que un cambio en alguna variable estimula una respuesta que incrementa el cambio. Relativamente raro en organismos, pero es importante en la generación del potencial de acción. Comparar con **retroalimentación negativa.**

Retrovirus Virus con genoma de RNA que se reproduce transcribiendo su RNA en una secuencia de DNA y, a continuación, insertando ese DNA en el genoma del huésped para la replicación.

Ribonucleoproteínas nucleares pequeñas Véase **snRNPs.**

Ribonucleótido Véase **nucleótido.**

Ribosoma Estructura grande y compleja que sintetiza proteínas usando la información genética codificada en el RNA mensajero. Consiste en dos subunidades, cada una compuesta de RNA ribosómico y proteínas.

Ribozima Molécula de RNA que puede actuar como un catalizador, es decir, acelerar una reacción química.

Ribulosa bifosfato (RuBP) Compuesto de cinco carbonos que se combina con el CO_2 en el primer paso del ciclo de Calvin durante la fotosíntesis.

Riñón En vertebrados terrestres, uno de los órganos pares situados en la parte posterior de la cavidad del abdomen que filtra la sangre, produce la orina y segrega varias hormonas.

Riqueza de especies Número de especies presentes en una comunidad ecológica.

Rizobio Miembros del género bacteriano Rhizobia; bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en los nódulos de la raíz de los miembros de la familia del guisante (leguminosas).

Rizoide Estructura en forma de pelo que ancla un briófito (planta no vascular) al sustrato.

Rizoma Tallo modificado que discurre horizontalmente por debajo del suelo y produce nuevas plantas en los nódulos (forma de reproducción asexual). Comparar con **estolón.**

RNA de interferencia (iRNA) La degradación de un molécula de mRNA o la inhibición de su traducción debido a su unión a un corto RNA (microRNA) cuya secuencia es complementaria a un segmento del mRNA.

RNA de transferencia (tRNA) Un tipo de moléculas de RNA que tienen un anticodón en un extremo y un lugar de unión de aminoácidos en el otro. Cada tRNA recoge un aminoácido específico y se une al codón correspondiente en el RNA mensajero durante la traducción.

RNA Véase **ácido ribonucleico.**

RNA mensajero (mRNA) Molécula de RNA que lleva información codificada, transcrita del DNA, que especifica la secuencia de aminoácidos de un polipéptido.

RNA polimerasa Una clase de enzima que cataliza la síntesis de RNA a partir de ribonucleótidos usando un molde de DNA. También se denomina *RNA pol.*

RNA replicasa Enzima viral que puede sintetizar RNA de una cadena molde de RNA.

RNA ribosómico (rRNA) Una molécula de RNA que forma parte de la estructura de un ribosoma.

Roca sedimentaria Tipo de roca formada por la acumulación progresiva de sedimentos, como en los cauces de los ríos y en el fondo del océano. La mayoría de los fósiles se encuentran en rocas sedimentarias.

Rodopsina Complejo transmembranal que es el instrumento de detección de la luz por los bastones y conos del ojo de vertebrados. Está compuesto por proteína transmembranal opsina unida covalentemente al retinal, pigmento de absorción de la luz.

Rotífera Miembros del filo Rotífera, distinguido por un grupo de cilios (corona) en el extremo anterior y un pseudoceloma. Los rotíferos pertenecen a la rama de los lofotrocozoos de los protóstomos.

rRNA Véase **RNA ribosómico.**

Rubisco Enzima que cataliza el primer paso del ciclo de Calvin en la fotosíntesis: la adición de una molécula de CO_2 a la ribulosa bifosfato. También llamado *ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa.*

Rumiantes Grupo de mamíferos ungulados (p. ej., ganado vacuno, ovejas, ciervos) que tienen un estómago con cuatro cámaras especializadas para la digestión de la celulosa de las plantas. Los rumiantes regurgitan el bolo alimenticio, una mezcla de alimentos parcialmente digeridos y bacterias que digieren la celulosa, desde la cámara más grande (el rumen) para continuar masticando.

Ruta catabólica Cualquier conjunto de reacciones químicas que descompone moléculas más grandes y complejas en otras más pequeñas, liberando energía durante el proceso. Comparar con **vía anabólica.**

Sac fungus Miembro de un linaje monofilético de hongos (Ascomycota), que producen grandes estructuras reproductoras, a menudo en forma de taza que contienen los asci. También se denominan *cup fungus y ascomicetes*.

Sacarosa Disacárido formado a partir de glucosa y fructosa. Uno de los dos principales productos de la fotosíntesis.

Saco embrionario Gametofito femenino en plantas con flores que presentan alternancia de generaciones.

Sangre Tipo de tejido conectivo formado por glóbulos rojos y leucocitos, en suspensión en un fluido llamado plasma.

Saprofito Organismo que se alimenta principalmente de material vegetal muerto. Véase **detritívoro.**

Saprofito primario Saprofito (detritívoro) que consume los detritos de las plantas.

Sarcómero Unidad contráctil de repetición de una célula de músculo esquelético; la parte de una miofibrilla situada entre discos Z adyacentes.

Saturado Se refiere a las grasas y ácidos grasos en los que todos los enlaces carbono-carbono son enlaces simples. Esas grasas tienen puntos de fusión relativamente altos. Comparar con **insaturado.**

Savia Solución acuosa encontrada en las vacuolas de las células vegetales.

Savia del xilema Fluido acuoso que se encuentra en el xilema de las plantas.

Secretina Hormona peptídica producida por células del intestino delgado en respuesta a la llegada de alimentos desde el estómago. Estimula la secreción de bicarbonato (HCO_3^-) del páncreas.

Secuencia reguladora de DNA Cualquier segmento de DNA que está involucrado en el control de la transcripción de un gen específico por la unión de ciertas proteínas.

Secuencia señal ER Pequeña secuencia de aminoácidos que marca un polipéptido para ser transportado al retículo endoplasmático, donde la síntesis de la cadena polipeptídica se completa y la secuencia señal se elimina.

Secuenciación aleatoria Método de secuenciación de genomas que se basa en romper el genoma en trozos pequeños, secuenciar cada pieza por separado y luego averiguar cómo están conectadas las piezas.

Secuenciación ambiental Inventario de todos los genes en una comunidad o ecosistema mediante la secuenciación, análisis y comparación de los genomas de los organismos que lo componen.

Secuenciación dideoxi Técnica de laboratorio para determinar exactamente la secuencia de nucleótidos de DNA. Se basa en el uso de dideoxinucleótidos trifosfato (ddNTPs), que terminan la replicación del DNA.

Secuenciación directa Una técnica para la identificación y estudio de microorganismos que no pueden criarse en cultivo. Implica la detección y amplificación de copias de determinados genes de su DNA, secuenciación de estos genes y, a continuación, comparación de las secuencias con las secuencias conocidas de otros organismos.

Segmentación División del cuerpo o de una parte de él en una serie de estructuras análogas; un ejemplo serían los segmentos del cuerpo de los insectos y gusanos y los somitas de los vertebrados.

Segmento Región bien definida del cuerpo a lo largo del eje antero-posterior del cuerpo, que contiene estructuras similares a otros segmentos cercanos.

Segregación, principio de Principio de que cada pareja de elementos hereditarios (alelos del mismo gen) se separan el uno del otro durante la formación de la descendencia (es decir, durante la meiosis). Uno de los dos principios de Mendel de la genética.

Segunda ley de la termodinámica Principio físico de que la entropía del universo, o de cualquier sistema cerrado, aumenta durante cualquier proceso espontáneo.

Segundo mensajero Molécula de señalización no proteica producida o activada dentro de una célula en respuesta a un estímulo en la superficie celular. Comúnmente utilizado para transmitir el mensaje de una hormona u otra molécula de señalización extracelular.

Selección artificial Manipulación deliberada por los seres humanos, como en la cría de animales y plantas, de la composición genética de una población, al permitir solo que los individuos con los rasgos deseables se reproduzcan.

Selección de parentesco Forma de selección natural que favorece los rasgos que aumentan la supervivencia o la reproducción de parientes de un individuo a expensas del individuo.

Selección direccional Patrón de selección natural que favorece a un fenotipo extremo que resulta en que el fenotipo promedio de una población cambia en una dirección. Generalmente reduce sobre todo la variación genética global en una población.

Selección disruptiva Patrón de selección natural que favorece fenotipos extremos en ambos extremos de la gama de variación fenotípica. Generalmente mantiene la variación genética en una población. Comparar con la **selección estabilizadora.**

Selección estabilizadora Patrón de selección natural que favorece los fenotipos cercanos a la mitad del rango de variación fenotípica. Reduce de forma global la variación genética en una población. Comparar con **selección disruptiva.**

Selección natural Proceso por el cual los individuos con ciertos rasgos hereditarios tienden a producir más descendientes que los individuos sin esos rasgos, a menudo conduce a un cambio en la composición genética de la población. Uno de los principales mecanismos de la evolución.

Selección sexual Patrón de selección natural que favorece a los individuos con rasgos que aumentan su capacidad de obtener pareja. Actúa con más fuerza en machos que en hembras.

Semen Combinación de esperma y fluidos accesorios que son liberados por machos de mamíferos y por reptiles durante la eyaculación.

Semilla Estructura reproductiva de una planta formada por un embrión, asociado con tejido nutritivo (endosperma) y una capa protectora externa (tegumento). En angiospermas, se desarrolla a partir del óvulo fecundado de una flor.

Senescencia Proceso de envejecimiento.

Sensor Cualquier célula, órgano o estructura con la que un animal puede percibir algún aspecto del exterior o interior del ambiente. Por lo general, actúa junto con un integrador y un efector, como parte de un sistema homeostático.

Señal de localización nuclear (NLS) Pequeña secuencia de aminoácidos que marca una proteína para ser entregada al núcleo.

Sépalo Uno de los órganos de protección en forma de hoja, que envuelve un capullo y, posteriormente, da soporte a una flor.

Septo Cualquier estructura en forma de pared. En los hongos, los septos dividen los filamentos (hifas) de los micelios en compartimentos celulares.

Serotonina Neurotransmisor involucrado en muchas funciones cerebrales, incluyendo el sueño, el placer y el humor.

Servicios al ecosistema Alteraciones de los componentes físicos de un ecosistema por los organismos vivos, especialmente cambios beneficiosos en la calidad de la atmósfera, suelo, agua, etc.

Sésil Permanentemente conectado a un sustrato, incapaz de desplazarse a otro lugar.

SIDA Véase **síndrome de inmunodeficiencia adquirida.**

Sifón Apéndice en forma de tubo en muchos moluscos, a menudo utilizado para la alimentación o la propulsión.

Silenciador Secuencia reguladora en el DNA de eucariotas, a la que se pueden unir represores, inhibiendo la transcripción de ciertos genes.

Simbiosis (adj.: simbiótico) Cualquier relación física estrecha y prolongada entre individuos de dos especies diferentes. Véase **comensalismo, mutualismo y parasitismo.**

Simetría bilateral Plan corporal en animales en el que hay un plano de simetría dividiendo el cuerpo en lado izquierdo y lado derecho. Normalmente, el cuerpo es largo y estrecho, con una cabeza diferenciada en un extremo y una cola en el otro. Comparar con **simetría radial.**

Simetría dyad Tipo de simetría en la que un objeto puede superponerse sobre sí mismo si se gira 180 °. Ocurre en algunas de las secuencias reguladoras del DNA. También llamada *doble simetría rotacional.*

Simetría radial Patrón corporal en animales en el que existen por lo menos dos planos de simetría. Normalmente, el cuerpo tiene forma de cilindro o disco, con sus partes irradiándose desde el centro. Comparar con **simetría bilateral.**

Simetría rotacional doble Véase **simetría dyad.**

Simpatría Estado en el que dos o más poblaciones viven en el mismo área geográfica, o lo suficientemente cerca para permitir su cruce. Comparar con **alopatría.**

Simplasto En raíces de plantas, vía a través de la cual el agua puede fluir a través del citoplasma de las células adyacentes que están conectadas por plasmodesmos. Comparar con **apoplasto.**

Simportador Proteína transportadora que permite la difusión de iones bajo un gradiente electroquímico, utilizando la energía de ese proceso para el transporte de una sustancia diferente, en la misma dirección pero en contra de su gradiente de concentración. Comparar con **antiportador.**

Sinapomorfia Rasgo compartido, encontrado en dos o más taxones que está presente en sus ancestros comunes más recientes, pero está ausente en sus antepasados más lejanos. Útil para inferir relaciones evolutivas.

Sinapse Punto de contacto entre dos neuronas o entre una neurona y una célula efectora.

Sinapsis Unión física de dos cromosomas homólogos durante la profase I de la meiosis. Los sobrecruzamientos se producen durante la sinapsis.

Síndrome de alcoholismo fetal Condición marcada por hiperactividad, graves dificultades de aprendizaje y depresión. Se cree que está motivado por la exposición de una persona a una alta concentración de alcohol en sangre durante el desarrollo embrionario.

Síndrome de dificultad respiratoria Síndrome en el que los bebés prematuros pueden asfixiarse debido a la insuficiencia de surfactante en sus pulmones.

Síndrome de Down Trastorno del desarrollo humano causado por la trisomía del cromosoma 21.

Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) Enfermedad humana caracterizada por la muerte de células del sistema inmunitario (en particular, las células T auxiliares y macrófagos) y por tanto, vulnerabilidad a otras infecciones. Causado por el virus de la inmunodeficiencia humana, VIH).

Síndrome de Klinefelter Síndrome visto en humanos que tienen un cariotipo XXY. Las personas con este síndrome tienen órganos sexuales masculinos, pueden tener algunos rasgos femeninos y son estériles.

Síndrome de Marfan Síndrome humano que cursa con un aumento de la altura, extremidades y dedos largos, pecho de forma anormal y trastornos cardiacos. Probablemente causada por una mutación en un gen pleiotrópico.

Síndrome de Turner Enfermedad genética humana causada por la presencia de un solo cromosoma X y ningún cromosoma Y »XO»). Las personas con esta condición son mujeres, pero estériles.

SINE (elementos nucleares cortos intercalados) La segunda clase más abundante de elementos de transposición en el genoma humano; puede crear copias de sí mismo e insertarlas en el resto del genoma. Comparar con **LINE.**

Sistema En Biología, organización más compleja resultante de la combinación de diversos componentes, como un grupo de órganos que trabajan juntos para llevar a cabo una función fisiológica.

Sistema aéreo Parte aérea de una planta compuesta por tallos, hojas y flores (en angiospermas).

Sistema circulatorio Sistema en animales responsable del traslado de oxígeno, dióxido de carbono y otros materiales (hormonas, nutrientes, desechos) por todo el cuerpo.

Sistema circulatorio abierto Sistema circulatorio en el que el líquido circulante (hemolinfa) no se limita a los vasos sanguíneos. Comparar con **sistema circulatorio cerrado.**

Sistema circulatorio cerrado Sistema circulatorio en el que el líquido circulante (sangre) se limita a los vasos sanguíneos y fluye en un circuito continuo. Comparar con **sistema circulatorio abierto.**

Sistema de complemento Conjunto de proteínas que circulan en el torrente sanguíneo y pueden formar orificios en la membrana plasmática de bacterias, lo que lleva a su destrucción.

Sistema de endomembranas Sistema de orgánulos en células eucarióticas que realiza la mayoría de la síntesis de proteínas y lípidos. Incluye el retículo endoplasmático (RE), el aparato de Golgi y los lisosomas.

Sistema de tejido dérmico Tejido que forma la capa exterior de un organismo. En plantas, también se llama *epidermis;* en animales, se forman dos capas distintas: *dermis* y *epidermis.*

Sistema de tejidos fundamentales En plantas, todos los tejidos bajo las capas externas protectoras de la epidermis y el corcho salvo el tejido vascular. También llamado simplemente *tejido fundamental.*

Sistema endocrino Todas las glándulas y tejidos que producen y secretan hormonas en el torrente sanguíneo.

Sistema inmunitario En vertebrados, el sistema cuya función primordial es defender el cuerpo contra los agentes patógenos. Incluye varios tipos de células (p. ej., los linfocitos y macrófagos) y varios órganos donde se desarrollan o residen (p. ej., la linfa, el timo o los nódulos).

Sistema linfático En vertebrados, amplia red corporal de conductos (o vasos) de paredes delgadas y de ganglios linfáticos, separados del sistema circulatorio. Recoge el exceso de líquido de los tejidos corporales y lo devuelve a la sangre, también actúa como parte del sistema inmunitario.

Sistema nervioso autónomo Parte del sistema nervioso periférico que controla los órganos internos y los procesos involuntarios, tales como la contracción del estómago, la liberación de hormonas y la frecuencia cardiaca. Incluye los nervios parasimpáticos y simpáticos. Comparar con el **sistema nervioso somático.**

Sistema nervioso central (CNS) El cerebro y la médula espinal de los animales vertebrados. Comparar con **sistema nervioso periférico (PNS).**

Sistema nervioso parasimpático Parte del sistema nervioso autónomo que estimula funciones para la conservación o el restablecimiento de la energía, tales como la reducción del ritmo cardiaco y el aumento de la digestión. Comparar con **sistema nervioso simpático.**

Sistema nervioso periférico (PNS) Todos los componentes del sistema nervioso que están fuera del sistema nervioso central (cerebro y médula espinal). Incluye el sistema nervioso somático y el sistema nervioso autónomo.

Sistema nervioso simpático Parte del sistema nervioso autónomo que estimula la **respuesta de lucha-huida,** como el aumento de la frecuencia cardiaca, el aumento de la presión arterial y la disminución de la digestión. Comparar con **sistema nervioso parasimpático.**

Sistema nervioso somático Parte del sistema nervioso periférico (fuera del cerebro y de la columna vertebral) que controla los músculos esqueléticos y se encuentra bajo control voluntario. Comparar con **sistema nervioso autónomo.**

Sistema radicular Parte bajo el suelo de una planta.

Sistema respiratorio Conjunto de células, tejidos y órganos responsables del intercambio de gases entre un animal y su entorno.

Sistema tisular vascular En plantas, cualquier tejido involucrado en la conducción de agua o solutos de una parte de una planta a otra. También llamado simplemente *tejido vascular.* Véase **xilema** y **floema.**

Sistema vascular hídrico En equinodermos, sistema de tubos y cámaras llenas de fluido que funciona como esqueleto hidrostático.

Sistemina Hormona peptídica, producida por células vegetales dañadas por los herbívoros, que inicia una respuesta protectora en las células intactas.

Sístole Parte del latido cardiaco durante el cual los músculos del corazón se contraen. Comparar con la **diástole.**

Sitio de restricción Pequeña secuencia en una molécula de DNA que es reconocida y escindida por una endonucleasa de restricción. También se denomina *lugar de reconocimiento de endonucleasa de restricción.*

Sitio de unión a CAP Secuencia de DNA río arriba de ciertos operones procarióticos a la que se pueden unir proteínas activadoras de catabolito, incrementando la transcripción génica.

Sitio de unión al ribosoma En una molécula de mRNA bacteriano, la secuencia justo antes del codón de inicio a la que se une el ribosoma para iniciar la traducción. También llamada *secuencia de Shine-Dalgarno.*

snRNPs (ribonucleoproteínas pequeñas nucleares) Complejos de proteínas y moléculas pequeñas de RNA que actúan en el proceso de corte y empalme (eliminación de intrones de los transcritos primarios de RNA) como componentes de los espliceosomas.

Sobrecruzamiento Intercambio de segmentos de cromátidas no hermanas entre un par de cromosomas homólogos que tiene lugar durante la meiosis I.

Sobrenadante Líquido por encima de una capa de partículas sólidas (el pellet) en un tubo después de la centrifugación.

Solución Líquido que contiene uno o más sólidos o gases disueltos en una mezcla homogénea.

Soluto Cualquier sustancia que se disuelve en un líquido.

Soma Véase **cuerpo celular.**

Somatostatina Hormona secretada por el páncreas y el hipotálamo que inhibe la liberación de otras hormonas.

Sombra orográfica Región seca en la ladera de una montaña alejada de los vientos predominantes.

Somitas Parejas de bloques de mesodermo a ambos lados de la médula espinal en el desarrollo de un embrión de vertebrados. Da lugar a tejido muscular, vértebras, costillas, extremidades, etc.

Sonda Fragmento simplexo marcado química o radioctivamente, de una secuencia de RNA o DNA conocida que puede unirse y por tanto detectar su secuencia complementaria en una muestra que contenga muchas secuencias diferentes.

Sopa prebiótica Hipotética solución de azúcares, aminoácidos, bases nitrogenadas y otras unidades de construcción, de moléculas más grandes que pueden haberse formado en aguas profundas del océano en la antigüedad y que han dado lugar a moléculas biológicas más grandes.

Soplo cardiaco Sonido distintivo causado por el reflujo de la sangre a través de una válvula cardiaca defectuosa.

Sopor Estado fisiológico de conservación de energía, caracterizado por una disminución en la tasa metabólica, la temperatura del cuerpo y la actividad, que dura un corto periodo de tiempo (desde una noche a unos pocos días o semanas). Ocurre en algunos mamíferos pequeños, cuando la temperatura ambiente desciende de forma significativa. Comparar con la **hibernación.**

Soredio En líquenes, una pequeña estructura reproductora formada por hifas en torno a un grupo de algas verdes.

Sostenibilidad Uso previsto de recursos ambientales a una tasa no mayor que el ritmo al que naturalmente son reemplazados.

Southern blot Técnica para la identificación de fragmentos de DNA específicos separados en un gel de electroforesis; mediante la transferencia de los mismos a un papel de filtro, quedando las bandas separadas, e hibridándolas con una sonda complementaria al fragmento de interés. Comparar con **Northern blot** y **Western blot.**

STAT Véase **transductores de señales y activadores de la transcripción.**

Subespecie Población que tiene rasgos distintivos y algunas diferencias genéticas respecto a otras poblaciones de la misma especie pero que no es suficientemente distinta como para ser clasificada como una especie separada.

Sucesión En Ecología, la colonización progresiva de un hábitat después de una alteración del medio (p. ej., incendios, inundaciones), por lo general por especies determinadas. Véase **sucesión primaria** y **secundaria.**

Sucesión primaria Colonización progresiva de un hábitat de rocas o grava, por lo general después de una alteración del medio ambiente que elimina todo el suelo y los organismos anteriores. Comparar con **sucesión secundaria.**

Sucesión secundaria Colonización progresiva de un hábitat después de una alteración en el medio (p. ej., incendios, huracanes, explotación forestal) que elimina algunos o todos los organismos anteriores, pero deja el suelo intacto. Comparar con **sucesión primaria.**

Suero Líquido que queda cuando las células y los factores de coagulación se eliminan de la sangre coagulada. Contiene agua, gases disueltos, factores de crecimiento, nutrientes y otras sustancias solubles. Comparar con **plasma.**

Sumatorio Efecto aditivo de diferentes potenciales postsinápticos en un nervio o fibra muscular, de tal manera que varios estímulos por debajo del umbral pueden producir un potencial de acción.

Sumidero Cualquier tejido, sitio o localización donde un elemento o molécula es consumida o arrojada fuera de la circulación (p. ej., en plantas, el tejido por donde salen azúcares del floema). Comparar con **fuente.**

Supresor de tumores El gen (p. ej., p53 y Rb) o la proteína que codifica, que impide la división celular, especialmente cuando el DNA de la célula tiene daños. Las formas mutadas están asociadas con el cáncer.

Surco de escisión Estrechamiento de la membrana plasmática que ocurre cuando se inicia la citocinesis en células animales y continúa hasta que el citoplasma queda dividido.

Surfactante Mezcla de fosfolípidos y proteínas producida por las células pulmonares, que reduce la tensión superficial, permitiendo a los pulmones expandirse más.

Suspensívoro Cualquier organismo que obtiene alimentos filtrando partículas u organismos pequeños del agua o del aire.

Sustancia inhibidora Mülleriana Hormona peptídica secretada por el testículo embrionario que causa regresión de los conductos reproductores femeninos.

Sustrato (1) Reactivo que interacciona con una enzima en una reacción química. (2) Una superficie sobre la que una célula o un organismo se asienta.

Tabla de vida Conjunto de datos que resumen la probabilidad de que un individuo de una determinada población sobreviva y se reproduzca en un año determinado en el transcurso de su vida.

Taiga Gran bioma de bosque a lo largo de la región subártica, formado principalmente por pequeñas coníferas. Caracterizado por inviernos intensamente fríos, veranos cortos y alta variación anual de las temperaturas.

Taproot Gran raíz vertical y principal de una planta.

Tasa de incremento finita (λ) La tasa de aumento de una población durante un periodo determinado de tiempo. Se calcula dividiendo el tamaño final de la población entre el tamaño inicial de la misma. Comparar con **tasa de aumento intrínseca.**

Tasa de incremento per cápita (r) Tasa de crecimiento de una población, expresada por individuo. Se calcula restando a la tasa de natalidad per cápita la tasa de mortalidad per cápita. También se conoce como *tasa de crecimiento per cápita*.

Tasa de sustitución Número de descendientes que debe tener cada hembra a lo largo de toda su vida para «reponerse» a sí misma y a su pareja, lo que da lugar a un crecimiento cero de la población. El número real es ligeramente mayor de 2 hijos, ya que algunos mueren antes de reproducirse.

Tasa intrínseca de crecimiento (r_{max}) La velocidad a la que una población crecerá en condiciones óptimas (es decir, cuando la tasa de natalidad sea lo más alta posible y la tasa de mortalidad lo más baja posible). Comparar con **tasa de crecimiento finito.**

Tasa metabólica Energía total usada por todas las células de un individuo. En organismos aeróbicos, a menudo es medida como la cantidad de oxígeno consumida por hora.

Tasa metabólica basal (MBR) Consumo total de energía de un organismo en reposo en un entorno cómodo. Para aerobios, a menudo medido como la cantidad de oxígeno consumida por hora.

Taxisa Movimiento hacia o en contra de una señal externa.

Taxón Cualquier grupo definido de organismos en un determinado nivel de un sistema de clasificación.

Taxonomía La rama de la Biología involucrada en la clasificación y denominación de los organismos.

Taxonomía cladística Método para construir un árbol filogenético que se basa en la identificación de los rasgos únicos de cada grupo monofilético. Comparar con **taxonomía fenética.**

TBP Véase **proteína de unión a TATA.**

Técnica de fijación de membrana *(patch clamping)* Técnica para el estudio de las corrientes eléctricas que fluyen a través de canales iónicos, succionando un pequeño parche de membrana por la punta de un microelectrodo.

Tecnología de DNA recombinante Variedad de técnicas específicas para aislar fragmentos de DNA e introducirlos en diferentes regiones de DNA y/o en diferentes organismos hospedadores.

Tegumento Capa protectora alrededor de una semilla que encierra tanto al embrión como al endospermo.

Tejido Grupo de células similares que funcionan como una unidad, tales como el tejido muscular o los tejidos epiteliales.

Tejido adiposo Tipo de tejido conectivo cuyas células almacenan lípidos.

Tejido adiposo marrón Forma especializada de tejido adiposo cuyas células contienen una alta densidad de mitocondrias, así como de grasas almacenadas y que puede producir más calor corporal. Encontrado en algunos mamíferos.

Tejido conectivo Tejido animal formado por células dispersas en un líquido gelatinoso, o en una matriz sólida extracelular. Incluye los huesos, cartílagos, tendones, ligamentos y sangre.

Tejido conectivo laxo Tipo de tejido conectivo compuesto por proteínas fibrosas en una matriz blanda. A menudo funciona como relleno de órganos.

Tejido muscular Tejido animal que consiste en conjuntos de largas y delgadas células contráctiles (fibras músculares).

Tejido nervioso Tejido animal formado por células nerviosas (neuronas) y diversas células de apoyo.

Telofase La etapa final de la mitosis o la meiosis durante la cual las cromátidas hermanas (los cromosomas replicados en la meiosis I) se separan y comienzan a formarse nuevas envueltas nucleares alrededor de cada conjunto de cromosomas hijos.

Telomerasa Enzima que replica los extremos de los cromosomas (telómeros) catalizando la síntesis de DNA a partir de un molde de RNA que forma parte de la enzima.

Telómero Región al final de un cromosoma lineal.

Temperatura Medida de la energía térmica presente en un objeto o sustancia, que refleja el movimiento de las moléculas constituyentes.

Templado Se dice del clima con pronunciadas fluctuaciones anuales de temperatura (es decir, veranos cálidos e inviernos fríos), pero normalmente ni tan cálidos como en los trópicos, ni tan fríos como en los polos.

Tendón Banda resistente de tejido conectivo fibroso que conecta un músculo a un hueso.

Tensión superficial La fuerza de cohesión que hace que las moléculas en la superficie de un líquido se unan entre sí, de forma que resistan la deformación de la superficie del líquido y minimizan su superficie.

Tentáculo Apéndice largo, delgado y musculoso presente en moluscos gasterópodos.

Teoría Explicación propuesta para un amplio tipo de fenómenos u observaciones.

Teoría celular Teoría de que todos los organismos están compuestos por células y que todas las células provienen de células preexistentes.

Teoría cromosómica de la herencia Principio de que los genes se encuentran en los cromosomas y los patrones de herencia están determinados por el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis.

Teoría de la cohesión-tensión Teoría de que el movimiento ascendente del agua a través de los tejidos de plantas vasculares se debe a la pérdida de agua de las hojas (transpiración), lo que empuja a una columna cohesiva de agua hacia arriba.

Teoría de la endosimbiosis Teoría de que las mitocondrias y cloroplastos evolucionaron a partir de procariontes que fueron fagocitados por las células hospedadoras y adoptaron una existencia simbiótica dentro de esas células, un proceso denominado endosimbiosis primaria. En algunos eucariontes, los cloroplastos se originaron por endosimbiosis secundaria, es decir, por fagocitosis de un protista que contenía cloroplastos y retención de estos cloroplastos.

Teoría de la selección clonal Explicación dominante del desarrollo de la inmunidad adquirida en vertebrados. Según esta teoría, el sistema inmunitario mantiene un gran número de linfocitos inactivos, cada uno con un receptor de antígeno único. Los linfocitos que encuentran sus antígenos se estimulan para dividirse (se seleccionan y clonan), produciendo células hijas que luchan contra la infección y confieren inmunidad.

Teoría germinal de las enfermedades Teoría de que las enfermedades infecciosas son causadas por bacterias, virus y otros microorganismos.

Terapia génica Tratamiento de una enfermedad hereditaria mediante la introducción de alelos normales.

Terminación (1) En reacciones catalizadas de forma enzimática, la etapa final en la que la enzima vuelve a su conformación original y se liberan los productos. (2) En la transcripción de DNA, la disociación de la RNA polimerasa del DNA cuando alcanza la secuencia señal de terminación. (3) En la traducción del RNA, la disociación de un ribosoma del RNAm cuando llega a un codón de parada.

Termoclina Gradiente de temperatura ambiental a lo largo de una extensa área geográfica.

Termófilo Bacteria o arquea que prospera en ambientes muy cálidos.

Termorreceptor Célula sensorial u órgano especializado para la detección de los cambios de temperatura.

Termorregulación Regulación de la temperatura corporal.

Territorio Área que está defendida por un animal frente al resto de animales de su especie.

Testa Estructura externa dura protectora presente en algunos protistas. También se denomina **concha**.

Testículos Órganos productores de espermatozoides en animales macho.

Testosterona Hormona esteroidea, producida y secretada por los testículos, que estimula la producción de espermatozoides, los diversos rasgos masculinos y los comportamientos reproductivos.

Tetrápodo Cualquier miembro del taxón Tetrapoda, que incluye todos los vertebrados con dos pares de extremidades (anfibios, mamíferos, aves y otros reptiles).

Tiempo atmosférico Condiciones atmosféricas específicas a corto plazo de temperatura, humedad, luz y viento en un área determinada.

Tigmotropismo Crecimiento o movimiento de un organismo en respuesta al contacto con un objeto sólido.

Tilacoide Vesícula aplanada, rodeada de membrana dentro de los cloroplastos que actúa convirtiendo la energía luminosa en energía química. Una pila de tilacoides es un *granum*.

Timo Órgano situado en la parte anterior del pecho o del cuello de vertebrados, en el que las células T inmaduras generadas en la médula ósea se someten a maduración.

Tinción cromosómica Técnica para producir cariotipos de alta resolución por «tinción» de los cromosomas con marcadores fluorescentes que se unen a determinadas regiones de ciertos cromosomas. También llamado *cariotipo espectral*.

Tinción de Gram Tinción que distingue los dos tipos generales de paredes celulares encontradas en bacterias. Usada rutinariamente para clasificar bacterias como Gram-negativas o Gram-positivas.

Tipo salvaje Fenotipo más común observado en una población; en especial los fenotipos más comunes en poblaciones silvestres en comparación con las cepas cruzadas de la misma especie.

Tipos sanguíneos ABO Clases de sangre humana determinadas genéticamente, que se distinguen por la presencia o ausencia de glucolípidos específicos en la superficie de los glóbulos rojos. También llamados *grupos sanguíneos ABO*.

Tiroides Glándula en el cuello que libera la hormona tiroidea (lo que aumenta la tasa metabólica) y la calcitonina (que baja de calcio en sangre).

Tiroxina (T_4) Hormona peptídica que contiene cuatro átomos de yodo que es producida y secretada por la glándula tiroides. Actúa principalmente aumentando el metabolismo celular. En mamíferos, la T_4 se convierte en una hormona más activa, la triyodotironina (T_3) en el hígado.

Tolerancia En la sucesión ecológica, fenómeno en el que las primeras especies que llegan no afectan a la probabilidad de que se establezcan las especies posteriores. Comparar con **facilitación** e **inhibición**.

Tono Sensación producida por una frecuencia de sonido en particular. Las frecuencias bajas son percibidas como tonos bajos, las frecuencias altas, como tonos altos.

Tonoplasto Membrana que rodea las vacuolas en planta.

Topoisomerasa Enzima que corta y vuelve a unir el DNA río abajo de la horquilla de replicación, para facilitar la torsión que se produciría al desenrollarse el DNA.

Totipotente Capaz de dividirse y desarrollarse para formar un organismo completo y maduro.

Tracto digestivo Largo tubo que comienza en la boca y termina en el ano. También se denomina canal alimenticio, tracto gastrointestinal (GI) o intestino.

Tracto gastrointestinal (GI) Véase **tracto digestivo**.

Traducción Proceso mediante el cual las proteínas y péptidos se sintetizan a partir de RNA mensajero.

Transcripción Proceso por el que el RNA se sintetiza a partir de una cadena molde de DNA.

Transcriptasa inversa Enzima de retrovirus (virus con RNA) que puede sintetizar DNA de doble cadena a partir de una cadena simple de RNA que hace de molde.

Transcriptoma Conjunto completo de genes transcritos en una célula determinada.

Transcrito primario de RNA En eucariotas, una molécula de RNA mensajero recién transcrita que no ha sido procesada todavía (es decir, no ha recibido una caperuza 5 ‘o una cola de poli A y todavía contiene intrones).

Transducción Conversión de la información de un modo a otro. Por ejemplo, el proceso por el que un estímulo fuera de una célula se convierte en una respuesta de la célula.

Transducción de señales Proceso por el cual un estímulo (p. ej., una hormona, un neurotransmisor o una información sensorial) es amplificado fuera de una célula y es convertido en una respuesta por la célula. Normalmente implica una secuencia de eventos moleculares o vía de transducción de señales.

Transductores de señales y activadores de la transcripción (STAT) En mamíferos, grupo de factores de transcripción reguladores que, al fosforilarse pueden activar la transcripción de ciertos genes.

Transferencia génica lateral Transferencia de DNA entre dos especies diferentes, sobre todo especies distantes entre sí. Comúnmente ocurre entre bacterias y arqueas a través del intercambio de plásmidos; también puede ocurrir en eucariotas a través de los virus y algunos otros mecanismos.

Transformación (1) Incorporación de DNAs externos en el genoma. Ocurre de forma natural en algunas bacterias; puede inducirse en el laboratorio por ciertos procesos. (2) La conversión de una célula normal a una célula cancerígena.

Transgénico Se refiere a un animal o planta individual cuyo genoma contiene DNA introducido de otro individuo, ya sea de la misma o una especie diferente.

Translocación (1) En plantas, el movimiento de azúcares y otros nutrientes orgánicos a través del flujo del floema. (2) Tipo de mutación en la que un segmento de un cromosoma se traslada a un cromosoma no homólogo. (3) El proceso por el que un ribosoma se mueve hacia abajo, en una molécula de RNA mensajero durante la traducción.

Translocación cromosómica Véase **translocación (2)**.

Transmisión Paso o transferencia (1) de una enfermedad de un individuo a otro, o (2) de impulsos eléctricos de una neurona a otra.

Transpiración Pérdida de agua de las zonas superficiales de una planta. Se produce principalmente a través de los estomas.

Transportador Véase **proteína transportadora**.

Transporte activo Movimiento de iones o moléculas a través de la membrana plasmática o membrana organular en contra de un gradiente electroquímico. Requiere energía (p. ej., a partir de la hidrólisis de ATP) y la ayuda de una proteína de transporte (p. ej., bomba).

Transporte pasivo Difusión de una sustancia a través de una membrana plasmática o de una membrana de un orgánulo. Cuando esto ocurre con la ayuda de proteínas de membrana, se llama difusión facilitada.

Tráquea (1) En insectos, uno de los pequeños tubos llenos de aire que se extienden a lo largo del cuerpo y actúan en el intercambio de gases. (2) En vertebrados terrestres, la conexión de las vías respiratorias entre la laringe y los bronquios.

Traqueida En plantas vasculares, una célula larga y delgada, que conduce agua y que tiene orificios en la pared celular secundaria, permitiendo el movimiento del agua entre las células vecinas. Comparar con **vaso**.

Triacilglicerol Véase **grasa**.

Tricoma Apéndice en forma de pelo que crece a partir de células epidérmicas en algunas plantas. Los tricomas exhiben una gran variedad de formas, tamaños y funciones, dependiendo de la especie.

Triglicéridos Véase **grasa**.

Triosa Monosacárido que contiene tres átomos de carbono.

Triplete Código en el que una «palabra» de tres letras codifica una pieza de información. El código genético es un código de tripletes porque un codón tiene una longitud de tres nucleótidos y codifica un aminoácido.

Triploblasto (adj.: triploblástico) Animal cuyo cuerpo se desarrolla a partir de tres capas celulares embrionarias: ectodermo, mesodermo y endodermo. Comparar con **diploblasto.**

Tripsina Enzima presente en el intestino delgado, que digiere proteínas y que activa otras enzimas que digieren proteínas.

Tripsinógeno Precursor de la enzima tripsina que actúa en la digestión de proteínas. Secretado por el páncreas y activado por la enzima intestinal enteroquinasa.

Trisomía Posesión de tres copias de un cromosoma determinado.

Triyodotironina (T_3) Hormona peptídica que contiene tres átomos de yodo y que es producida y secretada por la glándula tiroides. Actúa en mayor medida aumentando el metabolismo celular. En mamíferos, la T_3 tiene un efecto más fuerte que la hormona relacionada, tiroxina (T_4).

tRNA Véase **RNA de transferencia.**

Trocófora Larva con un anillo de cilios alrededor, que se encuentra en algunos lofotrocozoos.

Trompa de Falopio Estrecho tubo en humanos que conecta el útero al ovario, a través del cual el óvulo viaja después de la ovulación. Lugar de la fecundación y división. En animales no humanos, es llamado oviducto.

Tronco encefálico Parte más posterior del cerebro en vertebrados, conectada a la médula espinal y responsable de las funciones corporales autónomas tales como el ritmo cardiaco, la respiración y la digestión.

Tropomiosina Proteína reguladora presente en los filamentos delgados (actina) que bloquea los sitios de unión a miosina, lo que impide la contracción muscular.

Troponina Proteína reguladora presente en los filamentos delgados (actina), que puede llevar la tropomiosina fuera de los sitios de unión a miosina en estos filamentos, iniciando así la contracción muscular. Activado por niveles altos de calcio intracelular.

Tubérculo Rizoma modificado de una planta que actúa en el almacenamiento de hidratos de carbono.

Tubo criboso En plantas, célula alargada conductora de azúcares en el floema, que tiene placas tamiz en ambos extremos, permitiendo el flujo de savia a las células adyacentes.

Tubo neural Tubo doblado de ectodermo que se forma a lo largo de la cara dorsal de un embrión en vertebrados y que dará lugar al cerebro y la médula espinal.

Tubo polínico En plantas con flores, estructura que crece por fuera del grano de polen después de alcanzar el estigma, extenderse por debajo del estilo y a través del cual dos espermatozoides son liberados al óvulo.

Túbulo distal En el riñón de vertebrados, la parte retorcida de la nefrona por la que se mueve el filtrado desde el asa de Henle. Participa en la regulación de la reabsorción de sodio y agua. Comparar con **túbulo proximal.**

Túbulo proximal En riñones de vertebrados, el segmento retorcido de una nefrona por el cual se desplaza el filtrado a partir de la cápsula de Bowman. Participan en gran medida en la reabsorción no regulada de electrolitos, nutrientes y agua. Comparar con **túbulo distal.**

Túbulos de Malpighi Uno de los principales órganos excretores en insectos, que consta de tubos ciegos que se extienden desde el intestino hacia el interior del hemocelio. Filtra la hemolinfa para formar pre-orina y, a continuación, enviarla al intestino grueso para su posterior procesamiento.

Túbulos T Tubos membranosos que se extienden hacia el interior de las fibras musculares. Propagan los potenciales de acción a lo largo de una fibra muscular y activan la liberación de calcio del retículo sarcoplásmico.

Tumor Masa de células producida por una división celular descontrolada. Puede ser benigna o maligna.

Tumor benigno Masa de tejido anormal que no crece o crece lentamente, no perturba tejidos circundantes y no se extiende a otros órganos. Los tumores benignos no son cánceres. Comparar con **tumor maligno.**

Tumor maligno Tumor que crece y perturba activamente a los tejidos locales y/o se propaga a otros órganos. El cáncer consiste en uno o más tumores malignos. Comparar con **tumor benigno.**

Tundra Bioma sin árboles de las regiones polares y alpinas, que se caracteriza por la vegetación baja de crecimiento lento, el permahielo y un clima de inviernos fríos, muy largos y veranos muy cortos.

Turba Materia orgánica semidescompuesta que se acumula en entornos húmedos y con bajos niveles de oxígeno, como las turberas.

Turgente Hinchado y firme como resultado de la alta presión interna (por ejemplo, una célula vegetal que contiene suficiente agua como para que el citoplasma presione contra la pared celular). Comparar con **flácida.**

Ubiquinona Véase **coenzima Q.**

Umami El sabor a glutamato, responsable del sabor a «carne» de la mayoría de las proteínas y del glutamato monosódico.

Unidad de masa atómica (uma) Unidad de masa igual a 1 / 12 de la masa de un carbono de 12 átomos, aproximadamente la masa de 1 protón o 1 neutrón. También llamado *dalton*.

Unión estrecha Tipo de unión intercelular que une las membranas plasmáticas de células animales adyacentes, formando una barrera que restringe la circulación de sustancias en el espacio intercelular. Son más abundantes en los epitelios (p. ej., el revestimiento intestinal). Comparar con **desmosoma** y **unión gap.**

Unión gap Tipo de unión intercelular que conecta directamente los citoplasmas de células animales adyacentes, lo que permite el paso de agua, iones y moléculas pequeñas entre las células. Comparar con **desmosoma** y **unión estrecha.**

Urea Producto de excreción, soluble en agua en mamíferos y tiburones. Se utiliza para eliminar del cuerpo el exceso de nitrógeno derivado de la ruptura de los aminoácidos. Comparar con **ácido úrico.**

Uréter En vertebrados, tubo que transporta orina de un riñón a la vejiga.

Uretra Tubo que drena la orina desde la vejiga al exterior. En los vertebrados machos, también se utiliza para el paso de los espermatozoides durante la eyaculación.

Urocordados Uno de los tres linajes principales de cordados (Urochordata), que comprende animales sésiles, con suspensívoros, exoesqueleto de polisacáridos (túnica) y dos sifones a través de los cuales entra y sale el agua; también llamados *tunicados*. Comparar con **cefalocordados y vertebrados.**

Útero Órgano en el que se alojan los embriones en desarrollo en los vertebrados que dan a luz individuos vivos. Común en la mayoría de los mamíferos y en algunos lagartos, tiburones y otros vertebrados.

Vacuna Preparación diseñada para estimular una respuesta inmunológica contra un agente patógeno sin causar enfermedad. Las vacunas consisten en patógenos inactivados (muertos), patógenos vivos pero debilitados (atenuados), o partes de la cápside viral (subunidades).

Vacunación Introducción en un individuo de agentes patógenos debilitados, muertos o alterados para estimular el desarrollo de la inmunidad adquirida contra los mismos.

Vacuola Un gran orgánulo en células de plantas y hongos que normalmente se utiliza para el almacenamiento de grandes cantidades de agua, pigmentos, aceites u otras sustancias. Algunas vacuolas contienen enzimas digestivas y tienen una función similar a los lisosomas en las células animales.

Vacuola de alimentos Orgánulo rodeado de membrana que contiene alimentos ingeridos por una célula a través de la fagocitosis.

Vagina Canal del parto de las hembras en mamíferos; tubo muscular que se extiende desde el útero a través de la pelvis hacia el exterior.

Vaina celular Tipo de células encontradas en torno al tejido vascular (vasos) de las hojas de la planta.

Vaina de mielina Múltiples capas de mielina, derivadas de las membranas celulares de algunas células gliales, que está enrrollada alrededor del axón de una neurona, proporcionando aislamiento eléctrico.

Valencia Número de electrones desapareados en la capa electrónica más externa de un átomo; determina cuántos enlaces covalentes puede formar el átomo.

Válvula En los sistemas circulatorios, solapas de tejido que impiden el flujo de sangre hacia atrás, en particular en las venas y entre las cámaras del corazón.

Variación genética (1) El número y la frecuencia relativa de los alelos presentes en una determinada población. (2) La proporción de variación fenotípica es un rasgo que se debe a la genética en lugar de a las influencias ambientales en una determinada población en un determinado entorno.

Vasa recta En el riñón de vertebrados, red de vasos sanguíneos que discurre junto con el asa de Henle de una nefrona. Actúa en la reabsorción de agua y solutos a partir del filtrado.

Vaso En plantas vasculares, pequeña célula, conductora de agua que tiene orificios tanto en la pared celular primaria como en la pared secundaria, permitiendo el paso libre de agua entre las células vecinas. Comparar con **traqueida.**

Vasos deferentes Par de tubos musculares que almacenan y transportan el semen del epidídimo hacia el conducto eyaculador. En los animales no humanos, se llaman *conductos deferentes*.

Vector Mordedura de un insecto u otro organismo que transfiere agentes patógenos de una especie a otra. Véase también **vector de clonación.**

Vector de clonación Plásmido u otro agente utilizado para transferir genes recombinantes al interior de células huésped en cultivo. También llamado simplemente *vector.*

Vegetación emergente Cualquier planta acuática en un hábitat acuático que se extiende por encima de la superficie del agua.

Vejiga Órgano de mamíferos que retiene la orina hasta que puede ser excretada.

Vejiga natatoria Órgano lleno de gas de muchos peces de raya fina que regula la flotabilidad.

Vellosidades Pequeñas proyecciones digitiformes (1) de la mucosa del intestino delgado o (2) de la parte fetal de la placenta adyacente a las arterias maternas. Funcionan aumentando la superficie disponible para la absorción de nutrientes y el intercambio de gases (en la placenta).

Vena Cualquier vaso sanguíneo que lleva sangre (oxigenada o no) bajo una presión relativamente baja, desde los tejidos hacia el corazón. Comparar con **arteria.**

Vena cava Vena grande que devuelve la sangre poco oxigenada al corazón.

Vena pulmonar Vena corta de paredes delgadas que lleva sangre rica en oxígeno desde los pulmones hasta el corazón.

Ventaja de los heterocigotos Patrón de selección natural que favorece a los individuos heterocigotos en comparación con los homocigotos. Tiende a mantener la variación genética en una población. También se denomina *superioridad de los heterocigotos.*

Ventaja del segundo macho Ventaja reproductiva de un macho que se aparea con una hembra el último, después de que otros machos se hayan apareado con ella.

Ventana oval Membrana que separa la cóclea llena de líquido del oído medio lleno de aire a través de la cual las vibraciones de sonido pasan del oído medio al oído interno en los mamíferos.

Ventilación con presión negativa Ventilación de los pulmones que se logra al «echar» aire en los pulmones por la expansión de la caja torácica. Comparar con **ventilación con presión positiva.**

Ventilación con presión positiva Ventilación de los pulmones que se logra «empujando» el aire a los pulmones por presión positiva en la boca. Comparar con **ventilación con presión negativa.**

Ventral Hacia el vientre del animal y alejado de su espalda. Lo contrario de dorsal.

Ventrículo (1) Cámara cardiaca de paredes gruesas que recibe sangre de una aurícula y la bombea hacia el organismo o los pulmones. (2) Una de las pequeñas cámaras llenas de líquido del cerebro de vertebrados.

Vértebra Uno de los elementos cartilaginosos u óseos que forman la espina dorsal de animales vertebrados.

Vertebrados Uno de los tres linajes principales de cordados (Vertebrata), que incluye animales con una columna dorsal formada por estructuras óseas o cartilaginosas (vértebras) y un cráneo envolviendo el cerebro. Incluye peces, anfibios, mamíferos, reptiles y aves. Comparar con **cefalocordados** y **urocordados.**

Vesícula biliar Pequeña bolsa que almacena la bilis del hígado y la libera cuando es necesario en el intestino delgado durante la digestión de las grasas.

Vesícula sináptica Pequeña vesícula con neurotransmisores, en el extremo de un axón que libera neurotransmisores en la hendidura sináptica por exocitosis.

Vesículas seminales En machos de mamíferos, pareja de glándulas reproductivas que secretan un fluido rico en azúcares en el semen, proporciona energía para el movimiento de los espermatozoides. En otros vertebrados e invertebrados, con frecuencia almacena esperma.

Vía anabólica Cualquier conjunto de reacciones químicas que sintetizan moléculas grandes a partir de otras más pequeñas. Generalmente requiere un gasto de energía. Comparar con la **ruta catabólica.**

Vía metabólica Serie ordenada de reacciones químicas que sintetizan o degradan una molécula. A menudo, cada reacción es catalizada por una enzima.

VIH Véase **virus de la inmunodeficiencia humana (VIH).**

Vicarianza División física de una población en pequeñas poblaciones aisladas por una barrera geográfica.

Virión Una sola partícula viral madura.

Virulencia Capacidad de un patógeno o parásito para causar enfermedad y muerte.

Virulento Se refiere a los agentes patógenos que pueden causar enfermedad grave en hospedadores susceptibles.

Virus Pequeño parásito intracelular que utiliza las enzimas de las células hospedadoras para replicarse; se compone de un genoma de DNA o RNA dentro de un depósito proteico (cápside). En los virus con envoltura, la cápside está rodeada por una bicapa fosfolipídica derivada de la membrana plasmática de la célula hospedadora, mientras que los virus sin envoltura carecen de esta cubierta protectora.

Virus ambisentido Un virus cuyo genoma contiene tanto secuencias de sentido positivo como de sentido negativo.

Virus de la inmunodeficiencia humana (HIV) Retrovirus que causa el SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida) en los seres humanos.

Virus de sentido negativo Virus cuyo genoma contiene secuencias complementarias a las de la mRNA necesario para producir proteínas virales. Comparar con **virus ambisentido** y **virus de sentido positivo.**

Virus de sentido positivo Virus cuyo genoma contiene las mismas secuencias que el mRNA necesario para producir las proteínas virales. Comparar con **virus ambisentido** y **virus de sentido negativo.**

Vitamina Micronutriente orgánico que normalmente funciona como coenzima.

Vivíparo Que produce crías vivas (en lugar de huevos) que se desarrollan dentro del cuerpo de la madre antes del nacimiento. Comparar con **ovíparo** y **ovovivíparo.**

Voltaje Energía potencial creada por una separación de cargas eléctricas entre dos puntos. También llamado *potencial eléctrico.*

Voltaje clamp Técnica para imponer un potencial de membrana constante en una célula. Ampliamente utilizado para investigar los canales iónicos.

Voltio (V) Unidad de potencial eléctrico (voltaje).

Western Blot Técnica para la identificación de proteínas específicas separadas en un gel de electroforesis, mediante la transferencia de las bandas a un papel de filtro y su exposición a un anticuerpo marcado que se une a la proteína de interés. Comparar con **Northern blot** y **Southern blot.**

Xerodermia pigmentosum Enfermedad humana caracterizada por la extrema sensibilidad a los rayos ultravioletas. Causada por un alelo autosómico recesivo que resulta en un sistema de reparación del DNA defectuoso.

Xilema Tejido vascular de plantas que conduce el agua y los iones; contiene traqueidas y/o vasos. El xilema primario se desarrolla a partir del procámbium de los meristems apicales; el xilema secundario, o madera, del cámbium vascular de los meristemas laterales. Comparar con **floema.**

Yema Citoplasma rico en nutrientes de un huevo; utilizado como alimento por el embrión en desarrollo.

Yema axilar Yema que se forma en el ángulo entre una hoja y un tallo y puede convertirse en una rama lateral. También se denomina *yema lateral.*

Yema lateral Yema que se forma en el ángulo entre una hoja y un tallo y puede convertirse en una rama lateral. También se denomina *yema axilar.*

Zigomiceto Miembro de un grupo parafilético de hongos (Zigomycota) caracterizado por un zigosporangio de paredes gruesas y duraderas que se forma a partir de hifas uncidas de diferentes tipos de cruzamientos.

Zigosporangio Estrcutura productora de esporas en hongos miembros de Zigomycota.

Zona afótica Aguas profundas que no reciben luz solar. Comparar con **zona fótica.**

Zona béntica Área que se extiende a lo largo del fondo de un entorno acuático.

Zona de abscisión La región en la base del pecíolo que se adelgaza y se rompe durante la caída de hojas.

Zona de elongación (celular) En las raíces de las plantas, grupo de células jóvenes, que se encuentran detrás del meristem apical y aumentan la longitud.

Zona de división (celular) En las raíces de las plantas, grupo de células meristemáticas apicales justo detrás de la punta de la raíz donde las células se dividen activamente.

Zona de maduración (celular) En las raíces de las plantas, grupo de células que se encuentra varios centímetros por detrás de la punta de la raíz y que se diferencia en tejidos maduros.

Zona fótica En un hábitat acuático, el agua que es suficientemente superficial para recibir la luz solar (ya sea o no, suficiente para que se produzca la fotosíntesis). Comparar con **zona afótica.**

Zona híbrida Zona geográfica donde se producen entrecruzamientos entre dos especies, a veces se produce descendencia híbrida fértil.

Zona intermareal Región entre la marea baja y la marea alta en la costa.

Zona limnética Aguas abiertas (no cercanas a la costa) que reciben suficiente luz para que se realice la fotosíntesis.

Zona litoral Aguas cercanas a la costa que reciben suficiente luz solar para que se dé la fotosíntesis. Pueden ser aguas dulces o saladas, a menudo están presentes plantas con flores.

Zona nerítica Zonas someras de aguas marinas más allá de la zona intermareal, que se extienden hasta unos 200 metros, donde termina la plataforma continental.

Zona oceánica Aguas de mar abierto más allá de la plataforma continental.

Zona pelúcida Capa gelatinosa que envuelve el óvulo en los mamíferos. En otros vertebrados, se llama envuelta vitelina.

Créditos

CRÉDITOS DE LAS IMÁGENES

Preliminares

viS Natalie B. Fobes Photography **viI** David Quillin **x** Jeff Rotman/Nature Picture Library **xv** Anthony Bannister/Gallo Images/Corbis; **xix** Lee W. Wilcox **xxiii** Robert Fried/robertfriedphotography.com

Capítulo 1

Apertura Jeff Rotman/Nature Picture Library. **1.1a** Burndy Library/Omikron/Photo Researchers, Inc. **1.1bC** Walker/Photo Researchers, Inc. **1.3a** Kelly Buono/Dr. Richard Amasino. **1.3c** Bruce Forster/Getty Images Inc. **1.4aI** University of Florida. **1.4aD** Michael Lustbader/Photo Researchers, Inc. **1.4bID** Scott P. Carroll. **1.4cI** Tom Murray. **1.4cD** Andrew A. Forbes. **1.6a** Samuel F. Conti y Thomas D. Brock. **1.6b** Kwangshin Kim/Photo Researchers, Inc. **1.7/1** Dr. David Phillips/Visuals Unlimited. **1.7/2** Dennis Kunkel/Dennis Kunkel Microscopy, Inc. **1.7/3** Kolar, Richard/Animals Animals/Earth Scenes **1.7/4** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **1.7/5** Darwin Dale/Photo Researchers, Inc. **1.10b** Michael Hughes/Aurora & Quanta Productions Inc. **1.11a** Joshua J. Tewksbury/Joshua J. Tewksbury. **1.11b** William Weber/Visuals Unlimited. **1.11c** Robert Dobbs/Joshua J. Tewksbury

Capítulo 2

Apertura Colin Monteath/Hedgehog House/Minden Pictures. **2.1** Mitchell Layton/PCN Photography. **2.6c** Albert Copley/Visuals Unlimited. **2.11** Beth Plowes–Proteapix. **2.14** Dietmar Nill/Picture Press/Photolibrary.com. **2.15c** Geostock/Getty Images Inc. **2.19bI** David Glick/Getty Images Inc. Stone Allstock. **2.19bD** Sergio Bartelsman/eStock

Capítulo 3

Apertura The Scripps Research Institute **3.4b** Martin Bough/Fundamental Photographs, NYC **3.10a-c** Clare Sansom. **3.11a** Microworks/Phototake NYC. **3.11b** Walter Reinhart/Phototake NYC. **3.13IICD** Clare Sansom. **3.14a-b** Clare Sansom. **3.20aID** Thomas A. Steitz. **3.23aID, 3.23bID** Thomas A. Steitz

Capítulo 4

4.5 A. Barrington Brown/Science Source Photo Researchers, Inc. **4.11** reproducido con permiso de Science 292: 1319-1325 Fig 4B (2001) por Wendy K. Johnston, Peter J. Unrau, Michael S. Lawrence, Margaret E. Glasner, David P. Bartel «RNA-Catalyzed RNA Polymerization: Accurate y General RNA-Templated Primer Extension.» Copyright 2004 American Association for the Advancement of Science

Capítulo 5

Apertura Dr. Jeremy Burgess Photo Researchers, Inc. **5.6a** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **5.6b** Dr. Jacob S. Ishay. **5.6c** Dr. Manfred Jericho Terry J. Beveridge.

Capítulo 6

Apertura Kit Pogliano. **6.1a** Alec D. Bangham, M.D., F.R.S. Alec D. Bangham, M.D., F.R.S. **6.1b** Fred Hossler Visuals Unlimited. **6.7aI** James J. Cheetham James J. Cheetham. **6.11a** Dorling Kindersley Dorling Kindersley Media Library. **6.11b** Clive Streeter Dorling Kindersley Media Library. **6.11c** Phil Degginger Color-Pic, Inc. **6.24b** Timothy A. Cross. **6.26I** Andrew Syred Getty Images Inc.-Stone Allstock. **6.26C** Dr. David Phillips Visuals Unlimited. **6.26D** Joseph F. Hoffman Joseph F. Hoffman/Yale University School of Medicine

Capítulo 7

Apertura Albert Tousson Phototake NYC. **7.1** Dr. T.J. Beveridge Visuals Unlimited. **7.2** Stanley C. Holt/Biological Photo Service **7.3** Gopal Murti/ Visuals Unlimited **7.5** Wanner/Eye of Science Photo Researchers, Inc. **7.7** Fawcett Photo Researchers, Inc. **7.8** Omikron Photo Researchers, Inc. **7.9** Dr. Don Fawcett Photo Researchers, Inc. **7.10** Biophoto Associates Photo Researchers, Inc. **7.12** Fawcett/Friend Photo Researchers, Inc. **7.12** Dr. Don Fawcett Photo Researchers, Inc. **7.13** Dr. Gopal Murti Visuals Unlimited. **7.16** E.H. Newcomb & W.P. Wergin/Biological Photo Service Biological Photo Service. **7.17** T. Kanaseki & Donald Fawcett Visuals Unlimited. **7.18** E.H. Newcomb & W.P. Wergin Biological Photo Service. **7.19** E. H. Newcomb & S.E. Frederick Biological Photo Service. **7.20a** Don Fawcett/S. Ito & A. Like/Photo Researchers, Inc. **7.20b** Don W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. **7.20c** Biophoto Associates Photo Researchers, Inc. **7.20d** Dr. Dennis Kunkel Visuals Unlimited. **7.23** Don W. Fawcett Photo Researchers, Inc. **7.24a** Don W. Fawcett Photo Researchers, Inc. **7.27a** James D. Jamieson, M.D. James D. Jamieson, M.D. **7.27b** James D. Jamieson, M.D. **7.27c** James D. Jamieson, M.D. **7.31a-c** Dr. Victor Small. **7.33** Conly L. Rieder Biological Photo Service. **7.34a-b** American Society for Cell Biology. **7.35a** John E. Heuser, M.D. **7.36I** Dennis Kunkel Phototake NYC. **7.36D** Dennis Kunkel Phototake NYC. **7.37a** Don W. Faucett Photo Researchers, Inc. **7.38** Charles J. Brokaw The Rockefeller University Press

Capítulo 8

Apertura E.H. Newcomb & W.P. Wergin Biological Photo Service. **8.2** Henry M. Walker, Samuel R. & Marie-Louise Rosenthal, Profs **8.3** Biophoto Associates Photo Researchers, Inc. **8.4** Barry F. King Biological Photo Service. **8.6** C. T. Huang, Karen Xu, Gordon McFeters, y Philip S. Stewart Philip S. Stewart. **8.7** SPL Photo Researchers, Inc. **8.9** Photo Researchers, Inc. Photo Researchers, Inc. **8.10aI** Don W. Fawcett Photo Researchers, Inc. **8.10aD** Dr. Don Fawcett Photo Researchers, Inc. **8.11a** Dr. Don Fawcett/Gida Matoltsy Photo Researchers, Inc. **8.14a** E. H. Newcomb & W.P. Wergin Biological Photo Service. **8.14b** Dr. Don Fawcett Photo Researchers, Inc.

Capítulo 9

Apertura Richard Megna Fundamental Photographs, NYC. **9.6b** Darren McCollester/Reuters Corbis/Bettmann. **9.6SI** Peter Anderson Dorling Kindersley Media Library. **9.6SD** Dorling Kindersley Dorling Kindersley Media Library. **9.16** Terry Frey. **9.25a** Dr. Yasuo Kagawa

Capítulo 10

Apertura Murray Cooper/NPL Minden Pictures. **10.2aC** John Durham/Science Photo Library Photo Researchers, Inc. **10.2aD**(detalle) John Durham/Science Photo Library Photo Researchers, Inc. **10.2bD** Dr. J. Burgess Photo Researchers, Inc. **10.3bI** Biophoto Associates Photo Researchers, Inc. **10.3bC** Dr. George Chapman Visuals Unlimited **10.3bD** Richard Green Photo Researchers, Inc. **10.3S** E. H. Newcomb & P. K. Hepler Biological Photo Service **10.5b** Sinclair Stammers/Science Photo Library Photo Researchers, Inc. **10.10** David Newman Visuals Unlimited. **10.18I** James A. Bassham James A. Bassham. **10.18D** James A. Bassham. **10.21a** Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library Photo Researchers, Inc. **10.24a** Adam Hart-Davis Photo Researchers, Inc. **10.24b** David Muench Corbis/Bettmann

Capítulo 11

Apertura Collection CNRI Phototake NYC. **11.2a** Conly L. Rieder, Ph.D. **11.2b** Photo Researchers, Inc. **11.3a** Tomado de: Paulson, J.R. y Laemmli, U.K. Cell 12 (1977) 817-828. **11.9a** David M. Phillips/Visuals Unlimited **11.9bD** Calentine/Visuals Unlimited. **11.10** Micrographs por Conly L. Rieder, Division of Molecular Medicine, Wadsworth Center, Albany, New York 12201-0509

Capítulo 12

Apertura David Phillips/The Population Council Photo Researchers, Inc. **12.2a** Hesed M. Padilla-Nash. **12.6c** Wessex Reg. Genetics Centre Wellcome Trust Medical Photographic Library. **12.8a-d** David A. Jones. **12.12** Doug Sokell Visuals Unlimited

Capítulo 13

Apertura Brian Johnston Brian Johnston. **13.9a** Robert Calentine Visuals Unlimited. **13.9bID** Carolina Biological Supply Company Phototake NYC. **13.17a** Robert Calentine Visuals Unlimited

Capítulo 14

Apertura Dr. Gopal Murti/Science Photo Library Photo Researchers, Inc. **14.1** Belanger et al., 2004. Pyruvate oxidase is a determinant of Avery's rough morphology. J. Bacteriology 186:8164-8174. American Society of Microbiology. **14.4b** Oliver Meckes/Max-Planck-Institut-Tubingen/Photo Researchers, Inc. **14.10a** Dr. Gopal Murti/Science Photo Library Photo Researchers, Inc.

Capítulo 15

Apertura Halaska, Jacob Photolibrary.com

Capítulo 16

Apertura Joseph G. Gall. **16.05** Fred Stevens/Mykoweb. **16.06** Bert W. O'Malley, M.D. Bert W. O'Malley, M.D. **16.09** Oscar Miller/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **16.15a** Venkitaraman Ramakrishnan. **16.16** E.V. Kiseleva/Donald Fawcett/Visuals Unlimited. **16.19b** Bill Longcore /Photo Researchers, Inc. **16.21b** Bill Longcore /Photo Researchers, Inc.

Capítulo 17

Apertura EM Unit, VLA/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **Aplicación de conceptos a situacines nuevas** Michael Gabridge/Visuals Unlimited

Capítulo 18

Apertura Dr. Timothy J. Richmond Nature Magazine DC. **18.02a** Ada Olins/Don Fawcett/Photo Researchers, Inc. **18.04** Victoria E. Foe **18.04** Barbara Hamkalo

Capítulo 19

Apertura Tsien Laboratory **19.14** Baylor Coll. of Medicine/Peter Arnold, Inc. **19.17a** Brad Mogen/Visuals Unlimited

Capítulo 20

Apertura Sanger Institute Welcome Trust Medical Photographic Library. **20.07** y **20.07b** Reproducido con permiso de Macmillan Publishers Ltd. de Fig 4 en «Nature Medicine», 11 Octubre 1, 2005 «Genetic Fingerprinting» por Alec J. Jeffreys pp1035-1039. The first application of DNA fingerprinting—an immigration case. **20.12** Patrick O. Brown, M.D.

Capítulo 21

Apertura Dr. Yorgos Nikas/Photo Researchers, Inc. **21.01** Chin-Sang. **21.02a-b** Elsevier Science Ltd. **21.04** Roslin Institute Empics. **21.05a** Richard Hutchings/Photo Researchers, Inc. **21.05b** Institute for Laboratory Animal Research ILAR/The National Academies. **21.06a** F. Rudolf Turner. **21.06b** Gary Grumbling. **21.07** Prof. Dr. Christiane Nusslein-Volhard. **21.09** Wolfgang Driever. **21.10a** Stephen Paddock. **21.10b** Stephen J. Small. **21.10c** Stephen Paddock. **21.12I** David Scharf/Photo Researchers, Inc. **21.12C** David Scharf/Peter Arnold, Inc. **21.12D** (c)Science VU/Dr. F.R. Turner/Visuals Unlimited. **21.14** Anthony Bannister/NHPA/Photo Researchers, Inc. **21.15a-b** Natural History Magazine

Capítulo 22

Apertura Yorgos Nikas/Photo Researchers, Inc. **22.02** Holger Jastrow. **22.04.** Gregory Ochocki/Photo Researchers, Inc. **22.07a** Michael Whitaker/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **22.07bDCI** Victor D. Vacquier. **22.14a** Kathryn W. Tosney. **22.14b** Gary C. Schoenwolf

Capítulo 23

Apertura Dr. John Runions/Oxford Brookes University **23.01** Holt Studios International/Photo Researchers, Inc. **23.03a** Ray Evert. **23.03c** Cabisco/Visuals Unlimited **23.04b** Biodisc/Visuals Unlimited **23.08b** Ken Wagner/Phototake NYC **23.10a-c** Neelima Sinha **23.12** John L.

Capítulo 24

Apertura Kim Taylor/NPL/Minden Pictures **24.02a** Bettmann/Corbis **24.02b** National Portrait Gallery, London **24.03a** Ken Lucas/Visuals Unlimited **24.03b** T. A. Wiewandt/DRK Photo **24.03c** Knut Finstermeier/Dr. Svante Paabo **24.04aD** Robert Lubeck/Animals Animals Earth Scenes **24.05aI** CMCD/Getty Images Inc. **24.05aD** Vincent Zuber/Custom Medical Stock Photo, Inc. **24.05bI** Mary Beth Angelo/Photo Researchers, Inc. **24.05bD** Custom Medical Stock Photo, Inc. **24.06aII** George D. Lepp/Photo Researchers, Inc. **24.06aID** Mickey Gibson Animals Animals/Earth Scenes **24.06aSI** Marie Read Animals Animals/Earth Scenes **24.06aSD** Tui De Roy Bruce Coleman Inc. **24.08I** Michael K. Richardson Springer-Verlag GmbH & Co KG **24.08C** Ronan O'Rahilly Springer-Verlag GmbH & Co KG **24.08D** National Museum of Health y Medicine **24.12** Frans Lanting/Minden Pictures **24.17aSI** De Fig 1C en Abzanhov et al. 2004. Science 305: 1462-1465 **24.17aSD** De Fig 1C en Abzanhov et al. 2004. Science 305: 1462-1465 **24.17aII,ID** The Royal Society of London Reproducido con autorización de K. Petren et al., A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA length variation. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 266:321-329 (1999), p. 327, fig. 3. Copyright (c) 1999 Royal Society of London. Imagen por cortesía de Kenneth Petren, University of Cincinnati. **24.17bI** De Figure 3D en Abzanhov et al. 2004. Science 305: 1462-1465 **24.17bD** De Fig 3E en Abzhanov et al. 2004. Science 305: 1462-1465

Capítulo 25

Apertura Phil Savoie/Minden Pictures **25.07a** Max Westby **25.08a** James Hughes/Visuals Unlimited **25.12a** Cyril Laubscher/Dorling Kindersley Media Library **25.13** Otorohanga Zoological Society Inc. **25.14a** Marc Moritsch/National Geographic Image Collection **25.15aS** Linda Mitchell Photography **25.15bI** R. & A. Simpson VIREO/The Academy of Natural Sciences **25.15bS** B. Schorre VIREO/The Academy of Natural Sciences **25.15cI** Van Os, Joseph/Getty Images Inc. **25.15cS** Jeremy Woodhouse/Getty Images, Inc

Capítulo 26

Apertura Wayne Lankinen/DRK Photo **26.09** Jordan Rofkar **26.12ICD** Jason Rick Loren H. Rieseberg

Capítulo 27

Apertura Pete Oxford/Minden Pictures **27.06a** William L. Crepet/American Journal of Botany **27.06b** Martin Land/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **27.06c** Monte Hieb & Harrison Hieb/Monte Hieb/Geocraft **27.06d** John Gerlach/DRK Photo **27.09b** Nature Magazine **27.09b** Shuhai Xiao/Nature Magazine **27.09cI** Ken Lucas/Visuals Unlimited **27.09cS** Simon Conway Morris Simon Conway Morris **27.09dI** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **27.09dS** B.J. Miller Biological Photo Service **27.12a** left, middle Jonathan B. Losos y Kevin de Quieroz/Prof. Jonathan B. Losos **27.13a** Colin Keates/Dorling Kindersley Media Library **27.13b** Tim Fitzharris/Minden Pictures **27.13c** Don P. Northup www.africancichlidphotos.com **27.13d** Joe Tucciarone/Photo Researchers, Inc. **27.15** David Hardy/Photo Researchers, Inc. **27.16bID** Glen A. Izett/U.S. Geological Survey, Denver **27.16cD** Peter H. Schultz

Capítulo 28

Apertura Beth Donidow/Visuals Unlimited **28.03** Science VU/Visuals Unlimited **28.04** J. Robert Waaland/Biological Photo Service **28.06** Richard L. Carlton/Visuals Unlimited **28.08** Yul Roh American Association for the Advancement of Science **28.10** Kwangshin Kim/Photo Researchers, Inc. **28.10b** Todd Bannor/Custom Medical Stock Photo, Inc. **28.10c** Carolina Biological/Visuals Unlimited **28.13aI** CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **28.13aD** Dr. Heide Schulz American Association for the Advancement of Science **28.13bI** Gary Gaugler/Visuals Unlimited **28.13bD** David M. Phillips/Visuals Unlimited **28.13cI** Linda Stannard University of Cape Town/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **28.13c** Richard W. Castenholz **28.14a** R. Hubert, Microbiology Program, Dept. of Animal Science, Iowa State University **28.18** J. C. Revy/Phototake NYC **28.19** Centers for Disease Control & Prevention **28.20** S. Amano, S. Miyadoh y T. Shomura (The Society for Actinomycetes Japan) **28.21** R. Calentine/Visuals Unlimited **28.22** National Cancer

Institute/SPL/Photo Researchers, Inc. **28.23a** Yves. V. Brun **28.23b** Prof. Hans Reichenbach **28.26** Kenneth M. Stedman **28.26** Corale Brierley/Visuals Unlimited **28.27** Marli Miller **28.27** Bonnie K. Baxter **28.29** Roland Birke/Tierbild Okapia/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 29

Apertura Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. **29.02a** Norman T. Nicoll/Natural Visions **29.02b** Gregory Ochocki/Photo Researchers, Inc. **29.02c** Tom y Therisa Stack/Tom Stack & Associates, Inc. **29.02r** John Anderson/Animals Animals Earth Scenes **29.03a** Michael Abbey/Photo Researchers, Inc. **29.03b** Wim van Egmond/Visuals Unlimited **29.03c** Cabisco/Visuals Unlimited **29.03d** Sherman Thomson/Visuals Unlimited **29.03e** National Institute for Environmental Studies, Japan http://www.nies.go.jp/biology/mcc/home.htm **29.03f** Dr. Sc. Yuuji Tsuki **29.04** Sanford Berry/Visuals Unlimited **29.04** J. Robert Waaland/Biological Photo Service **29.07** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **29.13a** Andrew Syred/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **29.13b** David M. Phillips/Visuals Unlimited **29.13c** Andrew Syred/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **29.14a** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **29.14b** Bruce Coleman Inc. **29.15** M.I. Walker/Photo Researchers, Inc. **29.18** D. Fleetham/Animals Animals Earth Scenes **29.23** M. Abbey/Photo Researchers, Inc. **29.24** Carolina Biological/Visuals Unlimited **29.26** Michael Abbey/Visuals Unlimited **29.28** Dr. Philip J. Spagnuolo **29.30** Wim van Egmond/Visuals Unlimited **29.32** Phototake NYC **29.33** Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. **29.34** Joyce Photographics/Photo Researchers, Inc. **29.36** Peter Parks/Image Quest 3-D **29.38** Robert De Goursey/Visuals Unlimited **29.40** Scott Camazine/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 30

Apertura Darrell Gulin/DRK Photo **30.01a** Tom Myers/Photo Researchers, Inc. **30.01b** D. P. Burnside/Photo Researchers, Inc. **30.03a** Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography, Inc. **30.05** Holt Studios Int./Photo Researchers, Inc. **30.06I** Linda Graham **30.06D** Lee W. Wilcox **30.07a/1** K.G. Vock/Okapia/Photo Researchers, Inc. **30.07a/2-3** Lee W. Wilcox **30.07b-1** Alvin E. Staffan/Photo Researchers, Inc. **30.07b/2** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **30.07b/3** Milton Rand/Tom Stack & Associates, Inc. **30.07b/4** Rod Planck/Photo Researchers, Inc. **30.07c-bC** Larry Lefever/Grant Heilman Photography, Inc. **30.07cID** Stephen J. Krasemann/DRK Photo **30.07cSI** Walter H. Hodge/Peter Arnold, Inc. **30.07cSC** Degginger, E R/Animals Animals Earth Scenes **30.07cSD** ©ENLIGHTENED IMAGES/Animals Animals Earth Scenes **30.08/1** Paul K. Strother **30.08/2** Robert & Linda Mitchell Photography **30.08/3** Thomas A. Wiewandt/DRK Photo **30.08/4** David L. Dilcher **30.10** Lee W. Wilcox **30.13a-b** Lee W. Wilcox **30.14** David T. Webb **30.18a-bID** Lee W. Wilcox **30.23a** James L. Castner **30.23b** Gerald C. Kelley/Photo Researchers, Inc. **30.23c** Gerry Ellis/GLOBIO **30.25a** John Cancalosi/Peter Arnold, Inc. **30.25b** Holt Studios Int.(Nigel Cattlin)/Photo Researchers, Inc. **30.27b/1** Robert & Linda Mitchell Photography **30.27b/2** Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography, Inc. **30.27b/3** Don Farrall/Getty Images, Inc. **30.27b/4** Kim Heacox Photography/DRK Photo **30.27S/2** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **30.27S/3** Pat O'Hara/Corbis-Bettmann **30.27S/4** Robert & Linda Mitchell Photography **30.29a** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **30.20bII** C.C. Lockwood/Animals Animals Earth Scenes **30.20bSI** Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography, Inc. **30.20bD** Bill Banaszewski/Visuals Unlimited **30.29a-c** Lee W. Wilcox **30.31** Wim van Egmond **30.32** Andrew J. Martinez/Photo Researchers, Inc. **30.33** John Clayton/NIWA National Institute of Water y Atmospheric Research **30.35a-b** Robert y Beth Plowes Photograhy/Proteapix **30.36** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **30.37** Visuals Unlimited **30.39** Lee W. Wilcox **30.40** Karen S. Renzaglia **30.41** Michael Clayton **30.42aI** David T. Webb **30.42aD** David Cavagnaro/DRK Photo **30.42b** Lee W. Wilcox **30.44** David T. Webb **30.45a** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **30.45b** Martin Land/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **30.46** NICK GREEN/Photolibrary.com **30.47a-b** Lee W. Wilcox **30.49a** Brian Johnston **30.49bID** Lee W. Wilcox. 30.48 Peter Chadwick/Dorling Kindersley Media Library

Capítulo 31

Apertura Steve Austin/CORBIS **31.01I** Mycorrhizal Applications, Inc. **31.01D** Jim Deacon Institute of Cell y Molecular Biology, The University of Edinburgh **31.03** John Cang Photography **31.04a** David M. Dennis /Tom Stack & Associates, Inc. **31.04b** Poehlmann/Phototake NYC **31.05a** George Musil/Visuals Unlimited **31.05b** Tony Brain/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **31.06b** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **31.11a** Stan Flegler Visuals Unlimited **31.11b** David T. Webb **31.12** Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc. **31.15** James A. Wubah **31.16** J. I. Ronny Larsson, Professor of Zoology **31.17** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **31.18** Jim Deacon Institute of Cell y Molecular Biology, The University of Edinburgh **31.19** Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc. **31.20b** Pat O'Hara/DRK Photo **31.21** Stephen Sharnoff/Visuals Unlimited

Capítulo 32

Apertura David B. Fleetham/SeaPics.com **32.01** Perennou/Nuridsa /Photo Researchers, Inc. **32.01b** Mark W. Moffett/Minden Pictures **32.02a** Harry Rogers/Photo Researchers, Inc. **32.02b** Glenn Oliver/Visuals Unlimited **32.02cCC** Fallows/SeaPics.com **32.03a** Walker England/Photo Researchers, Inc. **32.03b** Ken Lucas/Visuals Unlimited **32.03c** David J. Wrobel/Visuals Unlimited **32.04** Roland Birke /Tierbild Okapia/Photo Researchers, Inc. **32.05a** Jeffrey L. Rotman/CORBIS **32.05b** Pitchal Frederic/Corbis Sygma **32.05c** J. Alex Halderman **32.09bI** L. Newman & A. Flowers/Photo Researchers, Inc. **32.09bS** Roger Steene/Image Quest 3-D **32.13a** J.P. Ferrero/Jacana/Photo Researchers, Inc. **32.12a** Flip Nicklin/Minden Pictures **32.12a** Flip Nicklin/Minden Pictures **32.12b** inset Marc Chamberlain/SeaPics.com **32.12b** Hiroya Minakuchi/Minden Pictures **32.13b** Steve Earley/Animals Animals Earth Scenes **32.14a** Pete Oxford/Minden Pictures **32.14b** Heidi & Hans-Jurgen Koch/Minden Pictures **32.15a** Daniel Sambraus/Photo Researchers, Inc. **32.15b** Anthony Bannister/NHPA/Photo Researchers, Inc. **32.15b** Josef Ramsauer & Prof. Dr. Robert Patzner **32.16a** Satoshi Kuribayashi/DRK Photo **32.16a** Satoshi Kuribayashi/OSF/DRK Photo **32.16b** Jim Brandenburg/Minden Pictures **32.17a** Andrew Syred/Photo Researchers, Inc. **32.17b** Eye of Science/Photo Researchers, Inc. **32.18a** Peter Parks/Image Quest 3-D **32.19a** Roland Seitre/Peter Arnold, Inc. **32.19b** Jeff Foott/DRK Photo **32.19c** Chamberlain, MC/DRK Photo **32.19d** Jim Greenfield/Image Quest 3-D **32.18b** Armin Maywald/Foto Natura/Minden Pictures **32.20bIICID** Proceedings of the National Academy of Sciences **32.22a** Doug Perrine/DRK Photo **32.22b** Dan Suzio/Photo Researchers, Inc. **32.21a** Karl-Heinz Marschner Holger de Groot/Biologis **32.21b** D. Parer & E. Parer-Cook/Auscape/Minden Pictures **32.23aSC** Phototake NYC **32.23aI** Sinclair Stammers/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **32.23bS** Jose B. Ruiz/Nature Picture Library **32.I** Jose B. Ruiz/Nature Picture Library **32.26** Andrew J. Martinez/Photo Researchers, Inc. **32.27a-b** Holger de Groot/Biologis **32.28** Andrew J. Martinez/Photo Researchers, Inc. **32.29** Matthew D. Hooge

Capítulo 33

Apertura Barbara Strnadova/Photo Researchers, Inc. **33.01a** Jean Claude Revy/Phototake NYC **33.01b** Sinclair Stammers/Photo Researchers, Inc. **33.04a** Peter Parks/Image Quest 3-D **33.05** Bill Beatty/Visuals Unlimited **33.04b** Carmel McDougall **33.09a** Mark W. Moffett/Minden Pictures **33.09b** Phototake NYC **33.09c** Dennis Kunkel Phototake NYC **33.10b** M.C. Chamberlain/DRK Photo **33.10c** Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **33.12** Jan Van Arkel/Minden Pictures **33.13a** Newman & Flowers/Photo Researchers, Inc. **33.13b** Manfred Kage/Peter Arnold, Inc. **33.13c** Oliver Meckes/Photo Researchers, Inc. **33.14a** Peter Batson/Image Quest 3-D **33.14b** Alexa Bely **33.14c** Martin Dohrn/Photo Researchers, Inc. **33.15a** Degginger, E R/Animals Animals Earth Scenes **32.16b** Norbert Wu/Peter Arnold, Inc. **33.16a** Roger Steen/Image Quest Marine **33.17** Kjell B. Sandved/Photo Researchers, Inc. **33.18** Fred Bavendam/Peter Arnold, Inc. **33.20a** Michael Fogden/DRK Photo **33.20b** Diane Nelson/Visuals Unlimited **33.21** Luis M. de la Maza/Phototake NYC. **33.22** Mark Smith/Photo Researchers, Inc. **33.23a** Gerard Blondeau/Phototake NYC **S33.1/1** Jay Cossey **S33.1/2** Gustav W. Verderber **S33.1/3** Joachim Lippi **S33.1/4** Trounce Wikimedia Commons **S33.1/5** J. Gall/Photo Researchers, Inc. **S33.1/6** Nature's Images/Photo Researchers, Inc. **S33.1/7** Dr. J. K. Lindsey **S33.1/8** Scott

Camazine/Photo Researchers, Inc. **33.24a** E. R. Degginger/Photo Researchers, Inc. **33.24b** M C Chamberlain/DRK Photo

Capítulo 34

Apertura Paul Nicklen/National Geographic Image Collection **34.02b** Thurston Lacalli **34.02a** Kaj R. Svensson/Photo Researchers, Inc. **34.03b** John D. Cunningham/Visuals Unlimited **34.09a** Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited **34.09b** Greg Rouse/Scripps Institution of Oceanography Explorations **34.11** Rudie Kuiter/OceanwideImages.com **34.18a** James D. Watt/SeaPics.com **34.18b** S. Boon Fu/Peter Arnold, Inc. **34.20** James D. Watt/Image Quest 3-D **34.21D** Tom Stack/Tom Stack & Associates, Inc. **34.21** Southestern Regional Taxonomic Center (SERTC)/South Carolina Department of Natural Resources **34.23a** Sue Daly/Nature Picture Library **34.23b** David Wrobel/SeaPics.com **34.25a** Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **34.25b** Tom Stack/Tom Stack & Associates, Inc. **34.24** Heather Angel/Natural Visions **34.26a** Fred McConnaughey/Photo Researchers, Inc. **34.26b** Jeff Jaskolski/SeaPics.com **34.27** Amar & Isabelle Guillen/SeaPics.com **34.28** Peter Scoones/Getty Images Inc **34.29a** Michael Fogden/DRK Photo **34.29b** R.Andrew Odum/Peter Arnold, Inc. **34.31** Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **34.32** Tom Vezo/Peter Arnold, Inc. **34.33** Gerry Ellis/Minden Pictures **34.35** Gerald y Buff Corsi/Visuals Unlimited **34.36** George Grall/National Geographic Image Collection **34.37** Doug Perrine/DRK Photo **34.38** Gerald y Buff Corsi/Visuals Unlimited **34.39** M.S. Mayilvahnan **34.39b** Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 35

Apertura Jed Fuhrman **35.02** NIBSC/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **35.06a** Omikron/Photo Researchers, Inc. **35.06b** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **35.06c** K.G. Murti/Visuals Unlimited **35.06d** Oliver Meckes/E.O.S./Max-Planck-Institut-Tubingen/Photo Researchers, Inc. **35.13a-b** Abbott Laboratories **35.15aD** NIBSC/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **35.15bD** James L. Van Etten **35.17** Hans Gelderblom/Eye of Science/Meckes/Ottawa/Photo Researchers, Inc. **35.18** Philip Leder **35.19** Nigel Cattlin/Holt Studios/Photo Researchers, Inc. **35.20** Lowell Georgia/Photo Researchers, Inc. **35.21** David Parker/SPL/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 36

Apertura Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **36.04a** Tim Hauf Photography/Visuals Unlimited **36.04bICD** John E. Weaver University of Nebraska-Lincoln Libraries **36.05** Phil Stoffer U.S. Geological Survey **36.06a** Wally Eberhart/Visuals Unlimited **36.06b** Wolfgang Poelzer/Water Frame/Peter Arnold, Inc. **36.08a-b** Gerald D. Carr **36.08c** Frans Lanting/Minden Pictures **36.09D** Alan Majchrowicz/Peter Arnold, Inc. **36.10e** Will Cook/Charles W. Cook **36.10a** Ken Wagner/Phototake NYC **36.10b** Kenneth W. Fink/Photo Researchers, Inc. **36.10c** Lee W. Wilcox **36.10d** Bill Beatty/Visuals Unlimited **36.12a-d** Lee W. Wilcox **36.14a** Lee W. Wilcox **36.14b** M. Harvey/DRK Photo **36.14d-f** Lee W. Wilcox **36.14c** Doug Wechsler/Animals Animals Earth Scenes **36.14e** TORSTEN BREHM/Nature Picture Library **36.15b** Walker/Photo Researchers, Inc. **36.15a** Ed Reschke/ Peter Arnold, Inc. **36.18b** Lee W. Wilcox **36.18b** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **36.20DI** Lee W. Wilcox **36.22b** Lee W. Wilcox **36.21** Andrew Syred/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **36.22a** Dr. Brad Mogen/Visuals Unlimited/Getty Images **36.23ID** Lee W. Wilcox **36-24a-c** Lee W. Wilcox **36.25a** Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc. **36.25b** Lee W. Wilcox **36.26a** Bruce Iverson/Bruce Iverson, Photomicrography **36.26b** G. Shih y R. Kessel/Visuals Unlimited **36.26c** Richared Kessel & Dr. Gene Shih Visuals Unlimited **36.27ICD** Lee W. Wilcox **36.28a-b** Michael Clayton **36.29c** Adam Hart-Davis/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **36.29b** James W. Richardson/Visuals Unlimited **36.29a** Lee W. Wilcox;

Capítulo 37

Apertura David Nunuk/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **37.02** Dr. Ulf Mehlig/Wikipedia Commons **37.02D** Alan Watson «Peter Arnold, Inc.» **37.05a-b** David T. Webb **37.07ID** Lee W. Wilcox **37.08a** Lee W. Wilcox **37.09** Larry Lefever/Grant Heilman Photography, Inc. **37.11C** G. Shih y R. Kessel/Visuals Unlimited **37.11I** Lee W. Wilcox **37.11S** Ken Wagner/Phototake NYC **37.16a** John D. Cunningham/Visuals Unlimited **37.16a** Lee W. Wilcox **37.16b** Lee W. Wilcox **37.19D** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **36.18I** Jean Claude Revy/Phototake NYC **37.21** Martin H. Zimmerman/ Harvard Forest **37.24** Michael R. Sussman/American Society of Plant Biologists

Capítulo 38

Apertura Angelo Cavalli/Getty Images **38.03** Emanuel Epstein **38.03a** Photo Researchers, Inc. **38.02b** Nigel Cattlin/Photo Researchers, Inc. **38.02c** Photo Researchers, Inc. **38.06a** The Institute of Texan Cultures **38.06b** Thony Belizaire/Getty Images, Inc. **38.09D** Dennis Drenner/Visuals Unlimited **38.13b** Eduardo Blumwald **38.14** Hugh Spencer/Photo Researchers, Inc. **38.14** Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. **38.15** E.H. Newcomb & S.R. Tandon/Biological Photo Service **38.17a** Richard Thom/Visuals Unlimited **38.17b** Gerry Ellis/GLOBIO **38.19** Frank Greenaway/Dorling Kindersley Media Library **38.18** Carlos Munoz-Yague Eurelios/Photographic Press Agency **38.20** Ken W. Davis /Tom Stack & Associates, Inc.

Capítulo 39

Apertura Lee W. Wilcox **39.04a-b** Malcolm B. Wilkins **39.12ID** Malcolm B. Wilkins **39.16a-b** Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography, Inc. **39.17a** American Society of Plant Biologists **39.20** Thomas Bjorkman **39.22I** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **39.21** Donald Specker/Animals Animals Earth Scenes **39.23a-b** Lee W. Wilcox **39.27** Malcolm B. Wilkins **39.30b** American Society of Plant Biologists **39.32** Adel Kader **39.39** Nigel Cattlin/Holt Studios International /Photo Researchers, Inc.

Capítulo 40

Apertura Brian Johnston **40.01aI** Wayne P. Armstrong **40.01aD** Mitsuhiko Imamori Nature Production **40.01bI** Jerome Wexler/Photo Researchers, Inc. **40.01bD** Danny Ellinger Minden Pictures **40.03a** Dan Suzio/Photo Researchers, Inc. **40.03b-c** Jerome Wexler/Photo Researchers, Inc. **40.04bI** Rod Planck/Photo Researchers, Inc. **40.04bSI** John Gerlach/DRK Photo **40.04bSD** Tom & Therisa Stack/Tom Stack & Associates, Inc. **40.07a** D. Cavagnaro/DRK Photo **40.06a-b** Leonard Lessin/Photo Researchers, Inc. **40.07bSI** Lee W. Wilcox **40.13** «Candace Galen, University of Missouri. American Journal of Botany. 2003; 90:724-729. Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality y performance in the snow buttercup, Ranunculus adoneus (Ranunculaceae) por Candace Galen, y Maureen L. Stanton. Reproducido con autorización del editor. **40.18** Lee W. Wilcox **40.17SI** R.J. Erwin «Photo Researchers, Inc.» **40.17SC** Mark Stouffer Animals Animals/Earth Scenes **40.17SD** Gerard Lacz/Animals Animals Earth Scenes **40.17CI** Tom Edwards/Visuals Unlimited **40.17CC** David Stuckel/Visuals Unlimited **40.17CD** Gregory K. Scott/Photo Researchers, Inc **40.17II** Fritz Prenzel/Peter Arnold, Inc. **40.17IC** David M. Schleser/Nature's Images, Inc/Photo Researchers, Inc. **40.17ID** Sylvan Wittwer/Visuals Unlimited

Capítulo 41

Apertura Rob Nunnington/Minden Pictures **41.02** The Royal Society of London **41.03a** Educational Images/Custom Medical Stock Photo **41.03bS** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **41.03bI** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **41.03c** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **41.04** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **41.05a** Innerspace Imaging/Photo Researchers, Inc. **41.05b** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **41.05c** G.W. Willis/Animals Animals Earth Scenes **41.06a** Nina Zanetti, Pearson Benjamin Cummings **41.10** Tom Stewart/CORBIS **41.11** Natalie Fobes/Getty Images Inc. **41.13a** Fred Hossler/Visuals Unlimited **41.13b** Oliver Meckes & Nicole Ottawa/Photo Researchers, Inc. **41.13c** P.M. Motta, A. Caggiati, G. Macchiarelli/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **41.18a** Kent, Breck P./Animals Animals Earth Scenes **41.18b** Mendez, Raymond A/Animals Animals Earth Scenes **41.18c** Wayne Lynch/DRK Photo **41.19b** Editrice Kurtis S.r.l. **41.19a** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.

Capítulo 42

Apertura Frans Lanting/Minden Pictures **42.13a** Fred Hossler/Visuals Unlimited

Capítulo 43

Apertura Jonathan Blair/Corbis Bettmann **43.03** Mark Smith/Photo Researchers, Inc. **43.04bICD** Karel F. Liem **43.09a** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **43.11a** Ed Reschke Peter Arnold, Inc.

Capítulo 44

Apertura Tony Freeman/PhotoEdit Inc. **44.06a** Walter E. Harvey/Photo Researchers, Inc. **44.06b** John D. Cunningham/Visuals Unlimited **44.22a** Lennart Nilsson Albert Bonniers Forlag AB **44.22b** Carolina Biological Supply/Visuals Unlimited

Capítulo 45

Apertura Marcus E. Raichle **45.02** Ronald F. Mervis, PhD, Neurostructural Research Labs y The Center for Aging y Brain Repair, University of South Florida College of Medicine **45.12a** C. Raines/Visuals Unlimited **45.14** Dennis Kunkel/Visuals Unlimited **45.16a** Oliver Meckes & Nicole Ottawa/Photo Researchers, Inc. **45.23a** Norbert Wu/Peter Arnold, Inc. **45.24b** Elsevier Science Ltd.

Capítulo 46

Apertura Stanley Breeden/DRK Photo **46.03a** Carole M. Hackney **46.07a** David Scharf/Peter Arnold, Inc. **46.10aD** Don Fawcett/T. Kwwabara/Photo Researchers, Inc. **46.13DI** David Quillin **46.14a** Michael y Patricia Fogden **46.14bID** John A. Pearce **46.19I** James E. Dennis/Phototake NYC **46.19S** James E. Dennis/Phototake NYC **S46.01I** Brian Eyden/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **S46.01C** Innerspace Imaging/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **S46.01D** Brian Eyden/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 47

Apertura Ralph A. Clevenger/Corbis **47.08D** Bernard Castelein/Nature Picture Library **47.08C** Duncan McEwan/Nature Picture Library **47.08I** Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **47.09D** Perennou Nuridsany/Photo Researchers, Inc. **47.09C** Hans Pfletschinger/Peter Arnold Inc. **47.09I** BIOS/Heras Joël/Peter Arnold Inc. **47.11** Jordan Rehm/D. Scott Weigle

Capítulo 48

Apertura Leszczynski, Zigmund/Animals Animals/Earth Scenes **48.01a** Nova Scientific Corp/Oxford Scientific Films Ltd. **48.01b** Tom Adams/Visuals Unlimited **48.01c** Charles J. Cole **48.02a** Oxford Scientific Films/Animals Animals Earth Scenes **48.04SI** Reimpreso con autorización de Catherine S.C. Price et al., Sperm competition between Drosophila males involves both development y incapacitation. Nature 400:449-452 (1999), figs. 2 y 3. Copyright (c) 1999 Macmillan Magazines Limited. Imagen por cortesía de Jerry A. Coyne, University of Chicago/Nature Magazine **48.05a** G. & C. Merker/B. Tomberlin/Visuals Unlimited **48.06a** Brent D. Opell Brent D. Opell **48.10I** De Nature «A stimulatory phalloid organ in a weaver bird» M. Winterbottom, T. Burke & T.R. Birkhead/Nature/ 6 mayo 1999, 399: 28 Fig 1b. Fotografía cortesía de T.R. Birkhead **48.10S** From Nature «A stimulatory phalloid organ in a weaver bird» M. Winterbottom, T. Burke & T.R. Birkhead/Nature/6 May 1999, 399: 28 Fig 1a. Fotografía cortesía T.R. Birkhead **48.15a-c** Mitsuaki Iwago/Minden Pictures **48.16a** Claude Edelmann /Petit Format/Photo Researchers, Inc. **48.16b** Lennart Nilsson Albert Bonniers Forlag AB **48.16c** Petit Format/Nestle/Science Source/Photo Researchers, Inc. **48.18aID** American Association for the Advancement of Science

Capítulo 49

Apertura Dennis Kunkel/CNRI Phototake NYC **49.01I** Fred Hossler/Visuals Unlimited **49.02a** Photo Researchers Inc **49.02b-c** Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. **49.05b** Steve Gschmeissner/SPL/ Photo Researchers, Inc. **49.05a** David M. Phillips/Visuals Unlimited

Capítulo 50

Apertura Stephen J. Krasemann/DRK Photo **50.01a-d** Natalie B. Fobes Photography **50.05b** Gerry Ellis/Minden Pictures **50.05c** Tim Fitzharris/Minden Pictures **50.05a** Gerry Ellis/Minden Pictures **50.06** George Gerster/ Photo Researchers, Inc. **50.07** Michael Collier **50.10a-c** Edward Kinsman/Photo Researchers, Inc. **50.12** Hans Reinhard/OKAPIA/Photo Researchers, Inc. **50.14** C.K. Lorenz/Photo Researchers, Inc. **50.16** © Judd Patterson **50.18** Tom Edwards/Animals Animals/Earth Scenes **50.20** Francis Lepine/Animals Animals Earth Scenes **50.22** Tom Bean/DRK Photo **50.27** Sandy Scheltema/Courtesy of The Age **50.29 inset** William H. Mullins/Photo Researchers, Inc. **50.29** Raymond Gehman/Corbis Bettmann **50.30b** Michael Fogden/DRK Photo **50.31** Ric Ergenbright/Corbis **50.32** Mark Newman/Photo Researchers, Inc. **50.32** Scott T. Smith Corbis Bettmann

Capítulo 51

Apertura Thomas Mangelsen/Minden Pictures **51.01** A. Flowers & L. Newman/Photo Researchers, Inc. **51.03a** © Callie de Wet **51.04** © Gary Woodburn/http://pbase.com/woody **51.06** Fred McConnaughey/Photo Researchers, Inc. **51.07** Nina Leen/Getty Images/Time Life Pictures **51.09a** Gavin Hunt **51.10** Fotografía por cortesía de Behavioural Ecology Research Group, Department of Zoology, Oxford University, Alexander Weir **51.11** Matt Meadows/Peter Arnold, Inc. **51.12a** Manuel Leal, Department of Biological Sciences, Union College **51.18a** Ken Lucas/Visuals Unlimited **51.18b** Paul A. Zahl/Photo Researchers, Inc. **51.18c** Ken Preston-Mafham/Premaphotos Wildlife **51.19** Bryan D. Neff **51.20** Tom Vezo/Peter Arnold, Inc.

Capítulo 52

Apertura National Geographic Image Collection **52.01** Robert Maier Animals Animals/Earth Scenes **52.06** Mark Trabue/USDA/NRCS **52.10ID** Marko Nieminen Ilkka Hanski **52.14a** Paal Hermansen /NHPA/Photo Researchers, Inc. **52.19a** BIOS (F. Mercay) Peter Arnold, Inc.

Capítulo 53

Apertura Ergenbright Scott Tuason/Image Quest Marine **53.01** PREMAPHOTOS/Nature Picture Library **53-01** Christian Ziegler **53.02a** G.R.Dick Roberts Photo Library/The Natural Sciences Image Library (NSIL) **53.02b** Fred Bavendam/Minden Pictures **53.02c** Tom Till/DRK Photo **53.02d** D. Cavagnaro/Visuals Unlimited **53.02e** Stephen J. Krasemann/DRK Photo **53.02f** Hal Beral/Visuals Unlimited **53.08ID** Jeff Podos **53.08CI** B.R. Grant **53.08CS** De Fig 1D en Science 14 julio 2006 Vol. 313. no. 5784, pp. 224 – 226. Evolution of Character Displacement in Darwin's Finches Peter R. Grant* y B. Rosemary Grant. [Las fotografías son de los autores] **53.09aI** Dave B. Fleetham/Visuals Unlimited **53.09aC** Chris Newbert/Minden Pictures **53.09aD** J. Sneesby/B. Wilkins/Getty Images Inc **53.10aI** Andrew J. Martinez Photo Researchers, Inc. **53.10aD** Zig Leszczynski/Animals Animals Earth Scenes **53.12a** Thomas G. Whitham/Northern Arizona University **53.15a** Mark Moffett/Minden Pictures **53.15b** Doug Perrine/SeaPics.com **53.18b** Thomas Kitchin/Tom Stack & Associates, Inc. **53.18a** Nancy Sefton/Photo Researchers, Inc. **53.20a** David Kjaer/Nature Picture Library **53.20b** Tony C. Caprio/Tony C. Caprio **53.21/1** Breck P. Kent/Animals Animals Earth Scenes **53.21/2** G. Carleton Ray/Photo Researchers, Inc. **53.21/3** Michael P. Gadomski/Animals Animals/Earth Scenes **53.21/4** James P. Jackson/Photo Researchers, Inc. **53.21/5** Bruce Heinemann/Getty Images, Inc. **53.21/6** Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc. **53.22/1-4** Glacier Bay National Park Photo Glacier Bay National Park y Preserve **53.22/3** Christopher L. Fastie

Capítulo 54

Apertura Lonnie G. Thompson Byrd Polar Research Center The Ohio State University **54.02** MODIS NASA **54.11b** Randall J. Schaetzl, Michigan State University **54.11a** Richard Hartnup/Wikipedia Comons **54.12a** U.S. Forest Service, Northern Research Station

Capítulo 55

Apertura Micheline Pelletier/Corbis Bettmann **55.01b** Institute of Hydrobiology, Wuhan, China/The New York Times **55.01a** Tom & Pat Lesson/DRK Photo **55.02** Edward S. Ross, California Academy of Sciences **55.03a** Carr Clifton/Minden Pictures **55.03b** Kevin W. Fitz All

Species Photography & Sound **55.04b** tomado de: Fig1C en Nature Vol 436 agosto 18, 2005 p. 1016 «Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat». C. David L. Orne et al. **55.04a** De Fig 1A en Nature Vol 436 agosto 18, 2005 page 1016 «Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat». C. David L. Orne et al. **55.05I** Fred Bruemmer/DRK Photo **55.07a** John Mitchell/Photo Researchers, Inc. **55.07b** Gary Braasch Gary Braasch Photography **55.07c** David Dennis/Animals Animals Earth Scenes **55.09** Jim Wark/Airphoto **55.08** Martin Harvey/Alamy **55.10a** Jacques Jangoux/Peter Arnold, Inc. **55.10bID** NASA/Goddard Space Flight Center

BioHabilidades

BH7.02 Reproducido con autorización de J.P. Ferris et al., Synthesis of long prebiotic oligomers on mineral surfaces. Nature 381:59-61 (1996), Fig. 2. Copyright (c) 1996 Macmillan Magazines Limited. Imagen por cortesía de James P. Ferris, Rensselaer Polytechnic Institute **BH8.01aI** Fotografía por cortesía de Peter M. O'Day, Juan Bacigalupo, Joan E. Haab, y Cecilia Vergara. The Journal of Neuroscience, octubre 1, 2000. 20(19): 7193-7198, Fig. 1C. (c) 2004 por the Society for Neuroscience **BH8-01bD** Dennis Kunkel/Phototake NYC **BH8.02aSI** Michael W. Davidson/Florida State University/Molecular Expressions **BH8.02bSD** Michael W. Davidson/Florida State University/Molecular Expressions; **IS8.03I** Rosalind Franklin/Photo Researchers, Inc.

CRÉDITOS DE LAS ILUSTRACIONES

1.12 Datos de J.J. Tewksbury y G.P. Nabhan. Seed dispersal direct deterrence por capsaicin in chilies. 2001. *Nature* 412:403–404, Fig. 1a. Utilizado con autorización de Macmillan Publishers Ltd.

3.25a Datos de N.N. Nawani y B.P. Kapadnis. 2001. *Journal of Applied Microbiology* 90:803–808, Fig. 3. También datos de N.N. Nawani et al. 2002. *Journal of Applied Microbiology* 93:965–975, Fig. 7. Blackwell Publishing. **3.25b** Datos de T. Hansen et al. 2002. *FEMS Microbiology Letters* 216:249–253, Fig. 1. Blackwell Publishing.

6.25a PDB Document Object Identifier (DOI):10.2210/pdb1J4N/pdb. **6.25b** PDB DOI:10.2210/pdb1ORS/pdb y PDB DOI:10.2210/pdb1ORQ/pdb.

7.4 PDB DOI:10.2210/pdb2AW4/pdb y PDB DOI:10.2210/pdb2AVY/pdb.

8.10b De *Molecular Biology of the Cell*, 4.ª ed., Fig. 19.5. © 2002 por Bruce Alberts et al. Con autorización de Garland Science/Taylor & Francis, LLC.

9.2 PDB DOI:10.2210/pdb1ERK/pdb y PDB DOI:10.2210/pdb2ERK/pdb. **9.15** PDB DOI:10.2210/pdb1PFK/pdb. **9.25** Modificado de H. Wang y G. Oster. Energy transduction in the F_1 motor of ATP synthase. 1998. *Nature* 396:279–282, Fig. 1. Con autorización de Macmillan Publishers Ltd.

11.16 American Cancer Society's *Cancer Facts y Figures–2003*. Reimpreso con autorización.

16.2 Datos de S. Murakami et al. 2002. Science. 296:1285–1290. Fig. 2a. Utilizado con autorización de AAAS. **16.15** PDB DOI:10.2210/pdb2J00/pdb y PDB DOI:10.2210/pdb2J01/pdb.

17.18b PDB DOI:10.2210/pdb2ORI/pdb.

18.2b De B. Dorigo et al. 2004. *Science* 306:1571–1573, Fig. 1. Con autorización de AAAS. **18.15** PDB DOI:10.2210/pdb1TSR/pdb.

20.1 Datos de «Public collections of DNA y RNA reach 100 gigabases.» 2005. EMBL-EBI Press Release, Hixton. **20.10** De *Molecular Cell Biology, 5*/e por Harvey Lodish, et al. © 1986, 1990, 1995, 2000, 2004 por W. H Freeman y Company. Utilizado con autorización.

21.13 De S.B. Carroll. Homeotic genes y the evolution of arthropods y chordates (Review). 1995. Nature 376:479–485. Con autorización de Macmillan Publishers Ltd.

24.4b *Pakicetus* basado en J.G.M. Thewissen et al. 2001. *Nature* 413:277–281, Fig. 2. *Rhodocetus* basado en P.D. Gingerich et al. 2001. *Science* 293:2239–2242, Fig. 3. **24.13** Datos de P.T. Boag y P.R. Grant. 1981. *Science* 214:82-85. Con autorización de AAAS. **24.14** Modificado de P.R. Grant y B.R. Grant. 2001. *Science* 296:707–711, Fig. 1. Con autorización de AAAS.

25.6 Datos de S. Freeman y J. Herron, *Evolutionary Analysis*, 3e, Figs. 6.15a y 6.15c. © 2003 por Prentice-Hall, Inc. **25.7b** Datos de W.E. Kerr y S. Wright. 1954. *Evolution* 8:172–177. **25.11** Datos de M.O. Johnston. 1992. *Evolution* 46:688–702.

28.2 De G.L. Armstrong et al. 1999. *JAMA* 281:61–66, Fig. 1. © American Medical Association. Todos los derechos reservados. **28.5** Datos de M.T. Madigan y J.M. Martinko. 2006. *Brock Biology of Microorganisms*, 11e, Fig. 5.9.

34.12 De E.B. Daeschler et al. 2006. *Nature* 440:757–763, Fig. 6. También de N.H. Shubin et al. 2006. *Nature* 440:764–771, Fig. 4. Con autorización de Macmillan Publishers Ltd.

43.17 Datos de L.O. Schulz et al. 2006. *Diabetes Care* 29:1866–1871. © 2006 American Diabetes Association. Utilizado con autorización de The American Diabetes Association.

48.4 Datos de C.S.C. Price et al. Sperm competition between Drosophila males involves both displacement y incapacitation. 1999. *Nature* 400:449–452, Fig. 3c. Utilizado con autorización de Macmillan Publishers Ltd.

49.6a PDB DOI:10.2210/pdb1IGT/pdb. **49.6b** PDB DOI:10.2210/pdb1TCR/pdb. **49.7** PDB DOI:10.2210/pdb2VIR/pdb.

50.28 Datos de A.K. Knapp et al. 2002. *Science* 298:2202–2205, Figs. 1, 2a, y 3b.

51.22 Datos de J.L. Hoogland. 1983. *Animal Behavior* 31:472–479.

52.3 Modificado de C.K. Ghalambor y T.E. Martin. 2001. *Science* 292:494–497, Fig. 1c. Utilizado con autorización de AAAS. **52.7b** Datos de G.F. Gause. 1934. *The Struggle for Existence*. New York: Hafner Press. **52.9** Datos de M. Dodd et al. 1995. *Journal of Ecology* 83:277–285. **52.14b** Datos de T. Valverde y J. Silvertown. Variation in the demography of a woodland understorey herb (Primula vulgaris) along the forest regeneration cycle: Projection matrix analysis. 1998. *Journal of Ecology* 86:545–562. Blackwell Publishing.

53.4 Datos de G.F. Gause. 1934. *The Struggle for Existence*. New York: Hafner Press. 53.18 Datos de R.T. Paine. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. 1974. Oecologia 15:93-120. Con autorización de Springer Science Business Media. **53.19** Datos de R.T. Paine. 1974. *Oecologia* 15:93–120.

54.4 Datos de A. Tsuda et al. 2003. *Science* 300:958–961. **54.18** Datos de *BP Statistical Review of World Energy 2007*, pp. 6–21. **54.19a** Datos de G. Beaugrand et al. 2002. *Science* 296:1692–1694. **54.19b** Datos de N.L. Bradley et al. 1999. *Proceedings of the National Academy of Science* 96:9701–9704.

55.4a,b C.D.L. Orme et al. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. 2005. *Nature* 436:1016-1019. Reimpreso con autorización de Macmillan Publishers Ltd. **55.4c** N. Myers et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. 2000. *Nature* 403:853–858, Fig. 1. Reimpreso con autorización de Macmillan Publishers Ltd. **55.6** O. Venter et al. 2006. *BioScience* 56:903–910, Fig. 2. Reproducido con autorización de American Institute of Biological Sciences via Copyright Clearance Center. **55.12** Datos de J.T. Hogg et al. 2006. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1491–1499, Fig.1. © Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Additional unpublished from J.T. Hogg. **55.16** Datos de E.I. Damschen et al. 2006. *Science* 313:1284–1286, Fig. 2b. Utilizado con autorización de AAAS.

Índice analítico

Las páginas en negrita corresponden a términos que aparecen en el glosario; la letra *"t"* en cursiva que acompaña al número de página indica que es una tabla, y la letra *"f"* que se refiere a una figura.

A

A. africanus, 765*t*
A. maritimus peninsulae, 530
A. thaliana, 631
ABA, 875, 879
Abdomen, 731
Abejarucos, 1152*f*
Abejas, tipos de danzas, 1163*f*
Aberturas braquiales faríngeas, **418-419**
Abetos, 660
Abióticos, 1127
  en ecosistemas, **1127**
Abomaso, 968
Abomasum, 968*f*
Abscisión, **874**
Absorción, **963-973**
  de la tierra, 583*f*
  de nutrientes, 844
  y pérdida de agua, 826
Abundantia, 584
Acanthocephala, 690*t*
Acción de las hormonas, 1065*f*
Aceites, **103**
Acelomado, 693, 693*f*, 716
Acervo génico, **504**
Acetaldehídos, 193*f*
Acetilación, **373**
Acetil-CoA, **182**, 183*f*, 195*f*
Acetilcolina (ACh), **1049**, 1020*t*
Ácido(s), **29**
  abscísico (ABA), **875**, 883*t*
  carboxílicos, 40*t*
  clorhídrico, 967*f*
  desoxirribonucleico, **69**
  gamma-aminobutírico (GABA), 1020*t*
  graso, 92*f*, **96**, 97*f*, 195*f*
  graso insaturado, 102*f*
  graso saturado, 102*f*
  grasos unidos a una proteína, 970
  nucleicos, **68**
  nucleicos y RNA, 67
  orgánico, 218*f*
  ribonucleico, **69**
  salicílico (SA), **886**
  salicílico y RH, 886
  úrico, **942**
Aclimatación, 496, 916
Acoelomorpha, 690*t*, 709
Acoplamiento energético, **172**
Acrosoma, **452**, 452*f*
ACTH, **1069**
Actina, 142*t*, 143*f*, **1047**, 1049*f*, 1050*f*
Actinistia, 756
Actinobacterias, 10*f*
Actinomycetes, 570*t*
Actinopterigios, 756
Actinopterygii, 426
Activación
  de la célula B y secreción de anticuerpos, 1118
  de los linfocitos, 1109
  eléctrica del corazón, 1000
  eléctrica secuencial, 1001*f*
Activadores de la transcripción (STAT), 383
Actividad, 1026*f*
  muscular, 985*f*
  sexual cíclica o estacional, 1064
Acuaporinas, 111, 949
Adaptación(es), **5**, 637, 719, 914, 916, 942
  de movilidad, 719
  nutricionales de las plantas, 851
  reproductivas, 721
  y aclimatación, 916
  y carreras armamentísticas, 1205
Adecuación, 491
  darwiniana, 491
Adenilil ciclasa, **362**
Adenina, 68*f*, 72*f*, 171*f*, 177*f*
Adenosín
  difosfato (ADP), **171**
  monofosfato cílico, 165*t*
  trifosfato (ATP), 91, **170**
ADH, 1065
Adhesión, **27**, 821
  selectiva, **158**
Adiantum, 535, 536
Adipocitos, **1062**
ADP, 166*f*, **171**, 180*f*
Adquisición de la estatura adulta completa, 1064
Adrenalina, 1057*f*, **1061**, 1074*f*, 1075*f*
Aero-, 191
Aeróbico, **191**, 571
Aerobios facultativos, **194**
Aeropyrum, 10*f*
Áfidos, 689*f*, 831*f*
Agalla, **410**
Agar, **576**
Aglutinación, **1119**
Agotamiento de los recursos naturales, 1250*f*
Agricultura sostenible, **843**
Agrobacterium, 410, 411
Agrobacterium tumefaciens, 410
Agrupación de nuevos viriones, 780
Agua(s), 22*f*, 23*f*, 91*f*, 99*f*, 171*f*, 175*f*, 806*f*, 819*f*, 820*f*, 821*f*, 827, 944, 948*f*, 951*f*, 979, 981, 983*f*
  dulce, 941*f*
  líquida, 45*f*
  metabólica, **913**
  salada, 941*f*
  subterráneas, **1234**
  y carbono: base química de la vida, 18
Aire, 979, 985*f*, 987*f*
Aislamiento
  postcigótico, **527**
  precigótico, **527**

reproductivo, 535*f*
y caracterización de la auxina, 863
y divergencia en alopatría, 531
y divergencia en simpatría, 533
Alanina, 47*t*
Albumen, **749**
Albúmina, **997**
Albura, **809**
Alcoholes, 40*t*
Aldehídos, 40*t*
Aldosa, 83*f*
Aldosterona, **953**
Alelismo múltiple, 282, 286*t*
Alelo(s), **245**, 254, 269, 406, 493*f*
egoístas, 498*f*
de una enfermedad, 403*f*
Algas
marrones, 10*f*, 155*f*, 610*f*, 620
rojas, 10*f*, 155*f*, 610*f*, 622
verdes, 10*f*, 155*f*, 482*f*, 497*f*, 497*f*, 610*f*, 631*f*, 641*f*, 650, 652, 652*f*
verdes parafiléticas, 651*f*
Algin, 620
Alimentación, 699, 715, 745
animal, 699
por absorción, 609
por filtración, **699**
por ingestión, 607
Alimentadores en masa, 962
Alimentos, 958, 965*f*
Aliso, 1216*f*
Allomyces, 678
Almacén, 201*f*
Almacenamiento de esperma, 1086
Almeja, 87*t*, 725, 995*f*
Almidón, 85, 175, 195*f*, 218, 218*f*
Alolactosa, 357
Alopatría, **531**
Alopoliploides, 535
Alopoliploidía, **536**, 536*f*
Alpine skypilot, 903
Alta permeabilidad, 102*f*
Alternancia de generaciones, **613**, 640, 894, 895*f*
Alternative splicing, 426
Altruismo, **1168**
recíproco, **1170**
Aluminio, 20*f*
Alveolata, 600*t*, 605*f*
Alveolos, **985**, 985*f*
Amarre, 984*f*
Ambiente seco, 653*f*
Ameba, **602**, 602*f*
Amenazas a la biodiversidad, 1249, 1250
AMF, 846
en las paredes celulares de las plantas, 683*f*
Amilasa(s), **92**, 877, 965
pancreática, 971*t*
salivar, 971*t*
Amiloplastos, **871**, 871*f*
Aminoácidos, **46**, 195*f*, 340*f*, 1113*f*, 1115*f*
esenciales, **959**
sobre los tRNA, 340*f*
y codones de mRNA, 339*f*
y polimerización, 46
Aminoacil-tRNA, **339**
sintetasas, **339**, 340*f*
Aminos, 40*t*
Ammodramus maritimus, *530*
Ammodramus maritimus nigrescens, 530
Amnios, **749**, 1098
Amniotas, **743**
Amoebozoa, 600*t*, 605*f*, 622
Amoniaco, 22*f*, 23*f*, **942**
Amortiguador, **993**
AMP cíclico (cAMP), **362**, 363*f*, 1075
Anabolismo, 194
Anádromos, **755**, 940
Anaeróbico, **191**, 571
Anafase, **229**, 229*f*, 251*f*
Análisis
de las fases del ciclo de replicación, 775
de los cambios en la tasa de crecimiento de poblaciones humanas, 1189
de los rasgos morfológicos, 668, 773
de una zona híbrida, 539*f*
de viabilidad poblacional (PVA), **1193**
del cambio en las frecuencias de los alelos, 504
del flujo de energía, 1229
del potencial de acción, 1013
e ingeniería genética, 389
genético, **355**
morfológico comparativo, 690
Anatomía, **914**
de una neurona, 1007
del sistema urinario humano, 946*f*
del tracto reproductor del hombre, 1087*f*
funcional del CNS, 1023
Andrógenos, **1092**
Andropogon gerardii, 794
Anélidos, 545*f*, 713*f*, **724**
Anemia falciforme, 348*f*
Anémonas, 708
Anetra, 645*f*
Aneuploides, 261
Aneuploidía, **349**
Anfibios, **757**, 757*f*
Anfipático, **99**
Angiospermas, **632**, 649, 661, 895*f*, 900*f*
Ángulo medio de incidencia de rayos, 1139*f*
Anhidrasa carbónica, **967**, 992
Animales, 7*f*, 10*f*, 155*f*, 553*f*, **688**, 925*f*
pequeños de Ediacara, 555*f*
pequeños y tasas metabólicas, 923*f*
protóstomos, 712
Animalia, 697*f*
Anión(es), **22**
orgánicos, 1009
Aniridia, 487, 488
Annelida, 690*t*
Ano, **694**, 963*f*
Anoftalmia, 487, 488
Anolis carolinensis, 1159, 1161
Anolis verdes, 559, 559*f*, 1159
actividad sexual, 1159
Anoxigénico, **210**, 581
Antena, **729**
Anteras, **899**
Anteridio, **640**
Anterior, **440**
Anthocerophyta, 632
Anthophyta, 632, 661
Anthropoidea, 763*f*
Antibiótico, **88**, 569
Anticodón, **341**
Anticuerpo(s), **158**, 775, 375, 777*f*, 993*t*, 1108, 1112*f*
con secuencias de aminoácidos únicas, 1115*f*
Antidiuresis, 953
Antígeno, **775**, 1105
receptores de células B, anticuerpos y receptores de células T, 1112*f*
Antiportador, **832**, 848, 848*f*
Antivírico, **775**
Antocerotas, 654*f*
Antropoide, **762**
Aorta, **995**, 999*f*
Aparato
circulatorio, 979, 994, 1003*f*
circulatorio abierto, 979
circulatorio cerrado, 979
circulatorio humano, 1000*f*
de golgi, 123*f*, **125**, 132*t*, 137*f*, 803*f*
linfático, 996
respiratorio, 979
respiratorio y circulatorio, 979
Apareamiento
aleatorio, 506
de bases, 330*f*
de Watson-Crick, **73**
no aleatorio, 518
Apex, 470
Apical, **919**
Apicomplejos, 10*f*, 155*f*

Apicomplexa, 610*f*, 617
Aplicación de los modelos, 1180
Aplysia californica, 1026
Aplysia, 1026, 1026*f*, 1027, 1071
Apomixis, **896**
Apoplasto, **819**
Apoptosis, **236**
Aporte de energía, 173*f*
Apoyo experimental "un gen, una enzima", 318*f*
Aprendizaje, **1025**, 1026*f*, 1027*f*, 1150, 1155
Aptitud, 491, 496
  en humanos, 520*f*
Aquaporina, **973**
Arabidopsis thaliana, 205, 418, 421, 426, 468, 468*f*, 630, 631, 833, 848, 861, 872, 897, 898, 1177
Arabidopsis, 468, 470, 471, 472, 472*f*, 475, 476, 476*f*, 631, 870, 885, 897, 833, 848, 1178
Árbol(es)
  de la vida, **6**, 497*f*, 577
  filogenético, **9**, 543
  universal, 577
Arbuscular, 675
Archaea, 10, 155*f*, 326, 566, 577*f*, 605*f*
Archaeoglobus, 10*f*
Archaeopteryx, 550
Arco branquial, **745**
Áreas de estudio de la Ecología, 1126
Arginina, 47*t*, 317*f*
Argón, 20*f*
Aristóteles, 482*f*
Arqueas, 122*t*, 497*f*, **573**, 583*f*, 584, 589
  monofiléticas, 589*f*
Arquegonio, **640**
Arrecifes coralinos, **1132**
Arroz, 412*f*
  como planta diana, 410
  dorado, 409, 411*f*, 412*f*
Arteria(s), **994**, 996*f*
  pulmonar, **999**, 999*f*
Arteriola, **995**
Arthrobacter, 586
Arthrobotrys, 1149
Articulación, **1045**
Artiodáctilos, 547*f*
Artrópodos, 545*f*, 713*f*, **717**, 729
  y moluscos, 717*f*
Asa de Henle, **949**, 950*f*, 951, 951*f*, 952*f*, 954*t*
-asa, 60
Ascaris, 223, 244
Asci, **670**
Ascidias, 753*f*
Ascocarpo, **685**
Ascomicete, **670**, 685*f*
Ascomycota
  formadores de liquen, 684
  hongos en saco, 684
  no formadores de líquenes, 685
Ascus, 670
Asimetría, 693*f*
Asparragina, 47*t*
Aspartato, 47*t*
Aspectos
  del continuo de la historia de vida, 1177*f*
  únicos del ciclo vital de los hongos, 677
Aspergillus, 685
Asterias amurensis, 1083
Asteroidea, 752
Astrágalo, 547*f*
Atmósfera, 980*f*
  de oxígeno, 552*f*
Átomo de oxígeno, 36*f*
ATP, **170**, 171*f*, 180*f*
  sintasa, **191**
Atrio, 997
  derecho, 999*f*
  izquierdo, 999*f*
Atropina, 630*t*
Aumento de la entropía, 34*f*
Ausencia, 240, 355
Australopithecus afarensis, 765*t*
Australopithecus, 764
Autocrino, **1055**
Autofagia, 127*f*, **128**
Autofecundación, **257**, 266, 282*f*
Autofertilización, 893
Autoincompatible, **902**
Autoinmunidad, **1114**
Autopolinización, 267*f*
Autopoliploides, 535
Autopoliploidía, **535**
Autorradiografía, **71**
Autosoma(s), **244**, 246*t*, 278
Autótrofo(s), **198**, 580, 1223
Auxein, 863
Auxina, 162*t*, **472**, 871, 873, 883*t*
  como hormonas fototrópicas, 862
  relativa, 876*f*
  y citoquinina, 876*f*
  y etileno, 882*f*
Aves, 545*f*, 762
Avispas, 888
Avr, 885
Axón, **1008**
Axonema, **146**
Ayuste alternativo, 381, 381*f*, 384, 426
Ayustosomas, 381
Azor de Cooper, 1226*f*
Azúcar(es), 35*f*, 68*f*, 69, 195*f*, 828*f*
  de 5 carbonos, 68*f*
  como monómeros, 83
Azufre, 20*f*

B

Babosa, **602**, 726
Bacillus brevis, 110
Bacillus thuringiensis, 585
Bacter, 584
Bacteria(s), **10**, 122*t*, 155*f*, 326, 332*f*, 337*t*, 343*f*, 352, 383, 497*f*, 566, 573, 577*f*, 583*f*, 584
  fijadora del nitrógeno, 849*f*
  Gram negativas, 579*f*
  nitrificadoras, 580*t*
  y arqueas, 566
Bacteriófago, **769**
Bacteriorrodopsina, 189*f*
Báculo, **1088**
Balanus balanoides, 1200
Ballenas, 545*f*
  barbudas, 698*f*
  e hipopótamos, 547*f*
Banda de Caspary, **820**
Barorreceptores, **1003**
Barreras de entrada, 1105
Basal, **470**
Base(s), **29**
  nitrogenadas, 68*f*, 69*f*, 76*f*
Basidia, **670**
Basidiomycota (hongos en garrote), 683
Basolateral, **919**
Bastón(es), **1039**, 1039*f*
Bayas, 14*f*
Bazo, **1109**
Beagle, 486
Beggiatoa, 580*t*
Benillio, 20*f*
Bénticas, 707
Biblioteca
  de cDNA, **393**, 394*f*
  de DNA, **393**
  DNA complementario (cDNA), 393*f*
  genómica, **393**
Bicapa (s)
  de fosfolípidos, 99, 102*f*
  lipídica, **99**, 99*f*, 105*f*
  planas, 100*f*
Bicoid, 453
Bilateria, 694, 697*f*
Bilis, **970**
Bindina, 455
Bio, 605

Biodiversidad, **1244**, 1250
análisis, 1245
medida, 1245
y productividad, 1256
Biogeografía, **531**, 1143
Bioinformática, **417**
Biología, 1
conservacionista, 1244
de la conservación, **1127**
y el árbol de la vida, 1
Bioluminiscencia, **618**
Bioma, **1133**
desértico, 1145*f*
Biomasa, **1134**, 1225, 1253
terrestre, 1134
Biorremediación, **570**
Biotecnología, **390**
arroz dorado, 409
en la agricultura, 409
Biótico, **1127**
Bípedo, **763**
Bivalvos, **725**
Blastocele, **460**
Blastocisto, **459**
Blastómeros, **457**
Blastoporo, **460**
Blástula, **457**
Boca, 963*f*
de célula, 608*f*
Bolsa
branquial, 488*f*
muscular, 966*f*
Bomba(s), **115**, 832
de presión de raíz, 825
de protones, **833**, 845, 865
de sodio-potasio, **115**, 938
eléctrica, 178*f*
Boro, 20*f*, 839*t*
Bosque
boreal, 1138*f*
de Hubbard Brook, 1229*f*
templado, 1137*f*
Bóveda, **1135**
Branquias, **725**, 740, 941*f*, 982, 995*f*, 998*f*
de los peces, 983*f*
externas, 983*f*
internas, 983*f*
Brasinosteroides, 162*t*, 883*t*
Brassica, 852
Brassicaceae, 631
Brazo
aferente, 1022
eferente, 1022
Brevis, 110
Briofitas, **655**
Briophyta, 653
Bromus tectorum, 1144, 1144*f*, 1145
Bronquiolos, **985**, 985*f*
Bronquios, **985**, 985*f*
Bryophyta, 632
Bulbo(s), **894**, 896*f*
olfativo, **1044**
olfativo del cerebro, 1044*f*
raquídeo, **741**

C

C elegans, 713
C trachomatis, 420
Caballos, 700*f*
Cabeza, 143*f*, 145*f*, 731
polar, 98*f*
Cactus, 797*f*
alimenticias, 1126
Cadena(s)
alimenticia, **597**, 1126
alimenticia de pastoreo, **1226**
alimenticia de saprofitos, **1226**
de hidrocarburo, 97*f*
de los seres propuesta por Aristóteles, 482*f*
de transporte de electrones (ETC), **176**, 210*f*, 581*f*
lateral, 46*f*, 50*f*
ligera, **1111**, 1113*f*
montañosas, 1141*f*
pesada, **1111**
trófica, **1226**, 1227*f*
Cadherina, **160**
Caecilias, 757
Caenorhabditis, 1151
Caenorhabditis elegans, 418, 421, 426, 713
Caimanes, 761, 761*f*
Caja
–35, 331
TATA, **334**
Calamares, 727
Calcio, 839*t*, 958*t*
Cálculo del potencial hídrico, 815
Caldo prebiótico, 44
Calentamiento global, **1238**, 1239*f*
Calidad del producto consumido, 410
Caliptra, 800*f*, 801
Cáliz, **897**
Callo, **805**, 876
Calor, **32**, 45*f*, 206*f*, 927
de vaporización, **29**
específico, **28**, 1141
Caloría, **959**
CAM, 217
Cámara, 1037
Camarón antártico, 698*f*
Cambio
climático, 1139
de Bohr, 991
de energía libre de Gibbs, **34**
en la productividad, 1240
en los genes, 474*f*
Cámbium, **807**
suberoso, 808, 809*t*
vascular, **808**
Canal(es), 832, 940
de calcio, 1033*f*
de goteo, 1010
de potasio, **1014**, 1015*f*
de potasio unidos por filamentos, 1033*f*
de sodio, 1014
dependientes de ligando, 1020
dependientes de voltaje, 1013, 1014
individuales, 1015*f*
iónico, **111**, 1009, 1015*f*
regulados, **113**
únicos, 1014
Cáncer, **237**
división celular fuera de control, 237
Cannabis sativa, 899
Canto de los pájaros, 1155
Capacidad de carga, **1178**
Capas
de aleurona, 877
electrónicas, 20
germen, 691
germinativas, **460**
Caperuza **59**, 336, 337*f*
Capilar(es), **924**, 983*f*, 985*f*, 994, 996*f*
Capilaridad, **821**, 821*f*
Cápside, **773**
Cápsula de Bowman, **947**, 954*t*
Cara
cis del aparato de golgi, 137*f*
trans del aparato de golgi, 137*f*
Caracol, 700*f*, 726, 1034*f*, 1035
terrestres, 700*f*
Carapacho, 734
Carbono, 19*f*, 20*f*, 38, 214, 839*t*
Carboxipeptidasa, 971*t*
Carcinógenos químicos, **385**
Cardiospermum halicacabum, 534
Carencias de color, 1041*f*
Carga del floema, 831
Cariogamia, **677**
Cariotipado espectral, 252
Cariotipo, **245**
Carnívoro(s), **628**, 701, 852, 1223
Carofíceas, 652, 652*f*
Caroteno, 202*f*
Carotenoides, 202*f*, **203**
Carpelo(s), **469**, 476, 645*f*, 646, 896*f*, 899

Cartílago, **741**, 917, 1045
Cascada
de activación de enzimas, 970*f*
de fosforilación, **166**, 858
Caso histórico
danza de la abeja, 1163
Glacier Bay, Alaska, 1214
Castores, 1205*f*
Catabolismo, 194
Catálisis, **44**, 58
Catalizador, **59**
Catalizar, 44
Catecolaminas, **1071**
Catión, **22**, 843*f*
Cavidad
corporal estanca, 693*f*
nasal, 1043*f*
torácica, 986*f*
Caza, 1252*f*
CD4, **776**, 777*f*, 1116
CD8, **1116**
Cdk, **235**
cDNA, **391**, 394*f*, 779
Cefalización, 692
Cefalocordados, **740**, 754
Cefalópodos, **725**, 727
Celacantos, 756
Celoma, **693**, 714, 715*f*
Celomados, **693**, 693*f*, 629*f*
Célula(s), **2**, 3*f*, 200*f*, 321*f*, 612*f*, 1120
adyacentes, 157*f*
B, **1110**, 1118, 1119
basal, 905*f*
bipolar, **1040**
caliciforme, **966**
cerebrales de ratas, 1100*f*
coanoflagelada, 698*f*
conductoras, 806*f*
conductoras de agua, 806*f*
corticales, 850*f*
de aleurona tratadas con giberelina, 878*f*
de alimentación de la esponja, 698*f*
de colénquima, **805**, 805*f*
de contacto, 806*f*, 807, 828
de *E.coli* y lactosa, 357*f*
de esclerénquima, 805, 805*f*
de guardia, 637, 803
de Hadley, 1140, 1140*f*
de hoja de planta, 131*f*
de la vaina, 216, 828
de los somitas, 463*f*
de páncreas animal, 131*f*
de parénquima, 804
de raíz de planta, 131*f*
de respuesta, 862*f*
de Schwann, **1016**
de testículo animal, 131*f*
de traspaso, 640
del gusto, 1043*f*
del mesófilo, 216
del páncreas, 1059*f*
del parénquima
dendríticas, **1116**, 1117*f*
diana, 1058*f*
dinámica, 131
efectora, 1007*f*, 1056*f*
endocrina, 1056*f*
endoteliales, 996*f*
epidérmicas, 804*f*
epiteliales, 919*f*, 973*f*
estructura, 929*f*
ganglionares, **1037**
germinales, **475**, 1082
Gram negativas, 579*f*
Gram positivas, 579*f*
Gram positivas moradas, 579*f*
huésped, **769**
huevo, 893, 904*f*
humanas, 406
madre, 645*f*, 905*f*
marcapasos, 1000
memoria, **1121**
neurosecretoras, **1070**
normales, 238*f*
oclusivas, **215**, 879
parietales, **966**, 967*f*
pilosa, **1033**, 1033*f*, 1035*f*
receptoras, 1031*f*
receptoras de la nariz, 1044*f*
sencillas, 482*f*
sensoriales, 862*f*, 871*f*
somáticas, **222**, 310
suberosas, 809
T, **1110**
T activadas, 1117*f*
T CD4+, 1119
T CD8+, 1119
T citotóxicas, **1117**
T colaboradoras, 1117, 1118
tricomas y protección, 804*f*
Celulosa, **86**, 87*t*, 676
Cenocítico, **669**
Centrifugación diferencial, **131**
Centriolo(s), 123*f*, **144**, 228*f*, 231*t*, 453
Centro
de reacción, **206**, 206*f*
organizador de microtúbulos, **144**, 231*t*
Centrómero, **227**, 231*t*, 246, 247*f*
Centrosoma, **144**, 144*f*, 228, 228*f*, 231*t*
Cepa, **296**
R, 296*f*
S, 296*f*
Ceras, **103**
de abejas, 103*f*
Cereales, 629*f*
Cerebelo, **741**, 1024
Cerebro, **741**, 1007*f*, 1026*f*, 1043*f*
humano, 1024*f*
Cérvix, 1089, 1089*f*
Cetoglutarato, 184*f*
Cetonas, 40*t*
Cetosa, 83*f*
Chaetognatha, 690*t*
Chaperonas moleculares, **57**, 346
Charaphyceae, 631, 635, 652
Chicles
no picantes, 14*f*
picantes, 14*f*
Chimpancé, 245*t*
Chinches del jaboncillo, 534*f*
Chlamydia, 587, 784
Chlamydia trachomatis, 420, 587
Chlamydiae, 587
Chlamydiales, 570*t*
Chlamydomonas reinhardii, 631
Chlorarachniophytes, 610*f*
Chondrus, 755
Chopas criolla, 1165*f*
Chromalveolata, 601*f*
Chthamalus, 1200
Chthamalus stellatus, 1199
Chytriodiomycotas, 681
Cianobacterias, 10*f*, **571**
Cícadas, 658, 658*f*
Cíclido, 962*f*
Ciclina(s), **235**, 239*f*
Ciclo
biogeoquímico, **1230**
biogeoquímicos en los ecosistemas, 1231
biogeoquímicos globales, 1232
biológicos, 1230
cardiaco, **999**, 1000, 1001*f*
cardiaco celular, 222
cardiaco de Krebs, 183
cardiaco del nitrógeno, 572
cardiaco menstrual, 1095*f*
celular, **225**, 233
de Calvin, **213**, 200*f*, 218*f*
de Krebs, **176**, 177*f*, 195*f*
de la vida, 248, 251*t*, 602
de vida entre protistas, 613*f*
del carbono, 666
global del agua, **1234**, 1234*f*
global del carbono, **598**, 1234, 1234*f*
global del nitrógeno, **1235**, 1236*f*
lisogénico, 774*f*, **775**
lítico, **774**, 774*f*

menstrual, **1092**
poblacionales, **1185**
sincrónico, 1184*f*
vitales y gametofitos, 642*f*
Ciego, **968**
Ciénaga, **1130**
Cigomicetes, 682*f*
Cigoto, **247**, 454, 893, 895*f*, 905*f*, 1083
Ciliados, 10*f*, 155*f*
Ciliata, 610*f*, 618
Cilios, **146**, 608*f*
Cinc, 839*t*
Cinesina, 145, 145*f*
Cinetocoro, 228*f*, **229**, 231*t*
Cinocilio, 1033, 1033*f*
Circulación, 979*f*
pulmonar, **998**
sistémica, **998**
Cisteína, 47*t*
Cisternas, **125**, 126*f*
Citocinas, 1055
Citocinesis, **143**, 223, 229*f*, 249
en animales, 229*f*
en plantas, 229*f*
Citocromo c, **190**
Citoesqueleto, **122**, 122*t*, 130, 132*t*
dinámico, 141
Citoplasma, **120**, 120*f*, 134*f*, 135*f*, 151*f*, 192*f*, 820*f*
Citoquinas, **1107**
y quimioquinas, 1108*t*
Citoquininas, **874**, 876*f*, 883*t*
efectos en el ciclo celular, 875*f*
y división celular, 874
Citosina, 68*f*, 72*f*
Citosol, **124**, 139*f*, 140*f*
de la rizobia, 851*f*
Citrato, 184*f*
Clado(s), **529**, 544
Clase, 7, 636
Clima, **1133**
y consecuencias del cambio climático, 1139
Clímax, 1216*f*
Clítoris, **1088**, 1089*f*
Clivaje, 694, 695*f*
espiral, 694
radial, 694
Cloaca, **1083**, 1088*f*
Clon(es), **254**, 894
Clonación, **1080**
del DNA, **391**
reacción en cadena de la polimerasa, 395
Cloro, 20*f*, 839*t*
Clorofila, 202*f*, **203**, 205, 210*f*
Cloroplasto(s), 123*f*, **129**, 129*f*, 132*t*, 200, 200*f*, 212*f*, 802, 803*f*
Cloruro sódico, 22*f*
Clostridiumm aceticum, 580*t*
Cnidaria, 690*t*, 691*f*
Cnidarios, 691*f*, 713*f*
Cnidocito, **708**
CNS, 1007
Co_2, 116*f*
Coactivadores, **379**
Coanocitos, **696**
Cobre, 839*t*
Cóccix humano es un vestigio, 486*f*
Cóclea, 1034*f*, **1035**
humana, 1035*f*
Cocos nucifera, 1177
Codeína, 630*t*
Código
del triplete, 322
genético, **322**, 322*f*, 324*f*, 325*f*
Codominancia, **283**, 286*t*
Codón, **323**
de fin, 325
de inicio, **325**
de mRNA y aminoácidos, 339*f*
Coeficiente de parentesco, **1168**, 1169*f*
Coenzima(s), **61**
A (CoA), **182**, 183*f*
Q, **187**
Coevolución, **1197**
Cofactores, **61**
Cognición, **1157**
Cohesión, **27**, 821
Cohorte, **1174**
Cola, 136*f*, 204*f*, 337*f*
de caballo, 656
de poli(A), **336**
no polar, 98*f*
Colágeno, **153**, 153*f*
Colecistocinina, **970**, 1061
Colénquima, 807*t*
Coleochaetes, 651, 651*f*
Coleochaetophyceae, 631, 651
Coleópteros, 732*t*
Coleóptilo, **860**
Colesterol, 104*f*, 151*f*
Colonia, 698*f*, **706**
Colonización, 531
Color, 201*f*
de la flor, 267*f*
de la semilla, 267*f*
de la vaina, 267*f*
Combinantes, 278
Comensal, 672, 1105, 1197*f*
Comensalismo, **1197**, 1209*t*
Cómo actúan los animales, 1159
Comparación
de hemoglobinas, 991
de la transcripción en bacterias y eucariotas, 337*t*
de ratones y elefantes, 922
entre funciones de genes en distintos eucariotas, 426*f*
y contraste del control negativo de los operones *lac* y *trp*, 361*f*
Compartimento extracelular, 151*f*
Compensación, **498**
de adecuación, 498
de eficacia, 1176
entre supervivencia y reproducción, 1177*f*
Competencia, **1197**, 1199, 1199*f*, 1209*t*
asimétrica, **1198**
consuntiva, 1198
de choque, 1198
interespecífica, **1197**
intraespecífica, **1197**
por el predominio físico, 1198
por la prioridad, 1198
química, 1198
simétrica, **1198**
territorial, 1198
Complejidad, 384
Complejo(s)
antena, **206**
basal de la transcripción, **380**, 380*f*
de citocromos, 208*f*
del poro nuclear, **135**, 135*f*, 136, 148, 149
multimoleculares, 581*f*
principal de histocompatibilidad (MHC), 1116
proteico, 253*f*
sinaptonémico, **253**
Componentes del control negativo en el operón *lac*, 359*f*
Comportamiento, **1149**, 1239*f*
alimentario, 1152*f*
altruista, 1168
de autosacrificio, 498*f*
de huida de las polillas nocturnas, 1161
de los fitocromas, 867*f*
innato, **1151**
territorial, 1162*f*
Comprobación
de la hipótesis de Kuhn, 949
de las primeras hipótesis de la síntesis del DNA, 299
y extensión de la teoría cromosómica, 276
Compuestos defensivos, 1205*f*

Comunicación, **1161**, 1162
engañosa, 1165*f*
Comunidad, **1127**, 1196
clímax, **1210**
Concentración
de anticuerpos en sangre, 1122*f*
sanguínea de cortisol, 1070*f*
Concepto(s)
biológico de especie, **527**
de especie, 529*t*
filogenético de especie, **528**
morfológico de especie, **527**, 528
Concha, **606**
Condensación y licuación de la cromatina, 374*f*
Condicionamiento clásico, **1155**
e impronta, 1155
Condrictios, 755
Conducción, **926**
Conducto
auditivo, 1034*f*
deferentes, 1087
eyaculador, **1087**, 1087*f*
linfático, 997*f*
Coníferas, 660
Conjugación, **256**, 576
Conjunta, 34
Cono, **1039**, 1039*f*
axónico, **1021**
Consecuencias
de la meiosis, 254
del cambio climático, 1139
Conservación del suelo, 842
Consideraciones teóricas, 1213
Consumidor(es), **689**, 1223
primario, 598*f*, **1225**
secundario, **1226**
Consumo, 1201, 1209*t*
de petróleo, 1238*f*
Contaminación por nitratos, 572
Continuum, 22
Contracción(es)
coordinada del corazón, 1001*f*
del sarcómero, 1047*f*
musculares, 1049*f*
musculares cardiacas, 1002*f*
Control
de la expresión génica en bacterias, 352
de la expresión génica en eucariotas, 370
del ciclo celular, 233
genético en el desarrollo de las flores, 477*f*
hormonal y neuronal, 1159
negativo, 358, 360*f*
negativo de los operones *lac* y *trp*, 361*f*
negativo en el operón *lac*, 359*f*
positivo, 362
positivo sobre el operón *lac*, 363
positivo y negativo en las interacciones del operón *lac*: diagrama de flujo, 364*f*
postraduccional, **354**
postranscripcional, 380
social, 238
traduccional, **353**
transcripcional, **353**
Convección, **926**
COOH, 139*f*
Coordinación de las concentraciones musculares, 694*f*
Coral, 691*f*, 708
Corazón, **994**, 995*f*
humano, 999
tubular, 980*f*
Cordados, **462**, 545*f*, 713*f*, 740, 753, 754, 756, 757
Cordón umbilical, **1098**, 1100*f*
Córnea, **1037**
Corola, **899**
Corona, **722**
Corpúsculo(s)
renal, **947**
renal (cápsula de Bowman y glomérulos), 947, 954*t*
polares, 1082
Correceptor, **777**
Correlación genética, **498**
Corriente(s), 1015*f*, 1129, 1129*f*
ciliares, 607*f*
citoplasmática, 143
de agua, 1130*f*
eléctrica, **1009**
iónicas, 1013
Corte y empalme, **335**
Córtex, 819
Corteza, **802**, 809, 946
Cortisol, 1058*f*, **1061**, 1069*f*
Coste energético (cantidad de ATP requerida), 943*t*
Cotiledón(es), **471**, 649, 905*f*, 906
Cotransportadores, **832**, 939
Craneados, 754
Cráneo, **741**, 764
Crassa, 317
Crecimiento, 223
continuo, 1179
dependiente de la densidad, 1182*f*
discreto, 1179
exponencial, 1178, 1178*f*
hidropónico, **840**, 840*f*
indeterminado, **791**
logístico, 1178
logístico poblacional, **1180**, 1181*f*
poblacional, 1177
poblacional exponencial, **1178**
poblacional igual a cero (ZPG), **1189**
primario, **800**
secundario, **807**
Cresta(s), **129**, 129*f*, 182, 183*f*, 190*f*
de guisante, 284*f*
de rosa, 284*f*
Cribado genético, 317
Crisálida, 704*f*, 705
Crisomélidos, 1205*f*
Cristalografía por rayos X, **71**
Crocodilios, 761
Cro-Magnon, **765**
Cromátida(s), **227**, 231*t*
hermanas, **228**, 246, 246*t*, 247*f*, 253*f*
no hermanas, 246*t*, **249**, 253*f*
Cromatina, **227**, 231*t*, 248*f*, 371
niveles de estructura, 372*f*
Cromosoma(s), **120**, 120*f*, 123*f*, 134*f*, 223, 223*f*, 228*f*, 231*t*, 233*f*, 246*t*, 253*f*, 278, 425*f*
bacteriano artificial (BAC), **416**
homólogos, **245**, 246*t*
materno, **247**, 247*f*, 255*f*
no replicado, 246*t*
paterno, **247**, 247*f*
replicado, 246*t*, 247*f*
sexual, **244**, 246*t*
X, 277*f*
Cronograma de la vida, 550
Crótalos y radiación infrarroja, 1041*f*
Cruce
dihíbrido, 272
monohíbrido, 270
recíproco, 269
Crustáceos, **734**
Cruzamiento de prueba, 272
Ctenóforos, 691*f*
Ctenophora, 690*t*, 691*f*, 709
Cubierta(s)
exteriores duras de los protistas, 606*f*
seminal, 905, 905*f*
Cuchilla, 109*f*
Cuello
de botella genético, **514**
de botella la deriva, 514
Cuencas, **1232**
Cuerda nerviosa, 740
Cuerpo
amarillo, 278*f*
basal, **146**
calloso, **1024**
celular, **1008**, 1008*f*
fructífero, **587**, 602, 602*f*
gris, 278*f*

lúteo, **1093**
primario de la planta, 801*f*
Cuervos de Nueva Caledonia, 1157*f*
Cuidado paterno, 750*f*
Cuitlacoche, 14*f*
Cultivo, **297**
de enriquecimiento, **573**
de suspensión, **576**
de tejidos, 876*f*
Curación de heridas, 223
Curva
de equilibrio oxígeno-hemoglobina, **990**, 1099
de supervivencia, **1175**, 1175*f*
Cutícula, **633**, 637*f*, 715, 803, 942
Cyanobacteria, 580*t*
Cycadophyta, 632, 658
Cyclotella meneghiniana, 613
Cyto, 874

D

D. discoideum, 602
D. melanogaster, 713
Daño al DNA, 312*f*
Danza de la abeja, 1163
Daphnia, 259, 1080, 1081, 1081*f*, 1082
Dardos de amor, 1090
Datos filogenéticos, 605*f*
Declive social, 1250*f*
Defensa(s), 44
constitutivas, **1202**
inducibles, **1203**
Deforestación, 1233*f*
Degradación de la lignina, 676
Deletéreo, **348**
Delfines, 545*f*
Demografía, **1174**
Dendrita, **1008**
Dendroica occidentalis, 1145
Dendroica townsendi, 1145
Densidad de población, **1178**
Dependiente de la densidad, **1178**
Depositívoros, 700
Depósitos, **1230**
Depredación, **1202**
angular, 1212*f*
Depredadores, **701**
Depresión endogámica, 519*f*
Deriva
continental, 533*f*
genética, **503**, 511, 511*t*, 512*f*, 517*f*
genética en poblaciones pequeñas, 513*f*
genética, frecuencia de los alelos, 505
Derm, 691
Desadaptativo, 215
Desarrollo
animal, 451
de la descendencia, 1089
de las plantas, 467
embrionario temprano, 1064
reproductivo, 475
sostenible, 1256
vegetativo, 473
Descarga del floema, 834, 834*f*
Descendencia, 521*f*
con modificaciones, **484**
Descendente, 832
Descomposicicón por la acción de bacterias, arqueas y hongos, 583*f*
Descubrimiento
de la recombinación genética, 1113
de las células B y las células T, 1110
de las regiones no codificantes del DNA, 335*f*
de los fotosistemas I y II, 207
de los receptores de las células B y las células T, 1111
del rubisco, 215
Desenlaces del contacto secundario, 541*f*
Desmosomas, **157**
Desnaturalización, **56**
Desnitrificación por la acción de bacterias y arqueas, 583*f*
Desoxi, 69
Desoxirribonucleótidos, **69**
trifosfato, **303**
Desoxirribosa, 68*f*
Desplazamiento, 702, 746
de carácter, **1201**
mediante cilios, 612*f*
mediante flagelos, 612*f*
Despolarización, **1012**, 1013, 1014, 1031, 1031*f*
Destrucción de hábitats, **1252**
Determinación, **464**
Determinantes citoplasmáticos, **453**
Detritívoros, **701**, 728
Detritos, **609**, 1226, 1231*f*
Detritus, 1129
Deuteróstomos, **694**, 695*f*, 737
Diabetes mellitus de tipo II
incidencia, 975*f*
obesidad, 975*f*
Diabetes, 953
insípida, **953**
mellitus, **973**
Diabetic, 1066
Diacilglicerol, 165*t*
Diafragma, **986**
Diástole, **999**
Diatomeas, 10*f*, 155*f*, 610*f*, 619
Diblásticos, 691
Dicotiledóneas, **649**, 649*f*
Dictyostelium, 602
Dictyostelium discoideum, 602, 607, 611
Diencéfalo, **1024**
Diferenciación de nichos, **1200**, 1201
Diferencias de presión en los capilares, 997*f*
Difusión, **105**, 116*f*, 935
facilitada, **113**, 116*f*, 832, 940
y ósmosis, 105
Digestión, **963**
de la celulosa, 677, 968*f*
extracelular, **676**
Digitalina, 630*t*
Dímero(s), **144**, 383
Dimetil, 49*f*
Dimorfismo sexual, **523**
Dinámicas
de las metapoblaciones, 1184
poblacionales, **1182**
Dinamita, 34*f*, 146*f*, 147
Dinoflagelados, 10*f*, 155*f*
Dinoflagellata, 610*f*, 618
Dinosaurios, 545*f*, 560*f*
y plumas, 748*f*
Dioicas, **899**
Dionaea muscipula, 799
Dióxido de carbono, 23*f*, 91*f*, 173*f*, 175*f*
atmósferico, 1236*f*
Diploide, **245**, 246*t*, 895*f*
Diplomonadas, 10*f*, 155*f*
Dipnoos, 756
Dípteros, 732*t*
Disa draconis, 647
Disacáridos, **84**
Discicristata, 600*t*, 605*f*
Disco(s)
intercalado, **1001**, 1051
Z, **1047**
Diseño
de vacunas, 431
eficaz de áreas protegidas, 1259
Disolución, 814
Dispersión, **531**, 532*f*, 1144
Disponibilidad de la luz, 1128*f*
Distal-*less*, 703
Diuresis, 953
Diversidad
de ecosistemas, **1246**
de especies, **1217**, 1245
de estilos de vida, 611
genética, **1245**
metabólica, 579
morfológica, 578, 793
Diversificación, 553*f*, 716
de las plantas verdes, 636
de los protóstomos, 716
Diversus, 584

División celular, **222**, 229*f*, 874
fuera de control, 237
DNA, **69**, 71, 121*f*, 299*f*, 303, 304*f*, 329, 330*f*, 361*f*, 365, 385*f*
a partir de RNA, 391*f*
como factor transformador, 297*f*
como material hereditario, 296
complementario, **391**, 779
de doble hebra, 780*f*
del gen diana, 163*f*
del núcleo, 135*f*
eucariota y regulación de la expresión génica, 372
ligasa, **392**
polimerasa, **303**, 311*f*
recombinante, 390
vírico es radiactivo, 298*f*
y genes: síntesis y reparación, 295
y luz UV, 311*f*
DNTP, 303
Doble
fertilización, 904
hélice, **73**, 300, 300*f*
fecundación, 470*f*
fertilización, 904*f*
hebra, 76*f*
simetría rotacional o simetría dyad, 365
Doblete
de microtúbulos, 146*f*
externo de microtúbulos, 146*f*
Documentar los cambios en las sinapsis, 1025
Dogma central, **320**
de la Biología molecular, 319
Dominancia, 269, 286*t*
apical, **873**
incompleta, **283**
Dominante, **269**, 282
Dominios, **366**
Donante de electrones, **173**
Dopamina, **1071**, 1020*t*
Drosera, 854, 854*f*
Drosophila, 276, 278, 472, 476, 477, 538
Drosophila bifurca, 1090
Drosophila melanogaster, 276, 280, 381, 418, 418, 472, 512, 713, 1084
Dryas, 1215
Dscam, 381
DsDNA, 787, 788
Duplicación de genes, **424**, 556, 885
Duramen, **809**

E

E. coli, 356*t*
Ecdisis, 715
Ecdisona, **1064**
Ecdisozoos, **715**, 715*f*, 728
Ecdysozoa, 697
Echiura, 690*t*
Ecolocación, **1161**
Ecolocalización, 1036
Ecología, **1125**
de las comunidades, 1196
de las poblaciones, **1126**, 1173
de los organismos (autoecología), 1126
Ecosistema, **627**, 1127, 1222, 1224*f*, 1227*f*
acuáticos, 1127
del bosque de Hubbard Brook, 1229*f*
terrestres, 1133
Ecto-, 675, 691, 846
Ectocarpus siliculosus, 614
Ectodermo, **460**, 462*f*, 691
Ectomicorrícicos, 846
Ectoparásitos, **701**
Ectotérmicos, 760
Ectotermo, 928
frente a endotermo, 931
Ectroctos, 713*f*
Edad de los mamíferos, 553*f*
Efecto fundador, **513**
Efector(es), **926**, 1031*f*
Eficacia, **1196**
biológica, 5
coexistencia aislamiento reproductivo, 528
del muestreo, 1257
del uso de recursos, 1256
Eficiencia fotosintética bruta, 1229
Eimeria, 618
Eje
apical-basal, 470
del organismo, 471*f*, 472
hipotálamo-hipofisiario, **1070**
EKG, 1002, 1002*f*
Elasticidad, 1258
Elástico, **986**
Electrocardiograma, **1002**
Electrodo, 45*f*
Electroforesis en gel, 71
Electrolito(s), **934**, 944, 948*f*, 959
Electrón(es), 19*f*, 192*f*, 205, 211, 582*f*
de valencia, **20**
no emparejado, 36*f*
Electronegatividad, **21**
Electrorreceptores, **1031**
Elefantes, 545*f*, 922
Elemento(s), **19**
de compensación, 750, 914, 915*f*
de respuesta a hormonas, **1073**
de transposición, **421**, 422*f*
del control transcripcional: un modelo, 379*f*
del esqueleto, 123*f*, 151*f*
nuclear intercalado largo (LINE), **422**
próximos al promotor, **375**
vasculares, 639
Elongación, **332**, 343, 344
celular, 801*f*
del tallo, 866
Embarazo y nacimiento en mamíferos, 1096
Embriofitas, **640**
Embriogénesis, **457**, 468, 470, 471, 471*f*, 905
Embriogenia, 457
Embrión(es), **222**, 244, 645*f*
mutantes de *Arabidopsis* con cuerpos deformes, 472*f*
Embryophyta, 640
EMF, 846
Emigraciones, **1174**
Empaquetamiento, 384
Emparejamiento
de bases complementarias, 72, 300, 320*f*
de Watson y Crick, 72
del cebador, 397
Emulsión, **970**
Enanismo hipofisario, 390
Encaje inducido, **60**
Encefalina, 1020*t*
Encéfalo, 1024
Endémicos, 962
Endergónicas, **35**, 171
Endo, 605, 691
Endocitosis, **128**
mediada por receptor, **128**, 128*f*
Endodermis, **819**
Endodermo, **460**, 462*f*, 691
Endoesqueleto, **739**, 1045, 1046*f*
Endofíticos, **674**
Endogamia, **518**, 519*f*, 520*f*
Endoparásitos, **701**, 962
Endoplasmático liso, 126
Endorfinas, encefalinas, sustancia P, 1020*t*
Endosimbiontes, **587**
Endosimbiosis, 605
secundaria, 609*f*
Endosoma, **128**
precoz, **128**, 128*f*
tardío, **128**, 128*f*
Endosperma, **470**, 646, 905
Endospermo, 470*f*
Endotelio, 996*f*
Endotérmico, **31**
Endotermo, **749**, 927
Enebros, 660
Energía, **32**, 171*f*, 1129*f*
cinética, **32**
cinética a temperaturas bajas, 59*f*

de activación, **59**, 59*f*
del electrón, 210*f*
lumínica, 200*f*
potencial, **32**
química, **36**, 200*f*
térmica, **32**
Enfermedad(es)
de Cushing, **1069**
de Huntington, **287**, 401, 403*f*
emergentes, **784**
Enfoque
cladístico, 544
genético, **544**
Enlace(s), 50
covalente no polar, **21**
covalente, **21**, 21*f*
de hidrógeno, **54**, 54*f*
disulfuro, **55**
éster, **97**, 97*f*
fosfodiéster, **330**, 330*f*
glucosídico, **85**
iónicos, **21**
peptídico, **50**, 50*f*
químicos, **20**
Entamoeba histolytica, 597*t*
Enteroquinasa, 970*f*
Entornos acuáticos, 652*f*
Entradas sensoriales y potencial de membrana, 1013*f*
Entropía, **34**, 34*f*
Entroprocta, 690*t*
Envoltorio, 773
Enzima, 1074*f*
Enzima, **44**, 58, 60*f*, 165*f*, 178*f*, 970*f*
sintetizadora de ATP, 189*f*
Eon fanerozoico, 553*f*
Epaticophyta, 654
Epicotilo, **906**
Epidemia, **771**
Epidérmico, 807*t*
Epidermis, **472**, 800, 819, 905*f*, 1087*f*,
Epíficas, 852*f*
Epifito, **851**, 1135
Epinefrina, 1057*f*, **1061**
Epistasis, 284
Epitelio, **156**, 691, 919
alveolar, 985*f*
Epítopo, **1112**
EPSP, 1020
Eptile, 760
Equilibrio
hídrico, 937*f*, 942
nutricional, **958**
químico, **31**
químico electrolítico, 937*f*
Equilibrio hídrico y electrolítico
en insectos terrestres, 941
en animales, 934
en entornos acuáticos, 937
en vertebrados terrestres, 945
Equinodermos, 545*f*, 713*f*, **738**, 751, 752
adultos y larvarios, 738*f*
simétricos, 738*f*
y podios para alimentarse, 745*f*
y sistema vascular hidraúlico, 739*f*
Equinos, 752
Equisetophyta, 656
Equisetum, 656
ER
liso, 126, 132*t*
rugoso, 125, 134*f*, 137*f*
Era
cenozoica, **551**, 553*f*
mesozoica, 551
paleozoica, **550**, 553*f*
Eritropoyetina (EPO), **1065**
Erizo de mar, 454*f*, 752, 752*f*
Erosión del suelo, 842*f*
consecuencias devastadoras, 842*f*
Erosión, **841**
de las rocas, 840*f*
Error(es)
de muestreo, **511**
en la meiosis, 260
sin reparar en la síntesis de DNA llevan a mutaciones puntuales, 347*f*
Escala de tiempo geológico, **484**
Escarificación, **909**
Escherichia coli, 198, 298, 299,300, 303, 305, 310, 311, 313, 332, 337, 342, 352, 353, 354, 355, 357, 358, 359, 364, 370, 375, 391, 391, 392, 395, 406, 416, 418, 419, 420, 430, 516, 576, 580*t*, 667, 769, 787
y glucosa está presente, 355*f*
Escisión, **311**
Esclerénquima, **807**, 807*t*
Esclerosis múltiple, **1017**
Escroto, **1086**, 1087*f*
Esfínteres, **966**, 995
Esófago, 963*f*, **965**, 965*f*
Espacio
intermembranoso, 183*f*, 190*f*
muerto, **986**
sináptico, 1019
Espalda plateada de tamaño arbóreo, 796*f*
Especiación, **6**, 511, 526, 527*f*
alopátrica, **531**, 532*f*
simpátrica, **533**, 537*f*
Especie(s), **7**, 497, 527, 528, 529*t*, 531*f*, 868*f*
adaptadas a hábitats secos, 827*f*
clave, **1211**
de Anolis, 559*f*
de heno, 1183*f*
de musgos, 653*f*
de percebes, 1200*f*
en peligro, 1250
endémicas, **1248**
exóticas, 1250
invasora, **1144**
invasoras destructivas, 1251*f*
musgos: latencia con ambiente es seco, 653*f*
pioneras, **1214**
vivas, 485*f*
Espectro
de absorción, **203**
de acción, **203**
electromagnético, **202**
Espectrofotómetro, **204**
Esperma, 1080, 1086
gigante, 1090
Espermátidas, **1082**, 1082*f*
Espermatocitos
primarios, **1082**
secundarios, **1082**
Espermatóforo, **727**, 1083
Espermatogénesis, **1082**, 1082*f*, 1086
Espermatogonias, **1082**
Espermatozoide, 223*f*, **244**, 452, 893, 895*f*
Espículas, **707**
Espinas, **796**
Espiráculas, 984
Espiráculos, **942**
Espliceosoma, **336**
Esponjas, 707
Esporangio, **634**, 678, 894
Esporas, **585**, 602, 602*f*, 613, 633, 677, 683*f*, 894
femeninas, 895*f*
masculinas, 895*f*
Esporofito, **613**, 640, 894, 895*f*
con forma de cuerno, 654*f*
Esporopolenina, **634**
Esqueleto, 1045
externo, 1045
hidrostático, **1045**
hidrostático de un nematodo, 694*f*
interno, 1045
Esquema Z, **211**
Estaciones, 1141*f*
Estado de transición, **59**, 59*f*
Estambre(s), **476**, 645*f*, 896*f*, 899
Estatocisto, **1032**
Estatolitos, **870**, 871, 871*f*
Estepa semiárida, 1145*f*
Estereocilios, **1033**, 1034*f*
Esteroides, **99**, 630*f*, 1057*f*, 1090
Estigma, 469*f*, 896*f*, **899**
Estilo, **899**
Estimaciones basadas en el recuento directo, 1255

Estimulación eléctrica de los pacientes conscientes, 1024
Estímulos
auditivos, 1162*f*
del sonido, 1031*f*
visuales, 1162*f*
Estolones, **796**
Estoma, **215**, 637, 637*f*, 803, 879
Estómago, 963*f*, 965*f*, **966**, 966*f*, 967, 995*f*
de los rumiantes, 968*f*
Estomas, 879
Estradiol, **1064**, 1090
Estrategias condicionales y toma de decisiones, 1152
Estratificación de la temperatura en el océano, 1241*f*
Estrellas
de mar, 752, 752*f*
terrestres, 683*f*
Estrés hídrico, 827
Estribo, **1034**, 1034*f*
Estrógeno(s), 162*t*, **1064**
Estroma, **129**, 129*f*, 200*f*, 201, 208*f*, 212*f*
Estructura(s), 44
cuaternaria, **56**
de alimentación de los artrópodos, 719*f*
de la clorofila, 205
de la comunidad, 1209, 1212*f*
de lípidos en la membrana plasmática, 567*t*
de los polisacáridos, 84
del ribosoma, 342*f*
del riñón, 945
del RNA transferente, 341*f*
por edad, **1186**, 1186*f*, 1187*f*
por edad de una planta *Primula vulgaris*, 1186
primaria, **53**
primaria del DNA, 299*f*
reproductivas, 670*f*, 896
reproductivas y sus funciones, 1086
secundaria, **53**
secundaria del DNA: doble hélice, 300*f*
terciaria, **54**
tridimensional de la RNA polimerasa, 331*f*
y función de la hemoglobina, 989
y función de las proteínas, 43
y función del DNA, 71
y función del RNA, 76
Estudio(s)
de observación, 1142
de simulación, 1142
de todos los taxones, 1247
específico de taxón, 1247
experimentales sobre la competencia, 1199
experimentales sobre mutualismo, 672
Etanol(es), 49*f*, 193*f*, 1100*f*
Etastasa, 971*t*
Etileno, 162*t*, **881**, 881*f*, 882*f*, 883*t*
Etiquetas, 140*f*
Eucariotas, 122*t*, 337*f*, 337*t*, 339*f*, **370**, 371*f*, 383, 426*f*
Eudicotiledóneas, **650**
Euglenida, 10*f*, 155*f*, 610*f*, 617
Eukarya, **10**, 326, 577*f*, 593
Euterios, **759**, 759*f*
Evaluación de filogenias moleculares, 575, 600, 670
Evaporación, **926**
Eventos eléctricos, 1002*f*
Evolución, **4**, 18, 482, 497*f*
convergente, **545**
de la ballena, 546
de las plantas terrestres, 643*f*
del código genético, 326*f*
del comportamiento altruista, 1168
del pensamiento evolucionista, 482
deuteróstomos, 738
en acción
por selección natural, 481, 490*f*, 491
química, **18**
vertebrados, 741
Excavata, 600*t*, 605*f*, 615, 615*f*
Exceso de sal, 939*f*
Exclusión
activa, 848
de iones, 846
de la competencia, 1199*f*
pasiva, 847
pasiva en las células endodermales, 847*f*
Excreción de sal, 938, 939
Exergónicas, **35**, 171
Exhalación, 986*f*
Éxito reproductivo, 493
Exocitosis, **141**
Exoesqueleto, **715**, 742, 1045, 1046*f*
Exones, **335**
Exotérmico, **32**
Exótica, 1144
Expansivas, **865**
Expansión clonal, **1117**
Experimento(s), 1142
código del triplete, 323*f*
de Avery y cols, 297
de Hershey-Chase, 298
de Mendel con dos rasgos, 272
de Mendel con un rasgo único, 266
de Meselson-Stahl, 300, 301*f*
deriva genética en poblaciones pequeñas, 513*f*
experimentos con veneno, 1015*f*
natural, **494**
para probar cambios en aptitud, 517*f*
principio del origen de la vida, 45
y temperatura, 1142
Explicación
próxima, 244
última, 243
Explosión, 34*f*
cámbrica, **554**, 556, 560
Exposición a condiciones primaverales, 1160*f*
Expresión
coordinada, 384
diferencial de genes, **371**
génica, **352**, 354*f*, 371*f*, 1073*f*
Extensión, 397, 1144
de las leyes de Mendel, 281
Extensor, **1046**
Exterior, 691
hidrófobo, 112*f*
Extinción, 484
de fondo, **560**
masiva, **560**
y la recolonización, 1184
Extremo rojo, 866
Extremófilos, **570**, 571
Extremos cohesivos, 392
Eyaculación, **1086**

F

Facetas, 1037
Facilitación, **1214**, 1257
del estado de transición, **61**
Factor(es)
abióticos, 1145
basales de la transcripción, 333, 379
bióticos, 1145
de crecimiento, **239**
de elongación, **345**
de iniciación, **344**
de liberación, **346**
de nodo, **850**
de transcripción GAMyb, 878*f*
promotor de mitosis, o MPF, **234**
reguladores de la transcripción, **379**
Rh, **993**
Fagocitosis, **127**, 127*f*, 1107
Fagosoma, 127*f*
Falanges, 489*f*
Familia(s), **7**
de genes, 425*f*, 885
génica, **424**, 546
químicas, 1058*f*
Fase
de elongación de la traducción, 344*f*
de fijación, 214

de iniciación de la traducción en bacterias, 343*f*
de la embriogénesis, 471*f*
de reducción, 214
de regeneración, 214
de síntesis, **225**
de terminación de la traducción, 346*f*
folicular, **1093**
G1, **226**
G2, **226**
lútea, **1093**
mitótica, **224**
Fauna, **554**
de Burgess Shale, 555
en Ediacara, 555
Fecundación, 223*f*, **244**, 247*f*, 248*f*, 452*f*, 454, 456, 469*f*, 1080
cruzada, 257
del erizo de mar, 454*f*
y desarrollo ovular, 1083
Fecundidad, **1175**, 1182*f*
específica por edad, 1175
Feedback negativo, 235
Felodermo, 809*t*
Femme fatale, 1090
Fenilcetonuria, 284
Fenotipo, **267**, 267*f*, 282, 404
Feofitina, 202*f*, **208**
Fermentación, 175*f*, **192**, 583
alcohólica, **193**
del ácido láctico, **193**
Feromona(s), **888**, 1030, 1055, 1083
Ferredoxina, **210**, 210*f*, 212*f*
Ferroplasma, 590
Fertilicina, 455
Fertilización, 570, 596*f*, 613, 641, 645*f*, 893, 895*f*
con hierro incrementa la NPP del océano, 1225*f*
doble, 646
externa, 704*f*, 893
interna, 704*f*
lugares contaminados, 570
Fibra, **805**
del huso, 228
muscular, **918**, 1046
Fibronectina, **153**, 153*f*
Fijación
de carbono, **214**
de membrana, 1014
de nitrógeno, **572**, 849, 850*f*
del voltaje, 1013
por la acción de bacterias y arqueas, 583*f*
Filamento(s), **899**
branquiales, **983**
de actina, **141**, 142*t*
deslizantes, 1047, 1047*f*
finos, **1046**
gruesos, **1046**
intermedios, 142*t*, **143**, 157*f*
Fili, 268
Filia, 268
Filogénesis e historia de la vida, 543
Filogenia, **8**, 120, 543, 544
de los hongos, 671*f*
en forma de estrella, 555*f*
moleculares, 575, 600, 670, 696
Filos, **7**, 568, 631
Filtración, **843**, 947
el corpúsculo renal, 947
Filtrado, **947**
Filtradores, 699
Firmicutes, 10*f*, 570*t*
Fisiología, **914**
Fisión, **1080**
binaria, **230**, 576
Fitness, 5
Fitoalexinas, **886**
Fitocromo, **867**, 867*f*, 869*f*
Fitoplancton, **597**
Fitorremediación, **852**
Flagelo, 120*f*, **121**, 453, 453*f*, 599
Flavín adenina dinucleótido (FAD), **176**
Flexor, **1046**
Floema, **806**, 806*t*, 807*t*, 809*t*, 828, 831, 834*f*
anatomía, 828
Flor(es), 475*f*, 477*f*, **644**, 646*f*, 892
masculinas y femenina, 899*f*
Floración(es)
algales tóxicas, 597*f*
tallo, 866
Florigen, **898**
Flowering locus, 898
Fluido
intersticial, **996**
intersticial y la linfa, 997*f*
Fluidófagos, **700**
Flujo, **830**
de agua, 983*f*
de electrones no cíclico, **211**
de energía a través del ecosistema del bosque de Hubbard Brook, 1229*f*
de energía y estructura trófica, 1223
de información, 353
de información en la célula, 321*f*
de iones y estomas, 880*f*
de sangre, 983*f*
génico, **503**, 514, 515*f*
sanguíneo, 1002
Flúor, 20*f*, 958*t*
Fluorescencia, **205**, 205*f*
Folato, 958*t*
Folículo ovárico, **468**
Fonotaxia, **1166**
Food and Drug Administration, 395
Foraging (for), 1151
Foramen, 621
Foraminíferos, 10*f*, 155*f*, 610*f*
Forma
de comunicación, 1162
de la semilla, 267*f*
de la vaina, 267*f*
de las plantas, 792
de mariposa, 52*f*
de rosquilla, 52*f*
de transición, **485**
función y adaptación, 914
y función de las plantas, 791
y función de los animales, 913
Formación
de la orina, 947*f*
del suelo, 840*f*
Fórmula(s), 98*f*
estructurales, **24**
molecular, **24**
Fosfato(s), 177*f*
inorgánico, 171*f*
orgánicos, 40*t*
Fosfofructocinasa, **181**
Fosfolípidos, 98*f*, **99**, 104*f*, 151*f*,
Fosforilación, **70**, 172
a nivel de sustrato, **178**
oxidativa, **178**, 191
Fosforilasa, **92**, 1074
Fósforo, 20*f*, 839*t*, 958*t*
Fósil(es), **484**, 485*f*, 548, 848*f*
cámbricos, 554
de comprensión, 549*f*
de Doushantuo microscópicos, 555*f*
intacto, 549*f*
permineralizado, 549*f*
por vaciado, 549*f*
Fotofosforilación, **209**
cíclica, **212**
Fotón(es), **202**, 205*f*, 206*f*, 210*f*, 211*f*
de alta energía, 36*f*
Fotoperiodicidad, **868**
Fotoperiodo, 869*f*
de diversas formas, 868*f*
Fotorreceptores, **1031**
Fotorrespiración, **215**
Fotorreversibilidad, **867**
Fotosíntesis, **91**, 175*f*, 198, 201*f*, 581, 609, 792*f*
C3, **216**
C4, **216**, 827
y atmósfera de oxígeno, 552*f*
Fotosistema, **206**, 208*f*
I, **20**, 207
II, **20**, 207
Fototaxia, **1166**
Fototrofismo, 860, 862*f*

Fotótrofos, **580**
Fototropinas, **861**, 862*f*
como receptores de la luz azul, 860
Fóvea, 1039
Fragmentación de hábitats, **1253**
Fragmentos de Okazaki, **306**
Frecuencia(s), **1032**
de alelos, 493*f*, 515*f*
de los potenciales de acción, 1026*f*
genotípicas, 506*f*
Fructosa, 180*f*
Fruta, **648**
Frutos, 892
agregados, **906**
múltiples, **906**
simples, **906**
FSH, 162*t*
Fuente, **828**
de energía (para la producción de ATP), 580*t*
Fuerza(s)
de Van der Waals, 54
del huso mitótico, 232
protónica, **188**
Fumarato, 184*f*
Función(es), 914
de genes, 426*f*
de las plantas, 791
de los animales, 913
de los lotóforos adulto, 715*f*
del DNA, 71
en el ciclo de la vida, 251*t*
Funcionamiento de los genes, 316
Fungicidas, **672**
Fusión celular, 602*f*

G

G. magnirostris, 1201
Galactosa, 83*f*
Galletas de mar, 752, 752*f*
Gallina, 486*f*
Gametangios, **639**, 640*f*
Gameto, **247**
femenino, 247*f*
masculino, 247*f*
Gametofito, **640**, 643*f*, 894, 895*f*
femenino, 645*f*, 900*f*
Gametogénesis, **247**, 452, 452*f*, 1082
Gametos, 222, 223*f*, 244, 277*f*, 452, 640*f*, 893
femeninos, 270*f*
masculino, 277*f*
GAMyb, 878*f*
Ganancia y pérdida de calor, 927
Ganglios linfáticos, **1109**
Gap, 226
junctions, 161
Gap Analysis Program (GAP), 1259
Garganta, 608*f*
Gases, 979*f*
en contacto con el agua, 981
en el agua, 981
invernadero, 1235
Gasterópodos, **725**, 726
Gastrina, **970**
Gastrotricha, 690*t*
Gastrulación, 452*f*, **460**, 694
Gemación, **1080**
Gen(es), **121**, 245, 265, 269, 377, 401
diabetic, 1066*f*
en plásmidos, 392*f*
específicos, 394*f*
estructural, **427**
eucariotas, 335
HLA humanos: genotipos observados y previstos, 507*t*
lac, 357*f*
lacI, 357
obese, 1066*f*
posición, 401
R polimórficos, 885*f*
reguladores, 427
SINE, 547*f*
y control negativo positivo o ambos, 358*f*
y metabolismo de la lactosa, 355
Generación, 895*f*, **1174**
parental, **268**, 282*f*
Género, **7**
Genética, **266**
Genitales, **1086**
masculinos, 1086*f*
Genoma, 422*f*, **300**, 415, 429
de bacterias y arqueas, 419
eucariotas, 421
Genómica, 415
funcional, **415**, 428
y proteómica funcionales, 428
Genotipo(s), **269**, 283
observados y previstos, 507*t*
Geospiza magnirostris, 1201
Geospiza, 1201
Germinación, **468**, 877, 904
de las semillas, 470
del tallo, 866
Gestación, **749**, 1097
Giardia intestinalis, 616
Gibberella fujikuroi, 875
Giberelina (GA), **875**, 877*f*, 883*t*
y ABA, 875, 877
Giberella, 875
Gimnosperma(s), **632**, 645, 646, 658, 660
Ginkgophyta, 659
Ginkgophyta, 632
Ginkgos, 659
Girasol, 539*f*
Glacier Bay, Alaska, 1214
Glándula(s), **919**, 1055
adrenal, 1069*f*
bulbouretral, **1086**, 1087*t*
endocrinas, **1057**
exocrinas, **1058**
mamarias, **758**
mamaria, músculo uterino, 1070*f*
paratiroidea, 1057*f*, **1058**, 1065*f*
prostatal, 1087*f*
rectal, **937**, 939*f*
salivares, 963*f*, **965**
suprarrenales, 1057*f*, **1058**
tiroidea, 1058
Glaucófilos, 610*f*, 611*f*
Glía, **1017**
Gliceraldehído-3-fosfato (G3P), **214**
Glicerol, **97**, 97*f*, 102*f*, 104*f*, 195*f*
Glicina, 47*t*
Glioxisomas, **126**
Globular, 50*f*
Glóbulos
blancos, **989**
rojos, 53*f*, **989**, 996*f*
rojos falciformes, 53*f*
Glomeromycota, 683
Glomérulo, **947**, 954*t*, 1044*f*, 1045
Glucagón, **974**, 974*f*, 1055
Glucocorticoide, **1062**
Glucógeno, 1074*f*
o almidón, 86, 87*t*, 175*f*, 195*f*
Glucolípidos, **120**
Glucólisis, **176**, 180, 177*f*, 179*f*, 195*f*
Gluconeogénesis, **974**
Glucoproteína, **90**, 90*f*, 139, 779*f*
Glucosa, 13*f*, 38*f*, 83*f*, 84*f*, 102*f*, 114*f*, 139*f*, 173*f*, 175*f*, **176**, 180*f*, 192*f*, 195*f*, 363*f*, 973*f*, 1074*f*
niveles, 363*f*
Glucosilación, **139**
Glutamina, 47*t*, 1020*t*
Gnathostomulida, 690*t*
Gnetophyta, 632, 806
Golondrina, 1153*f*
Gónadas, **1064**, 1082
Gonadotropina coriónica humana (hCG), **1098**
Gorrión costero oscuro, 529
Gorriones, 1156*f*
costeros, 530*f*
Gotas de agua, 45*f*
Gradiente
de concentración, **105**, 935
de potencial hídrico, **814**, 817
electroquímico, **110**, 845, 1009
osmótico, 950*f*, 951*f*
osmótico: el asa de Henle, 949

Grado, **744**
Gram
  negativas, **579**
  positivas, **579**
Gramicidina, 112*f*
Grana, **129**, 129*f*, 200*f*, 201
Grandes simios, **763**
Grano de polen, **266**, 469, 644, 645*f*, 900
Gránulos corticales, **453**
Grasas, **97**, 175*f*, 195*f*
Gravedad, 889*t*
  respuesta gravitrópica, 870
Gravitropismo, **870**, 870*f*, 871*f*
Grillo, 1226*f*
Grullas blancas, 1179*f*
Grupo(s)
  amino, 46*f*, 50*f*
  antagonistas de músculos, 1046*f*
  basales, 706
  carboxilo, 50*f*, 97*f*
  de edad, **1175**
  desperdicio primario, 943*t*
  fosfato, 68*f*, 171*f*
  funcionales, **39**
  hemo, 851*f*
  hermanado, **635**
  monofilético, **529**, 529*f*, 544, 547*f*, 577, 615*f*
  parafilético, **594**
  sanguíneo MN en humanos, 506*f*
Guanina, 68*f*, 72*f*
Guanosín
  monofostato, 165*t*
  trifosfato (GTP), **185**
Guisante, 245*t*
Guppy, 258
Gusanos, 696
  de tierra, 698*f*
  planos, 545*f*, **722**
  redondos, 728
  segmentados, **724**
Gusto, 1042
Gustación, 820, 820*f*
Gymnobelideus leadbeateri, 1192, 1193
Gymnodinium fuscum, 612

H

H. annuus, 538, 540
H. anomalus, 538, 540
H. ergaster, 765*t*
H. floresiensis, 765, 765*t*, 766
H. heidelbergensis, 765*t*
H. influenzae, 417
H. petiolaris, 538, 540
H+-ATPasa, 833
H_2O, 116*f*
Hábitat, 1199*f*
  en Norteamérica, 1252*f*
  rocoso intermareal, 1212*f*
Haces, 802
Haemophilus influenzae, 417
Halófilos, **575**
Halófitas, 815
Haploide, **245**, 246*t*, 895*f*
Haplotipo, **431**
Haplotype mapping, 431
HapMap, 431
Hardware, 417
Hardy-Weinberg, 504
Hebra(s), 74
  cebador, 78*f*
  codificante, 330
  complementaria, **74**
  conductora, 305
  continua, **305**
  discontinua, **306**
  en doble hélice, 142*t*
  no codificante, 330
  plantilla, 78*f*
  retrasada, 305, 305*f*
  simple, 76*f*
Helechos, 657, 657*f*
  del género *Adiantum*, 536*f*
Helianthus annuus, 538
Helianthus anomalus, 540
Helicasa, **304**
Hélice, 54, 54*f*
Helicobacter pylori, 967
Helio, 20*f*
Heliobacteria, 580*t*
Hembra, 12*f*, 277*f*, 521*f*, 1160*f*
Hemípteros, 733*t*
Hemisferios, 1024*f*
Hemo, 990
Hemoceloma, 717
Hemofilia, **288**
Hemoglobina, **989**, 989*f*, 991
  tetrámero, 54*f*
Hemolinfa, **943**, 979, 980*f*, 994
Hendidura(s)
  branquiales faríngeas, 739
  sináptica, **1019**
Hepáticas, 654*f*
Hepaticophyta, 632
Herbivoría, **1202**
Herbívoros, **701**, 796, 884, 889*t*, 1202, 1223
Herencia, **266**
  autosómica, **278**
  epigenética, **374**
  ligada a X, **277**
  ligada a Y, **277**
  ligada al sexo, **277**
  poligénica, **286**
  poligénica de rasgos cuantitativos, 286*t*
Hermafroditas, 1090
Herramientas
  árboles filogenéticos, 543
  en ingeniería genética, 406*t*
  registro fósil, 548
Hetero, 270
Heterocariotas, 669
Heterocigosidad, 519*f*
Heterocigóticos, **270**
Heterokonta, 619
Heterospora, **643**, 645*f*
Heterotermos, **928**
Heterótrofos, **198**, 580, 689, 957
Hexosa, **83**
Hibernación, **929**
Hibridación, 539*f*
  de dos especies, 536*f*
  del ácido nucleico, **398**
Híbridos, **268**
Hidra, 691*f*
Hidrato de carbono, **82**, 195*f*, 779*f*
Hidrocarburos, **96**
Hidroesqueleto, 694, 1045, 1046*f*
Hidrófilos, **26**, 48
Hidrófobos, **26**, 48
Hidrógeno, 19*f*, 22*f*, 839*t*
Hidroides, 708
Hidrólisis, **50**
Hierba, 631, 793*f*
Hierbajo, 1214
Hierro, 839*t*, 958*t*
Hifa, **620**, 669
Hígado, 963*f*
Hijos, 268
Hilo de infección, **850**
Himenópteros, 732*t*
Híper-, 107
Hiperpolarización, **1012**, 1031
Hipertensión, **1000**
Hipertónico, **107**, 936
Hipocótilo, **471**, 905*f*, 906
Hipófisis, 1057, 1057*f*, 1069*f*, 1070*f*
  anterior, 1068
  posterior, **1068**
Hipopótamos, 547*f*
Hipotálamo, **927**, 1057, 1057*f*, 1068*f*, 1069*f*, 1092*f*
Hipótesis, **2**, 3
  complejidad del medio, 1228
  de «un gen, una enzima», **317**
  de Cholodny-Went, 863
  de Kuhn, 949
  de la alteración intermedia, **1219**
  de la defensa de las plantas, **1205**
  de la fotorreversibilidad, 867*f*

de la redistribución de la auxina para el gravitropismo, 871*f*
de la síntesis del DNA, 299
de los estatolitos, **870**, 871, 871*f*
de nutrición pobre, **1204**
de presión de flujo, **830**, 830*f*
del control negativo, 359*f*
del control *top-down*, **1204**
del crecimiento ácido, **865**, 866*f*
del RNA mensajero, 319*f*
del tambaleo, **342**
estabilidad, 1228
fuera de África, 766
gen a gen, **884**
nula, **13**
transmisión de energía, 1228
Hipotónico, **107**, 814, 936
Histamina, **1106**, 1108*t*
Histidina, 47*t*
Histomona meleagridis, 616
Histona(s), **227**, 372,
acetil transferasas (HAT), **373**, 374*f*
desacetilasas (HDAC), **373**
histona desacetilasas, 374*f*
Historia, 1144, 1176
de la vida, **1176**
Hoja(s), 560*f*, **795**, 797, 798*f*, 882*f*
de abeto, 825*f*
de arce, 1226*f*
modificadas, 799*f*
tres ejes, 474*f*
y raíces, 822*f*
Holoenzima, **331**
Hombres, 237*f*
Homeobox, 546
Homeostasis, **925**, 925*f*, 1065*f*
nutricional, 973
sistema excretor, 943
Homeotermos, **928**
Hominidae, 763*f*
Homínidos, 7*f*, **763**
Homo, 7, 7*f*, 270, 551, 764, 765
Homo erectus, 765*t*
Homo habilis, 528, 765*t*
Homo neanderthalensis, 397, 398, 765, 765*t*, 766
Homo rudolfensis, 528
Homo sapiens, 7, 7*f*, 397, 398, 415, 426, 428, 551, 763, 764, 765, 765*t*, 766
Homocigóticos, **270**
Homología, **418**, 487, 544
de desarrollo, **488**
embrionaria, 488*f*
estructural, **488**, 489*f*
genética, **487**, 488*f*
Homólogos, 399
Homoplasia, **545**
Homosporas, **643**
Hongo(s), 10*f*, 155*f*, 482*f*, 497*f*, 553*f*, **664**, 667, 668*f*, 670*f*
basidiomicetes, 670
ciclos vitales inusuales, 678*f*
ectomicorrizales (EMF), **674**, 675
en copa, 685, 685*f*
en garrote, 683
falsa oronja, 334
micorrícicos arbusculares, 846
micorrizales arbusculares (AMF), **675**
mucilaginosos, 10*f*
mutualistas, 674, 674*f*
pluricelulares, 669*f*
problemas durante el cultivo y el almacenamiento, 667*f*
y animales, 671*f*
y ciclo del carbono en la tierra, 666*f*
y nutrientes, 665, 676*f*
Hormiga
bulldog, 245*t*
ganaderas, 689*f*
granjeras, 689*f*
Hormona(s), **162**, 472, 859, 970, 1054, 1056*f*, 1070*f*
adrenocorticotropa, **1069**
animales, 1058*f*
antidiurética (ADH), **953**, 1065
de crecimiento (GH), **1059**
de la saciedad, 1067*f*
del hipotálamo y la pituitaria, 1092*f*
esteroides, 1073*f*
estimuladora de folículo (FSH), 1071, 1091
estimulante del tiroides (TSH), **1071**
fototrópicas, 862
juvenil (JH), **1064**
liberadora de corticotropina (CRH), **1069**
liberadora de gonadotropina (GnRH), **1091**
luteinizante (LH), **1071**, 1091
paratiroidea (PTH), **1066**
sexuales, 1090
Horquilla, **76**, 76*f*, 333*f*
de replicación, **304**
Hox, 546, 556, 557
Huella del DNA, **361**, 361*f*, 424*f*
Huesecillos del oído, 1034, 1034*f*
Hueso(s), **91**, 742, 1044*f*, 1045, 1045*f*
del carpo, 489*f*
Huésped(es), **298**, 1202
definitivo, **723**
intermedios, **723**
Huevo(s), 521*f*, 915*f*
amniótico, **743**, 747
Humedad, 1232*f*, 1030, 1030*f*
Húmero, 489*f*
Humor, 1120
Humus, **841**, 1231
Hundimiento, 599*f*
Huso mitótico, **228**, 228*f*
Hydra, 692

I

Ictiosaurios, 545*f*
Impacto
del hombre sobre el ecosistema, 1238
económico de los hongos, 667
Implantación, 459*f*, **1097**
Impronta, **1155**, 1155*f*
Inarticuladas, 702
Incidencia directa de rayos, 1139*f*
Inclinación de la Tierra, 1141*f*
Incremento de latitud, 1139*f*
Independiente de la densidad, 1178
Índice de masa corporal, **976**
Individuos enanos, 877*f*
Individuos engañosos
de la misma especie, 1165
de otras especies, 1165
Inducción, **358**
Inductor, **355**
Infección(es)
células hepáticas humanas, 596*f*
pared intestinal del mosquito, 596*f*
por *Agrobacterium*, 411*f*
por la bacteria de fijación del nitrógeno, 850*f*
Infidelidad, 1090
Influencia del ser humano en la biodiversidad, 1250
Información
del linaje, 1169*f*
sensorial, 1007*f*, 1007*f*
Inhalación, 986*f*
Inhibición, **1214**
competitiva, **62**
por retroalimentación, **182**
Inhibidor competitivo, 63*f*
Iniciación, **61**, 332, 343
de la transcripción, 332*f*, 379
Inmigración, **1174**
Inmunidad, **1104**
adquirida, **1105**
innata, **1105**
Inmunización, **1104**
Inmunodeficiencia combinada grave (SCID), 408
Inmunoglobulinas (Ig), **1111**
Innovación(es)
evolutivas en las plantas, 648*f*
morfológica, 560
Inorgánicos, 38
Inositol trifosfato, 165*t*

Input, 1056
Insaturada, **102**
Insectos, **731**, 944*f*, 1036*f*, 1086*f*
  plan corporal distintivo, 560*f*
  y rango de luz ultravioleta, 899*f*
Inseminación hipodérmica, 1090
Insípido, 975
Insulina, 162*t*, **974**, 1055
  retroalimentación negativa en el sistema homeostático, 974*f*
Integración, **1031**
Integrador, **926**
Integrina, **153**, 153*f*
Intensificadores, 376, 377*f*
Interacciones
  con antígenos presentados por las células dendríticas, 1117*f*
  entre células, 150
  entre especies, 1196
  entre hormonas, 1095*f*
  intercelulares, 454*f*
Intercambiador
  a contracorriente, **931**, 949, 983
  a contracorriente y calor, 930*f*
Intercambio
  contracorriente, 984*f*
  de cationes, **843**, 844*f*
  de gases, 979*f*, 981
  gaseoso y circulación, 978
Interfase, **224**, 227*f*
Interferencia de RNA, 382, 382*f*
Interior, 691
  celular, 119
  hidrófobo, 112*f*
Intermediarios (o especies) de oxígeno reactivo (ROI), **885**, 1107
Interneurona, **1007**, 1007*f*
Internódulos, 795
Intestino, 694*f*, 1088*f*
  delgado, 963*f*, **968**, 970*f*, 1059*f*
  grueso, 963*f*, **973**
  posterior, 944, 944*f*
Introducción
  a la Ecología, 1125
  a la reproducción de las plantas, 893
  a la traducción, 337
  a los animales, 688
  a los hidratos de carbono, 82
  a los potenciales de membrana, 1009
  al desarrollo animal, 451
  al desarrollo de las plantas, 467
Intrones, **335**, 336*f*
Inversión, 349, 521*f*
Invertebrados, 482*f*, 497*f*, **698**, 738
Inyectar a ratones cepas de *Streptococcus pneumoniae,* 296*f*
Ión(es), **22**, 843, 845, 846, 941*f*
  de calcio, 165*t*
  de hidrógeno, **29**
  hidróxido, **29**
Ipecacuana, 630*t*
IPSP, 1020
Iris, **1037**
Isla de Pascua, 1250*f*
Islotes de Langerhans, **1058**
Isocitrato, 184*f*
Isómeros, **48**
  estructurales, **48**
  geométricos, **48**
  ópticos, **48**
Isotónica, 107, 814
Isotónicos, **936**
Isótopos, **19**

J

Jugo vacuolar, 802
Juventud, madurez, y vejez: respuestas de crecimiento, 873

K

Kalanchoe, 894
Kilocalorías (Kcal), **959**
Kinesis, 874
Kiwi hembra, 521*f*
Knock-out, 317, 321
Korarqueota, 575
Kuru, 390

L

L. seemannii, 1247
Labios
  mayores, **1088**, 1089*f*
  menores, **1088**, 1089*f*
Lac, 360, 364, 404
Lacerta vivipara, 1174, 1175, 1176, 1177
  nativa de Europa, 1174*f*
LacI, 357
Lactan, 750
Lactancia, **1097**
Lactato, 193*f*, 195*f*
Lactobacillus, 585
Lactosa, *85f,* 356*t*, 357*f*, 364*f*
LacY, 357, 358
LacZ–, 357, 358
Lagartijas Sceloporus, 1085*f*
Lagartos, 545*f*, 761, 915*f*
Lagos, 652*f*, 1129*f*
Lamela, 924
  branquial, 983, 983*f*
Lámina, 142*t*
  basal, **156**
  nuclear, **124**, 134*f*
  plegada, 54, 54*f*
Laminaria solidungula, 614
Lampreas, 754
Langostas, 1150*f*
  del desierto, 942*f*
Larva, **705**
  de los equinodermos simétricas, 738*f*
  trocóforas, 715*f*
Latencia, **810**, 908
Latitud(es), 1139*f*
  altas, 1141*f*
Lazo, 76*f*
Leak channels, 1010
Lechos capilares, **994**
  en el fondo de los lagos, 652*f*
Leghemoglobina, **850**
Legumbres (leguminosas), **849**
Leishmania, 597*t*
Lemma gibba, 661
Lemmings, 497
Lente, **1037**
Lepidópteros, 732*t*
Lepidosauros, 761
Leptina, **1058**, 1066
Letargo, 875
  de las semillas y la germinación, 877
Leucina, 47*t*
Leucochloridium, 1207
Leucocitos, **1118**, 1118*f*
Levaduras, **668**
Ley(es)
  de difusión de Fick, **982**
  de Mendel, 281
  de Mendel en las personas, 286
Liberación de ACTH por el cortisol, 1069*f*
Liberadores, 1151
Licofios, 655*f*
Licofitas, 655
Liebres, 1184*f*
Ligado
  a X, 277
  a Y, 277
  al sexo, 277, 278, 286*t*
Ligamiento, **278**, 286*t*
Ligando, **885**, 1020
Lignina, **153**, 638, 676, 805
Limbo, 797
Limitación(es)
  de la pérdida de agua, 827
  genéticas, 498
Linaje(s), **287**, 529, 544, 5
  clave de plantas verdes, 650
  clave de protistas, 615
  clave de virus, 786
  clave: cordados, 753

clave: ecdisozoos, 728
clave: equinodermos, 751
clave: grupos basales, 706
clave: lofotrocozoos, 721
fundamentales de las bacterias y las arqueas, 584
Linces, 1184*f*
Línea pura, **267**
Linfa, **979**, 980*f*, 997, 997*f*, 1109
Linfocito, **1109**, 1120*f*, 1206*f*,
y el sistema inmunitario, 1109, 1109*f*
Linkage, 279
Lipasa, **965**
de la lengua, 971*t*
pancreática, 970, 971*t*
Lípido(s), **96**, 567*t*
insaturados, 103*f*
membranas y primeras células, 95
saturados, 103*f*
Liposomas, 100*f*
Líquenes, **653**, 684, 684*f*
Lisina, 47*t*
Lisosoma, 123*f*, **127**, 127*f*, 128*f*, 132*t*, 140*f*
Lisozima, **1106**
Litio, 20*f*
Lixiviación, **843**
Llave de paso para tomar muestras, 45*f*
Lobelia cardinalis, 519*f*
Lobos, 700*f*
Lóbulos principales, 1024*f*
Localización de genes, 401
Loci, 284, 423
de avirulencia (avr), **884**
(sitios) de resistencia (R), **884**
Locomoción, 684*f*, **1045**
de los protóstomos, 720*f*
Locus, **275**, 284, 423
Lofóforo, **714**
Lofotrocozoos, **714**, 721, 721*f*, 722
Longitud(es)
de onda, **202**
de ondas lumínicas, 1041*f*
del tallo, 2676*f*
Lophotrochozoa, 697
Luehea seemannii, 1247
Lugar(es)
activo, 60
contaminados, 570
de unión al ribosoma, 343
regulador, 182
Lumen, **919**, 938
Luz, 125, 201
azul, 860, 889*t*
azul: respuesta fototrófica, 860
blanca, 204*f*
de tilacoide, 208*f*
del aparato de golgi, 126*f*, 140*f*
del ER liso, 126*f*
del ER rugoso, 125*f*, 139*f*
del extremo rojo, 869*f*, 889*t*
del peroxisoma, 127*f*
fotótrofos, 580*t*
roja, 207*f*, 869*f*, 889*t*
roja y extremo rojo: germinación, floración y elongación del tallo, 866
solar, 200*f*
ultrarroja, 207*f*
UV yl DNA, 311*f*
visible, **202**, 202*f*

M

Lycophyta, 632, 655
M. gui, 748
M. tuberculosis, 492, 493, 496
Machos, 12*f*, 277*f*
activos, 1160*f*
Macrófagos, **1106**, 1108*t*
Macromolécula, **49**
Macronúcleo y micronúcleo, 608*f*
Macronutrientes, **838**
Madera, **639**, 807
Madre homocigótica, 270*f*
MADS-box, 477, 478
Maduración de los linfocitos, 1109
Madurez, y vejez: respuestas de crecimiento, 873
Magnesio, 20*f*, 839*t*, 958*t*
Maíz, 245*t*
Malaria, **595**, 596*f*
Malato, 184*f*
Malosa, 85*f*
Mamíferos, 7*f*, **757**, 758, 759, 1044*f*, 1090
oído externo, 1034*f*
oído interno, 1034*f*
oído medio, 1034*f*
placentarios, euterios, **759**
y temperatura, 927*f*
Mammalia, 757
Mandíbulas, **734**
de la oruga, 691*f*
faríngea, **746**
faringeales, 962*f*
vertebrada, 745
y dientes de los tiburones, 691*f*
Manganeso, 839*t*
Manosa, 139*f*
Mantenimiento de la homeostasis: sistema excretor, 943
Mantequilla, 103*f*
Manto, **717**
Mapa
de ligamiento, **279**, 402
físico, **402**
genético, **280**, 402
meiótico, **402**
Marcador(es)
genético, **402**, 403*f*, 512
fluorescentes, 401*f*
Marchitamiento, **817**, 817*f*
Marco(s) de lectura, **323**
abiertos, **418**, 418*f*
Mareas rojas, 597*f*
Mariposas
probóscide hueca y extensible, 700*f*
Marismas, **1130**
Marsupiales, 545*f*, **759**, 1097, 1097*f*
Marsupio con óvulos, 1081*f*
Masa, 19
celular interna (ICM), **459**
visceral, **717**
Mastocitos, **1108**, 1108*t*
Materia
inorgánica, 843*f*
orgánica, 843*f*
Material
de la pared celular, 567*t*
genético vírico, 783
Matorral, 1145*f*
Matraz de cristal, 45*f*
Matriz, 129*f*, 183*f*
extracelular (ECM), **153**
mitocondrial, **129**, 182, 190*f*
Mecanismo(s)
de aislamiento reproductivo, 528
de coexistencia: compensación de eficacia y diferenciación de nichos, 1200
de control positivo: la represión catabólica, 362
de especiación simpátrica, 537*f*
de exclusión de iones, 846
de regulación génica: repaso general, 371
de reproducción asexual, 1080*f*
del control negativo: descubrimiento del represor, 358
evolutivos, 518*t*
molecular de la acción de la giberelina, 877*f*
Mecanorreceptores, **1031**
Médula, **802**, 946, 952*f*
espinal, 1007*f*
ósea, **1109**
Medusa, 691*f*, **706**, 708
Megasporangio, 645*f*
Megapascal (MPa), **815**
Megasporas, **643**, 645*f*, 900, 900*f*
Meiosis, **223**, 223*f*, 243, 244, 247*f*, 248*f*, 251*f*, 254, 260, 270*f*, 273*f*, 596*f*, 641*f*, 893, 1082*f*

I, **247**
II, **247**
consecuencias, 254
Mejillones, 725
Melitaea cinxia, 1183, 1183*f*, 1184, 1188, 1192
Mellitus, 165, 975
Membrácidos, 1208*f*
Membrana(s), 609*f*, 1035*f*
base, 996*f*
basilar, 1034*f*, **1035**, 1036*f*
celular, **95**, 248*f*
de fecundación, 456
de las células, 833*f*
de las crestas, 190*f*
de plasma, 581*f*
del peroxisoma, 127*f*
excitables, **1012**
externa e interna, 129*f*
externa, 135*f*, 183*f*, 200*f*, 579*f*
interna, 134*f*, 183*f*, 200*f*, 1355*f*
internas y organelas, 122*t*
nuclear, 123*f*, 124*f*, 134*f*
nuclear: transporte dentro y fuera del núcleo, 134
plasmática, **95**, 119, 120*f*, 121*f*, 123*f*, 132*t*, 137*f*, 146*f*, 152*f*, 163*f*, 453*f*, 567*t*, 803*f*
plasmática de las células adyacentes, 157*f*
selectivamente permeable, **935**
tectorial, 1034*f*, **1035**
timpánica, **1034**
vitelina, 453
Memoria, **1025**, 1026*f*, 1027*f*
inmunológica, **1121**
Mendel y los genes, 265
Menisco, **27**, 27*f*, 821
Mensajes, 44
Menstruación, **1093**
Mentol, 630*t*
Meristema(s), **471**, 473, 473*f*, 800
apical, **800**, 800*f*, 801*f*, 905*f*
apical de la punta del tallo, 800*f*
apical de la raíz (RAM), **471**
apical de una yema lateral, 800*f*
apical del brote (SAM), 471
floral, 475
fundamental, **800**, 800*f*
lateral, **807**, 808*f*, 906
Mesencéfalo, **741**
Meso, 691
Mesodermo, **460**, 462*f*, 693*f*
Mesoglea, **708**
Metaanálisis, **1204**
Metabolismo, **68**, 171
ácido de crasuláceas (CAM), **217**, 827
de la lactosa de *E. coli*, 356*t*
Metacarpianos, 489*f*
Metafase, **229**, 251*f*
Metalotioneínas, **848**
Metamorfosis, **705**, 1063
de los anfibios, 1063*f*
de los insectos, 1064*f*
hemimetabólica, **705**
holometabólica, **705**
Metano, 22*f*, 23*f*
Metanógenos, **575**
Metanótrofos, **583**
Metapoblación, 1183, 1192
Metástasis, **238**
Methanococcus, 10*f*
Methanopyrus, 590
Metilación, **373**
Metionina, 47*t*
Método
de excreción, 943*t*
de síntesis, 943*t*
didesoxi, 398, 399
MHC
de clase I, **1116**
de clase II, **1116**
Micelios, **586**, 668
lipídicos, 99*f*
Micorrizales, **665**
Micorrizas, **846**
y plantas mutualistas, 847*f*
Microbio, **567**, 569
Microbiología, **568**
Microelectrodos para medir potenciales de membrana, 1010
Microesporas, 645*f*
Microfibrillas, 152*f*
Microfilamentos, **141**
Microfósiles de Doushantuo, 554
Micrografías, **96**
Micromatrices de DNA, 428
cambios en la expresión génica, 429*f*
genes de un genoma, 428*f*
Micronúcleo, 608*f*
Micronutrientes, **838**
Microondas, 202*f*
Micrópilo, **900**
Microraptor gui, 748
MicroRNA (miRNA), **382**
Microsatélites, 423
Microscopia, 599
Microscopio
electrónico de barrido, **108**
electrónico de transmisión, **96**
Microsporas, **643**, 900
Microsporidia, 681*f*
Microsporidios, 681
Microtúbulo(s), **142**, 145*f* 233*F*
centrales, 146*f*
Microvellosidades, **948**, 969
Mieleros de Hawaii, 555*f*
Miembros del tubo criboso, 807
Migración, **1166**
y navegación, 1166
Milivoltio, **1009**
Mimetismo, **1202**
de Bates, **1202**, 1202*f*
de Müller, **1202**, 1202*f*
Mineralocorticoides, **1065**
Minisatélites, **423**
Mioblasto, 465
Miofibrillas, **1046**
Miosina, **142**, 14*f*, 1048, 1049*f*, 1050*f*
y ATP, 1048*f*
y la actina, 1048*f*
Miriápodos, **730**
Mitocondria, 123*f*, **129**, 129*f*, 132,t, 453, 453*f*, 604, 605*f*, 803*f*
Mitos, 223
Mitosis, **223**, 223*f*, 227*f*, 233*f*, 248*f*, 251*f*, 596*f*, 602*f*, 641*f*, 895*f*, 1082*f*
y ciclo celular, 223
Mitroelectrodo, 1009*f*
Mixines, 754
Moco, 1044*f*
Modelo
ABC, 477*f*
animal, **404**
de los filamentos deslizantes, **1047**
de los filamentos deslizantes de la contracción del sarcómero, 1047*f*
del mosaico fluido, **108**
del sándwich, 108*f*
genético, **271**
integral de la síntesis del DNA, 303
Mohos
acuáticos, 620
mucilaginosos plasmodiales, 623
negro del pan, 682*f*
Mol, **25**
Molaridad, **25**
Molécula(s), **8**, 21, 61
concentración del sustrato, 63*f*
de clorofila, 206*f*
de colágeno, 153*f*
de olor, 1044*f*
inorgánicas con un alto potencial de energía (litótrofos), 580*t*
orgánicas con un alto potencial de energía (organótrofos), 580*t*
reguladora, 63*f*
Molibdeno, 939*t*
Mollusca, 690*t*, 725
Moluscos, 545*f*, 713*f*, **725**, 717*f*
Monocotiledóneas, **649**, 649*f*
Monoica, **899**
Monómero, **48**, 49*f*

Monosacárido, **83**
Monosomía, **261**
Monotremas, 545*f*, **758**
Monotremos, 1097
Montañas y océanos: efectos locales del clima, 1141
Morfina, 630*t*
Morfoespecie, 528
Morfología, **120**, 488
Mosaico
del mosaico celular, 108*f*
fluido, 108
Mosca(s)
azules, 700*f*
de fruta, 235*t*
Mosquitos, 596*f*
Motivo, **366**
hélice-giro-hélice, **366**, 366*f*
Mouthpart, 831
Movimiento(s), 44, 1045
ameboide, **611**
ameboide mediante pseudópodos, 612*f*
cromosónico, 233*f*
de agua a través de la acción capilar, 821
de DNA entre especies, 421*f*
peristálticos, 965, 965*f*
por pseudópodos, 142
mRNA, **319**, 329, 337*f*
maduro del mismo gen, 381*f*
para el factor de transcripción GAMyb, 878*f*
policistrónico, **360**
MS, 1017
Mucigel, **801**
Mucosa, 965
Mucosidad, 1105
Muda, **715**
Muestras, 45*f*
Muestreo, 511
intensivo local, 1247*f*
Mujeres, 237*f*
Multicelularidad, 607
Munodeficiencia, 785
Murciélagos y ecolocaciòn, 1161*f*
Murmuro del corazón, 999
Mus musculus, 418
Músculo(s), 694*f*, 1050
cardiaco, **918**, 1051
esquelético, **918**, 1051
liso, **918**, 1051
Musgos, 653, 653*f*
Mutación, **276**, 347, 347*f*, 384,503, 516, 1066*f*
a nivel cromosómico, 349, 349*t*
de sentido erróneo, 347
de sustitución, **347**
en el metabolismo de la lactosa de *E. coli*, 356*t*
puntual, **347**
silenciosa, **348**
Mutágenos, **384**
Mutantes, **2**
con pérdida funcional, **317**
homeóticos, 476*f*
knock-out, **317**
nulos, **317**
Mutualismo, **672**, 902, 1207, 1209*t*
Mutualista, 665, 672, 846
MV, 1009
Mycobacterium, 493
Mycobacterium tuberculosis, 491
Mycoplasma, 419, 578
Mycoplasma genitalium, 421
Mycoplasma pneumoniae, 419
MyoD, 465
Mytilus californianus, 1211
Myxogastrida, 623

N

N de new, 785
N. meningitidis, 431
Na+/K+-ATPasa, 939*f*
NAD+, 176
NADH, **176**, 177*f*, 192*f*
NADPH, **210**
Nanoarqueota, 575
Naturaleza
de la energía química y reacciones redox, 171
de la selección natural y la aptitud, 496
de los micelios fúngicos, 669
del celoma varía en los protóstomos, 715*f*
del material genético vírico, 783
homocigótica, 519*f*
Nauplio, **734**
Nautilos, 727
Navegación directa, **1167**
Neandertales, **765**
Necesidades nutricionales, 838, 958
Néctar, **646**, 899
Nectario, 897
Nefrona, **946**, 946*f*
renal, 1070*f*
Neisseria meningitidis, 431
Nematodos, 713*f*, 728
Nemertea, 690*t*
Neón, 20*f*
Nervios, **1007**
óptico, 1037
Neurales, **1055**
Neuroglía, 1017
Neurona(s), **918**, 1006, 1021*f*
auditivas, 1034*f*
del cerebro, 1026*f*
e información, 1008*f*
motora, **1007**, 1007*f*
postináptica, **1019**
presináptica, **1019**
receptora olfativa, 1044*f*
sensorial, **1007**, 1007*f*
sensorial aferente, 1033*f*
sensorial eferente, 1033*f*
y sinapsis, 1019*f*, 1021*f*
Neurospora crassa, 317, 667
Neurotoxinas, **1015**
Neurotransmisor, **1018**, 1033*f*, 1055
Neutras, 348
Neutrófilos, 1108*t*
Neutrón, 19*f*
NH2, 139*f*
NH3, 195*f*
Niacina, 958*t*
Nicho, **1200**
efectivo, 1199
fundamental, **1199**
Nicotinamida, 177*f*
adenina dinucleótido, **176**
Nidadas, 915*f*
Ninfas, 704*f*
Niño burbuja, 408*f*
Níquel, 839*t*
Nitrificación por la acción de bacterias, 583*f*
Nitrógeno, 20*f*, 572, 839*t*, 849, 849*f*, 850*f*
molecular, 23*f*
Nivel trófico, **1226**, 1226*f*
Nocirreceptores, 1031
Nodo, **543**
o nódulo de Ranvier, 1017
Nódulos, **795**, 849, 849*f*
atrioventricular (AV), **1001**
de Ranvier, **1017**
sinoatrial (SA), **1000**
Nomenclatura binomial, **7**
Noradrenalina, 1071
Norepinefrina, 1020*t*
Noria de agua, 178*f*
Notocorda, **462**, 462*f*, 740
Novo, 397
NPP del océano, 1225*f*
Nucleasa, **971**, 971*t*, 972
Núcleo, **7**, 7*f*, 19*f*, 123*f*, 124, 132*t*, 163*f*, 453*f*, 1033*f*
celular, 603
endospermático, 904*f*
enzimático, 331
polares, **900**
vírico, 781*f*

Nucleoide, **121**
Nucleolo, 123*f*, **124**
Nucleosomas, **372**
Nucleótido, **68**, 68*f*, 311
Nudibranquios, 726
Nuevos linajes, 601
Número
  atómico, **19**
  de divisiones celulares, 251*t*
  de genes en algunos eucariotas, 427*t*
  de genes en un cromosoma, 425*f*
  de nucleotidos secuenciados, 416*f*
  de sobrecruzamientos, 251*t*
  diploide, 246*t*
  haploide, **245**, 246*t*
Nutrición
  animal, 957
  de las plantas, 837
Nutriente(s), 844*f*, **958**
  esencial, **838**, 958
  limitantes, **838**

O

Obesidad, 1066*f*
  genética, 1067*f*
Obtención
  de alimentos, 961
  de dióxido de carbono bajo estrés hídrico, 827
Océano, 1132*f*, 1241*f*
  abierto, 595*f*
  primitivos y propiedades del agua, 25
Octano, 38*f*
Odonatos, 733*t*
Oído, 1032
  externo, **1034**
  interno, **1034**
  medio, **1034**
Ojo(s), 1038*f*
  blancos, 278*f*
  compuesto, **729**, 1036*f*, 1037
  simples, **729**
Olfato, **1042**
Oligodendrocitos, **1016**
Oligopéptido, **51**
Olores, 1044*f*
-oma, 429
Omaso, 968
Omasum, 968*f*
Omatidias, 1036*f*, **1037**
Omnívoros, **628**, 701, 757
Onchocerca volvulus, 729
Oncogén, **385**
Ondas, 202*f*
  de sonido, 1033*f*, 1034*f*
Onicóforo, 703*f*, 728*f*
Oocito, **234**
Oomicetos, 10*f*, 155*f*
Oomycota, 610*f*, 620
Operador, **359**, 365
Opérculo, **983**
Operón, **358**
  lac, 358, 359*f*, 360, 361*f*, 363
  trp, 360*f*, 361*f*
Opisthokonta, 600*t*, 605*f*
Oportunidad ecológica, 558
Opsina, **1039**, 1039*f*, 1041*f*
Optimización alimentaria, 1152
Oraminífera, 621
Órbita de la Tierra, 1141*f*
Órbitas, **20**
Orden, **7**
ORF, **418**
Organela, 122
  dañada, 127*f*
Organelos, 609*f*
Organismo, **68**
  huésped, 569
  modelo, **266**
  multicelular, 698*f*
  simbióticos, 968*f*
Órgano(s), **154**, 919, 920*f*
  del intercambio de gases, 981
  vegetativos, **468**
  y sistemas, 920
Organogénesis, 452*f*, **462**
Orientación, **1166**
  geográfica, **1167**
Origen
  de la replicación, **303**
  de la vida, 45, 552*f*, 553*f*
  de las especies, 4, 481, 484, 526
  de los linfocitos, 1109
Orina, 944*f*, 947*f*
Ornitorrincos, 758
  yosos hormigueros espinosos, 758*f*
Ortópteros, 733*t*
Oruga, 691*f*
Osmoconformadores, **936**
Osmolaridad, **935**
  alta en el interior de la médula, 952*f*
Osmorregulación, **936**
  y estrés osmótico, 935
Osmorreguladores, **936**
Ósmosis, **105**, 106, 814, 936
Osos hormigueros espinosos, 758, 758*f*
Otoño, 1129*f*
Ouabina, **938**
Out-group, 785
Ovario, **459**, 645*f*, 646, 648, 899, 1057*f*, 1089*f*, 1058, 1082
  y ciclo menstrual, 1093*f*
Oviducto, 1089, 1089*f*
  derecho, 1088*f*
Oviparidad, 704*f*, **705**, 749, 1085, 1085*f*
Ovocitos primarios, 1082
Ovogametos, 1082
Ovogénesis, 1082*f*
Ovótida, 1082*f*
Ovoviviparidad, 705, 749, 1085
Ovulación, **1089**
Óvulo, **244**, 452, 645*f*, 899, 1080, 1082
  de erizo, 453*f*
  diploides, 1081*f*
  fecundado, 223*f*
Oxalacetato, 184*f*
Oxidación, **173**, 177*f*, 206*f*
Oxígeno, 20*f*, 91*f*, 173*f*, 175*f*, 571, 839*t*, 980*f*, 985*f*
  a los tejidos, 989*f*
Oxitocina, 1070*f*, **1100**

P

P. aeruginosa, 154, 420
P. aurelia, 1180, 1198, 1199
P. caudatum, 1180, 1199
P. infestans, 595
P53, **236**, 385, 385*f*, 386
Padre homocigótico, 270*f*
Pájaros y dinosaurios con plumas, 762*f*
Paleontología, **550**
Páncreas, 963*f*, **969**, 1057*f*, 1058, 1059*f*
Pandemia, **771**
Pantalla con una rendija, 204*f*
Pantanos, **853**, 1130
Papaína, 630*t*
Papilas gustativas, **1043**, 1043*f*
Parabiosis, **1066**
  de ratones, 1067*f*
Parabronquios, **987**, 987*f*
Paradoja del sexo, 258
Parafilético, 588
Paramecio, 2*f*
Paramecium, 326
Paramecium aurelia, 1180
Paramecium caudatum, 1198
Paranthropus boisei, 765*t*
Paranthropus, 764
Parapodios, **724**
Parasitaria, 672
Parasitismo, **1202**, 1209*t*
Parásito, **609**, 419, 419, 701, 851, 1020
Parasitoide, **888**
  y herbívoros, 888*f*
Parche de membrana, 1015*f*

Pared
celular, **86**, 120, 120*f*, 121*f*, 130, 130*f*, 132*t*, 579*f*, 802, 803*f*, 820*f*
celular primaria, **152**, 152*f*, 638
celular secundaria, **152**, 638
corporal, 694*f*
de capilares, 985*f*
Parénquima, 807*t*
Parsimonia, **546**
Partenogénesis, **721**, 1080
Partes duras de Burgess Shale, 555*f*
Partícula
de comida, 698*f*
de reconocimiento de la señal (SRP), **138**
en suspensión, 715*f*
Parto, **1100**
Pascal (Pa), **815**
Pasillos naturales, 1259
Patch clamping, 1014
Patógenos, **803**, 884, 889*t*
Patrón(es)
de comportamiento fijo (FAP), **1151**
de la presión sanguínea y flujo sanguíneo, 1002
de la segmentación, 458*f*
de RNA, 780*f*
globales de circulación del aire, 1140*f*
globales de la productividad, 1223
Pauta de evolución, 484
Peces
agnatos, 754
agnatos y lampreas, 754*f*
de agua dulce y de agua salada, 936*f*
de aletas lobuladas, 756
de arrecife, 1154*f*
lanceta, 754, 754*f*
óseos, 756
pulmonados, 746*f*, 756
Pecíolo, **797**
Pectina, **152**, 152*f*
Pedigrí, **403**
Pellet, **1072**
Pelo radicular, **802**, 844, 844*f*, 850*f*, 843*f*
Pene, **1083**
falso, 1090
Penicilina, 685
Penicillium, 788
Pensamiento evolucionista, 482
Pentosa, **83**
PEP carboxilasa, **216**
Pepinos de mar, 699*f*
Pepsina, **966**, 971*t*
Pepsinógeno, **966**
Péptido, **52**
Peptidoglucano, **86**, 87*t*, 579*f*
Percebes, 1200*f*
Pérdida, 697
de agua, 827, 942*f*, 943*t*
de agua en las plantas, 817*f*
de calor, 927
Perennes, **631**, 794
Perfil de huellas del DNA, 423, 424*f*
Perforaciones, **806**
Pericarpio, **907**
Pericíclo, **819**
Peridermis, **809**
Periodo
crítico, **1155**
Precámbrico, 552*f*
Permagel, 1139
Permanentes, 1202
Permeabilidad, **100**
selectiva, **101**
Peroxisoma, 123*f*, **126**, 127*f*, 132*t*
Perro
de la pradera, 1168*f*
doméstico, 245*t*
Peso molecular, **25**
Pétalos, **475**, 646, 897
Petirrojo, 1226*f*
Petromizóntidos, 754
Ph, 64*f*
Phaeophyta, 620
Phalaris arundinacea, 1144
Phalaris canariensis, 860
PHAN, 474
Photuris, 1165
Phthirus pubis, 701
PHYA, 869
PHYB, 869
Physocarcus, 818
Physocarpus opulifoliou, 818
Phytophthora infestans, 595, 597*t*, 599
Picea sitchensis, 824, 1215
Píceas, 660
Pico, 727
Pie(s), **717**
tubulares, 739
Piel de la gallina es un vestigio, 486*f*
Pigmento, **201**, 204*f*, 860
retinal, 1039*f*
Pilotaje, **1167**
Pino, 1216*f*
Pinocitosis, **128**
Pinophyta, 632, 660
Pinophytes, 632
Pinos, 660
Pintado cromosómico, 252
Pinus ducampopinus, 791
Pinzamiento zonal, 1014, 1015*f*
Pinzón de Darwin mediano, 494*f*
Piojos, 701*f*
Pirimidinas, **69**
Pirofosfatasa, 52*f*
Piruvato, 177*f*, 179*f*, 183*f*, 194*f*, 195*f*
deshidrogenasa, **183**
Pisaster ochraceous, 1211
Pisum sativum, 266
Pituitaria, 1092*f*
Placa(s)
celular, **230**
cribosas, **807**, 829
del cinetoro, 233*f*
indicadoras, **356**
metafásica, **229**, 249
Placenta, **459**, 749, 750*f*, 1098, 1100*f*
Plan corporal, **690**, 696*f*
Plancton, **597**, 1129
Plantae, 600*t*, 605*f*, 621
Plantas, 216*f*, **467**, 792, 893
base de las cadenas alimenticias, 628*f*
CAM, 217
carnívoras, 852
con agua, 628
con bajo potencial soluto, 818*f*
con esporas, 643*f*
con flores, 560*f*
con semillas, **632**, 659, 660, 661
con semillas tienen tejidos vasculares y producen semillas, 633*f*
de día corto, **868**
de día largo, **868**
de día neutro, **868**
de tipo *Argyroxiphium* de Hawai, 555*f*
herbácea, 792, 793*f*
mutualistas, 847*f*
no tolerantes a la sal, 848*f*
no vasculares, 632, 632*f*, 654
terrestres, 10*f*, 155*f*, 482*f*, 497*f*, , 553*f*, 610*f*, 635, 640*f*, 641*f*, 643*f*, 903*f*
terrestres o embriones, 640*f*
vasculares sin semillas, **632**, 632*f*, 657*f*
verdes, **626**, 636, 650
y agua, 627*f*
y clima local, 628
y hongos micorrizales, 665*f*
y oxígeno, 627
y recursos para la fotosíntesis, 792*f*
y tierra, 627
y viento o al roce, 872*f*
Plantilla, 74
Plántula, **894**, 896*f*
Plaquetas, **239**, 9889, 1106
Plasma, 989
Plásmido, 120*f*, **121**, 391, 576
Ti, **410**
Plasmodesmo, 160*f*, **161**, 802
Plasmodium, 596, 596*f*, 617, 1205, 1206
Plasmogamia, **677**

Plasticidad
fenotípica, **794**, 796
sináptica, **1027**
Plastidios, **201**
Plastocianina, **211**
Plastoquinona, **208**
Plataforma continental, 1132
Platelmintos, 722, 713*f*
Platyhelminthes, 690*t*
Pleiotropía, **283**, 286*t*
Pleiotrópico, 283
Ploidía, **245**, 246*t*
Plumas, 748*f*, **762**
de mar, 691*f*
Pluricelularidad, **154**
PNS, 1007
Población, **4**, 483, 492, 1126, 1173, 1188*f*
independientes, 527*f*
Podios, **739**, 739*f*, 745*f*
Poeciliopsis, 258
Polar, **25**, 98*f*, 873, 1082
Polen, 469*f*, 645*f*, 903*f*
Polillas nocturnas, 1161
Polimerización, **49**
Polímero, **49**, 49*f*
Polimórfico, 286*t*, 402
Polimorfismos
de un único nucleótido (SNP), **402**, 431
Polimorfo, 282
Polinización, 645*f*, **646**, 893, 895*f*, 901
cruzada, **266**, 267*f*, 901
y fecundación, 469
y fertilización, 901
Polinizadores, 646*f*
Polipéptido, **51**
Poliplacóforos, 727
Poliploide, 245, 246*t*, 425
Poliploidía, **349**, 534, 535, 535*f*
Pólipo, **706**
reproductor, 704*f*
Polirribosomas, **345**, 345*f*
Polisacáridos, **84**
que forman un gel, 153*f*
Polispermia, **456**, 456*f*
Polo norte, 1139*f*
Porífera, 690*t*, 707, 713*f*
Porina, 51*f*
Poro(s), 1043*f*
anal, 608*f*
nucleares, 134*f*, **135**
Portadores, **287**, 940
de peines, 709
Posición de flores y vainas, 267*f*
Postulados de Koch, **569**
Potasio, 839*t*
Potencial(es)
Biología, 11
de acción, **872**, 1012*f*, 1013*f*, 1015*f*, 1016*f*, 1026*f*, 1044*f*
de equilibrio, **1010**
de membrana, **845**, 1009, 1010, 1013*f*
de presión, 814*f*, 816*f*
de reposo, **1009**
de soluto, 814, 814*f*, 816*f*
eléctrico, **1009**, 1031
hídrico, **814**, 814*f*, 815, 825*f*
hídrico en suelos, plantas y atmósfera, 816
hídrico y movimiento del agua, 814
osmótico, **814**
posinápticos excitadores, **1020**
posinápticos inhibidores, **1020**
posinápticos y sumación, 1020
Praderas, 793*f*
áridas, 1146*f*
Precámbrico, 550
Predicción, 3
Preorina, **947**
Prepucio, 1087*f*, 1088
Presentación antigénica, **1112**
por proteínas MHC, 1116
Preservación de metapoblaciones, 1192
Presión(es)
de flujo, 830*f*
de pared, **815**
de turgencia, **152**, 815, 817*f*
negativa, 986*f*
osmótica, 997*f*
parcial, **980**
parcial del gas en contacto con el agua, 981
parcial del oxígeno, 980*f*
parciales de los gases, 1000*f*
potencial, 815
radicular, **820**
radicular y gutación, 820*f*
radicular y transporte, 819
sanguínea, 1002, 1003*f*
sanguínea diastólica, **1000**
sanguínea sistólica, **1000**
sanguínea y ciclo cardiaco, 10001*f*
Primasa, **304**
Primates, 7*f*, 545*f*, **763**, 763*f*
Primavera, 1129*f*
Primera forma de vida, 77
Primera ley de la termodinámica, **32**
Primordio foliar, 800*f*
Primula vulgaris, 1186, 1186*f*, 1187
Principio
de exclusión competitiva, **1198**
de Hardy-Weinberg, **504**, 505*f*, 505*f*
de la combinación independiente, 272
de la señalización eléctrica, 1007
de segregación, 270
del origen de la vida, 45
Priones, **58**
Prisma, 204*f*
Probóscide, **647**, 717
Procambium, **800**, 800*f*, 906
Procariotas, **8**
Procesamiento
de información, 858
del piruvato, 177*f*, 182
del RNA, **334**, 371
Procesos evolutivos, 490, 503
Prochloron, 609
Producción
de ATP, 580*t*
de fluidos adicionales, 1086
de proteínas víricas, 778
secundaria, **1230**
y transporte de los óvulos, 1089
Productividad, 1128, 1241*f*
primaria bruta, **1229**
primaria neta (NPP), **1134**, 1223, 1224*f*, 1256
Productor(es)
primario, 597, 689, 1223
secundarios, 598*f*
Productos, **31**, 59*f*, 173*f*
del gen avr, 884*f*
del gen R, 884*f*
Profase, **228**, 251*f*
Profundidad del agua, 1129*f*
Progenitor
femenino, 268*f*, 273*f*
masculino, 268*f*, 273*f*
Progesterona, **1093**
Progreso de reacción, 59*f*, 173*f*
Prolactina, 1070*f*, **1071**
Prolina, 47*t*
Prometafase, **228**
Promotor, **331**, 374
Pronóstico
del crecimiento de la población, 1189*f*
poblacionales, 1190
Proplastidio, 201*f*
Prosencéfalo, **741**
Prosimios, **762**, 763*f*
Prostaglandinas, 162*t*
Próstata, **1086**, 1087*f*
Proteasa, **455**, 778, 779*f*, 969
Protección de la biodiversidad, 1256
Proteína(s), **43**, 49, 52, 136, 139*f*, 195*f*, 239, 340*f*, 361*f*, 390, 490, 779*f*
activa, 166*f*
activadora de catabolitos (CAP), **362**

aislada, 109*f*
canal, 111
cro, un dímero, 54*f*
de anclaje dentro de la célula, 157*f*
de la membrana, **107**, 108*f*
de membrana aislada, 159*f*
de membrana que unen las células, 157*f*
de transporte, **110**
de unión a secuencias TATA, 52*f*
de unión a TATA (TBP), **374**
de unión al DNA, 385*f*
de unión al DNA monocatenario (SSBP), **304**
del complejo principal de histocompatibilidad (MHC), **1116**
G, **164**
implicadas en la síntesis del DNA, 307*f*
inactiva, 166*f*
integral de la membrana, 109*f*
motora, **142**, 145
periféricas, 151*f*
periférica de la membrana, 109, 109*f*
puente, 166*f*
quinasa, **235**
ras, 166*f*
Rb, 239
transmembrana, **109**, 1039*f*
transportadoras, **113**
transporte, 136
vírica radiactiva, 298*f*
y vacunas, 430*f*
Proteín-cinasas, 165
Proteobacteria, 10*f*, 570*t*, 605*f*
Proteoma, **429**
Proteómica, **429**
funcional, 428
Protista(s), **593**, 594, 615
fotosintéticos, 611*f*
Protocolo
de la transferencia Southern, 398*f*
de terapia génica, 409*f*
Protodermis, 800, 800*f*
Protodermo, 905*f*, **906**
Protón, 19*f*
Protooncogenes, **385**
Protóstomo(s), 694, 695*f*, 719
Protóstomos, 714*f*, 715*f*, **716**, 718*f*, 719, 720*f*
evolución, 714
Proyecto Genoma Humano, **415**
Pruebas
en adultos, 405
experimentales, 1210
genéticas, 405
prenatales, 405
Pseudoceloma, 693, 694*f*, 716
Pseudocelomados, **693**, 693*f*
Pseudogén, **425**
Pseudomona aeruginosa, 154, 420, 421
Pseudópodos, **142**, 607*f*, 608
Psilophyta, 632
Psilotophyta, 656
Psilotum nudum, 632, 636, 656
Pteridophyta, 632, 657
Pterosaurios, 545*f*
Púas, 796, 797*f*
Pubertad, 1064, 1091, 1092*f*
Puissance d'hydrogène, 29
Pulmón(es), **979**, 985, 985*f*, 998*f*
del ave, 987*f*
Pulpos, 727
Pulse-chase, 226
Pulso
cardíaco, 1061*f*
seguimiento, 137
Punta, **543**
Punteaduras, **806**
Punto
crítico, 1248
de control del ciclo celular, **236**
de partida, 925
Pupación, **705**
Pupila, **1037**
Pureza de la DNasa en la estructura de la cromatina, 373*f*
Purinas, **69**, 69*f*
PVA, 1192*f*
Pyrococcus, 10*f*

Q

Quelíceros, **730**
Queratina, 142*t*
Quetas, **724**
chamuscadas, 280
Quiasma, **249**
Quilomicrones, **971**
Quimeras, 755
Quimiocinas, 1106
Quimiolitótrofos, **580**
Quimioorganótrofos, **580**
Quimioquinas, 1108*t*
Quimiorreceptores, **1031**
Quimiósmosis, **188**
Quimiotaxis, **602**
Quimotripsina, 971*t*
Quinasa ciclina-dependiente, **235**
Quinidina, 630*t*
Quinina, 87*t*, 630*t*
Quitones, **725**, 727
Quitridio, **670**, 681*f*

R

Rábula, 701
Radiación, **926**
adaptativa, 555*f*, **558**, 649
de las angiospermas, 649
infrarroja, 1041*f*
solar por unidad de superficie, 1139*f*
Radicales libres, **36**
Radícula, 905*f*, **906**
Radio y cúbito, 489*f*
Rádula, **726**
Raíces, **471**, 819*f*, 820*f*, 849*f*
adventicia, **794**
de apoyo, 795*f*
en los cultivos de tejidos, 876*f*
laterales, **793**
modificadas, 794
principal, 793
tipo *snorkel*, 795*f*
y meristemas apicales y la elongación celular, 801*f*
Rama, **543**, 795
Ranas, 757
Rangos geográficos, 1239*f*
Raquitismo andrajoso, 788*f*
Ras, **166**
Rasgo(s), **266**
cualitativos, 284
cuantitativos, **284**
de selección sexual, 523*f*
del comportamiento, 1150*f*
vestigial, **486**
Raspadores, 700
Rátidas, 533*f*
Ratón(es), 922, 1066*f*
del cactus, 14*f*
Rayas, 755, 808
Rayo(s), 146*f*
gamma, 202*f*
x, 202*f*
Reabsorción
selectiva, 944
túbulo proximal, 948
Reacción(es)
acrosomal, **1097**
acrosómica, 454
de condensación, **50**, 69*f*
de deshidratación, **50**, 97*f*
de oxidación-reducción, **173**
de síntesis del DNA, 302*f*
en cadena de la polimerasa (PCR), **395**, 396*f*
endergónico, 173*f*
espontáneas, 34

exergónica, 173*f*
química, **24**
químicas, evolución química y energía química, 31
redox, **173**
Reactantes, **31**, 59*f*, 173*f*
Realimentación, 925
negativa, 925*f*, 926, 927*f*
Receptor(es), 140*f*, 165*f*
de auxina, 865
de células B (BCR), **1111**, 1112*f*, 1113*f*
de células B y células T, 1111, 1111*f*
de células T (TCR), **1111**, 1112*f*, 1113*f*
de electrones, **173**
de hormonas esteroideas, **1073**
de luz azul, 860
de luz roja/del extremo rojo, 867
de reconocimiento de patrón, **1106**
de señales, **163**
de SRP, 139*f*
en citosol, 163*f*
sensorial, 1007*f*, 1031*f*
tirosín-cinasas (RTK), **166**
Recesivo, **269**, 282
Recolonización, 1184
Recombinación
del DNA, 1115*f*
genética, **255**, 1113
Recommended Dietary Allowance (RDA), 958
Reconocimiento antigénico y selección clonal, 1110
Recto, 963*f*, **973**
Recuento directo, 1255
Recuperación, 563
Recursos naturales, 1250*f*
Reducción, **173**, 177*f*, 206*f*
de los gametofitos, 643*f*
Reductores de sulfatos, **575**
Reflejo, **965**, 1007, 1007*f*
de retracción de la branquia, 1026*f*
Refractarios, **1016**
Refuerzo, **538**
Regeneración, **692**
Regiones
constantes (C), **1113**
no codificantes del DNA, 335*f*
templadas, 1129*f*
variables (V), **1113**
Registro fósil, **484**, 548
Regla de Hamilton, **1168**
Regulación, 925
alostérica, **62**, 359
del equilibrio hídrico y electrolítico, 945, 952
génica, 362*f*, 371
génica y flujo de información, 353
Reino, **7**
animal, 9*f*
de las plantas, 9*f*
de los hongos, 9*f*
monera, 9*f*
protista, 9*f*
Relación(es)
entre cáncer y defectos de la regulación génica, 384
entre especies de la zona, **1255**
entre superficie del área y volumen, 921
tróficas de los ecosistemas, 1227*f*
Reloj
circadiano, **1167**
molecular, **551**
Remodelado de cromatina, **371**
Reparación
de emparejamientos erróneos, 311
de errores y daños, **310**
de nucleótidos por escisión, **312**, 312*f*
Repaso de los reguladores del crecimiento vegetal, 881
Repeticiones
de secuencia simples, 423
en tándem de número variable (VNTR), 423
Réplica, 247*f*
de los extremos de los cromosomas lineales, 308
de placas, 355, 356*f*
Replicación, 309*f*
del DNA, 304*f*
Repolarización, **1012**, 1013
Represión
catabólica, **362**
catabólica y regulación génica, 362*f*
Represor, **358**, 365
Reproducción, **67**, 223, 747, 1086*f*, 1177*f*
animal, 1079
asexual, **223**, 254, 259*f*, 602*f*, 894, 1080, 1081*f*
asexual y sexual, 1080
de las plantas, 892, 893
de los mamíferos, 1090
sexual, 254, 259*f*, 602*f*, 893, 1080
y ciclos vitales, 704
Reptiles, **761**, 762
Residuos, **51**
Resistencia (R), 884, 1258
a los fármacos, 493*f*
sistémica adquirida (SAR), **886**, 886*f*
Resonancia, 206*f*
Respiración, 175*f*, 942*f*, 979, 979*f*
aeróbica, 851*f*
celular, **178**, 179*f*, 582
celular y fermentación, 170
Respuesta
a infecciones futuras: la memoria inmunológica, 1121
celular, 164*f*
de defensa, 884
de elongación celular, 865
de lucha o huida, **1061**
hipersensible (RH), **884**, 884*f*, 886*f*
humoral, **1120**, 1120*f*
inflamatoria, **1106**
inflamatoria de la inmunidad, 1107*f*
inmune adquirida, **1108**, 1119
inmune adquirida: activación, 1116
inmune adquirida: reconocimiento, 1108
inmune innata, **1106**
inmune primaria, **1121**
inmune secundaria, **1121**, 1122*f*
lucha o abandona, 1003
mediada por células, **1120**
primaria, 1122*f*
RH, 885
y patógenos, 886*f*
Restricciones históricas, 500
Resumen
de la fotosíntesis, 199
del desarrollo en *Arabidopsis*, 468*f*
Retículo, 125
endoplasmático, 123*f*
endoplasmático liso, 123*f*, **125**, 803*f*
endoplasmático rugoso, **125**, 125*f*, 803*f*
sarcoplásmico, **1050**
Retina, **1037**
Retinal, **1039**, 1039*f*
Retorno de fluido, 997*f*
Retroalimentación
negativa, 1056*f*
negativa o retroinhibición, **1056**
positiva, **1014**
Retroinhibición de la liberación de ACTH por el cortisol, 1069*f*
Retrovirus, **407**, 408*f*, 780, 787
asociados con el cáncer, 787*f*
Revestimiento del estómago, 967*f*
Revisión de la respiración celular, 175
Revolución del oxígeno, 571
Rhizaria, 587, 600*t*, 605*f*, 621, 849
Rhizopus stolonifer, 682
Rhodophyta, 622
Ribonucleoproteínas nucleares pequeñas, **336**

Ribonucleótidos, **69**
Ribosa, 68*f*, 171*f*, 177*f*
Ribosoma, 120*f*, **121**, 121*f*, 123*f*, 124, 125*f*, 132*t*, 134*f*, 337, 342*f*, 779*f*
y mecanismos de traducción, 342
Ribozima, **77**, 344
Ribulosa bifosfato (RuBP), **214**
Riñón, **945**, 946*f*, 1057*f*, 1058, 1065*f*
Riqueza de especies, **1217**, 1218
en las comunidades ecológicas, 1217
estimación, 1247*f*, 1217*f*
Rizobio, **849**
Rizoides, **655**
Rizoma, **796**, 894, 896*f*
RNA, **69**, 137*f*, 391*f*
mensajero, **319**
polimerasa, **304**, 319, 331*f*
polimerasa y enlace fosfodiéster, 330*f*
polimerasas eucarióticas, 334*t*
replicasa, **779**
ribosomal (rRNA), **342**
transcrito primario, 371
transferente (tRNA), **339**, 341*f*
Rocas, 840*f*
sedimentarias, **484**
Roce o viento, 889*t*
Roedores, 545*f*
Rombencéfalo, 741
Rosetas, 795
Rotífera, 690*t*
Rotíferos, 722
RpoB, 492, 493
Rubisco, **215**, 827
Rueda de molina, 178*f*
Rumen, 968*f*
Rumiantes, **968**, 968*f*
Ruta
endocrina, 1056*f*
neuroendocrina, 1056*f*
neuroendocrina-endocrina, 1056*f*

S

S. typhimurium, 1110
Sacarosa, 102*f*, **218**, 218*f*, 834*f*
Saccharomyces cerevisiae, 8, 193, 370, 417, 421, 417, 421, 667, 668, 685
Saco embrionario, 895*f*, **900**
Sal, 951*f*
Salamandras, 757
Salicina, 630*t*
Salida de la célula infectada, 780
Salmón, 923
Salmonella typhimurium, 1110
Salmones, 941*f*
Sálpidos, 753*f*
Sangre, **917**, 947*f*, 980*f*, 983*f*, 985*f*, 989
ABO, 993
al asa de Henle, 952*f*
fluido intersticial y el aparato linfático, 996
Saprofito(s), **609**, 666, 1223, 1231*f*
primarios, **1226**
y carroñeros, 599*f*
Sarcómero, **1046**, 1047*f*
Sarcopterigios, 756
Sarracenia purpurea, 798
Sauce, 1216*f*
Savia
del xilema, **823**, 823*f*
elaborada, 830*f*, 831*f*
Sceloporus, 1085
Schistosoma mansoni, 723
Schizophyllum commune, 670
Scolytinae, 1202
Secciones de cromosomas
densamente empaquetados, 124*f*
poco empaquetados, 124*f*
Secretina, **970**, 1059, 1061
Secuencia
de aminoácidos, 1113*f*
de bases del DNA, 400*f*
de fecundación del erizo de mar, 454*f*
de la germinación, 910*f*
de señal, 139*f*
de señal del ER, 138
reguladora, **427**
Shine-Dalgarno, 343
Secuenciación, 401*f*
de DNA por el método didesoxi, 399
de genomas completos, 416
didesoxi, 400*f*
en perdigonada, 416, 417*f*
experimental, 1245
Secuenciamiento directo, 574, 601
Secuencias, 325*f*
del operador, 365*f*
reguladoras, 374
repetidas y perfil de huellas del DNA, 423
simples, 423*f*
Secuoyas, 660
Sedimento, 133
Segmentación, 452*f*, **457**, 459*f*
Segunda ley de la termodinámica, **34**
Segundos mensajeros, **165**, 858, 1020, 1075
y aptitud, 496
Selección, 493
artificial, **628**
de linaje, 1168
direccional, **508**, 509*f*
disruptiva, **510**, 510*f*, 534*f*
equilibradora o ventaja heterocigótica, 508
estabilizadora, **509**, 510*f*
natural, **4**, 490, 503, 505, 508, 526, 629*f*
purificante, 508
sexual, **520**
sexual en elefantes marinos machos, 522*f*
Selectivamente permeable, 1010
Selectividad, 562
Sembrar, 570
Semen, **1086**
Semibalanus, 1200
Semilla, 267*f*, **468**, 632, 644, 644*f*, 877, 892, 905, 905*f*
Senescencia, **881**, 881*f*
Sensible, 1155
Sensor, 926
Señal(es), 1162, 165*f*, 166*f*
célula-célula: una visión general, 1055
de estímulos, 1151
de las células, 887*f*
de localización nuclear (NLS), **135**
eléctricas, 1033*f*
eléctricas en los animales, 1006
endocrina, 1056*f*
extracelulares, 378*f*
gravitrópica, 871
hormonal, 1059*f*
intercelular, 164*f*
neuroendocrina, 1056*f*
químicas de los animales, 1054
Sépalos, **475**, 646, 897
Sepias, 727
Seres humanos, 459*f*, 482*f*, 497*f*, 764
fósiles, 763
Serina, 47*t*
Serjania brachycarpa, 534
Serotonina, 1020*t*, **1026**
Serpientes, 761, 761*f*
Servicios al ecosistema, **627**, 1256
Sesgo
por abundancia, 550
por hábitat, 550
taxonómico, 550
temporal, 550
Sésiles, **620**, 696
Shepherdia, 534
Shock, 57
SIDA, **771**, 1119
Sifón, 45*f*, **721**
Sigma, 332*f*
Silenciadores, **377**
Silicio, 20*f*
Silphium laciniatum, 794
Simbiosis, **605**, 611*f*, 672, 846, 968

Simetría
bilateral, **692**, 693*f*
corporal, 738*f*
radial, **692**, 693*f*
y cefalización, 692
Similitud de los cromosomas en las células hijas, 251*t*
Simpatría, **533**
Simplasto, **819**
Simportador, 832, 939
Sinapomorfia, **544**, 547*f*, 600
Sinapsis, **249**, 1018, 1027*f*
de los homólogos, 251*t*
Síndrome
alcohólico fetal (FAS), **1099**
de Down, **261**
de estrés respiratorio, 988
de inmunodeficiencia adquirida, **771**, 1119
de Klinefelter, **252**
de Marfan, **283**
de Turner, **262**
SINE (elementos nucleares breves intercalados), **548**
Sinérgidas, 904
Síntesis
de arginina, 317*f*
de DNA a partir de RNA, 391*f*
de DNA, 299, 303, 303*f*
de la hebra conductora en la replicación del DNA, 304*f*
de la hebra retrasada, 306*f*
del ß-caroteno, 410, 410*f*
Sipuncula, 690*t*
Sistema nervioso
autónomo y procesos internos, 1023*f*
de los vertebrados, 1022
Sistema(s), **31**, 920
de endomembranas, **126**, 132*t*, 136
de tejido dérmico, **800**
de tejido primario, 800
de tejido vascular, 800
del complemento, 1119
endocrino, **1054**
excretor, 943
homeostático, 974*f*
inmunitario, 775*f*, **771**, 1109
inmunitario de los animales, 1104
linfático, **1109**
nervioso autónomo, **1022**
nervioso central, **1007**, 1031*f*
nervioso parasimpático, **1022**
nervioso periférico, **1007**
nervioso simpático, **1022**
nervioso somático, **1022**
radicular, **792**, 793
radicular y vascular, 792*f*
radiculares y de vástagos, 793*f*
sensitivos y movimiento de los animales, 1030
sensitivos, señales y respuestas de las plantas, 857
sensoriales, el CNS y efectores, 1031*f*
vascular, 792
vascular hidráulico, 739
Sistemina, 162*t*, **887**
Sístole, **999**
Sitio de unión CAP, **362**
Skypilots, 904
Small nuclear ribonucleoproteins, **336**
Smooth, 296
SNP, 431
SnRNP, 336
Sobrecruzamiento, **249**, 255
desigual, 423, 423*f*, 425*f*
Sobrenadante, **134**
Sodio, 20*f*, 848*f*
Software, 164
Solapamiento de nichos, 1199*f*
Solubilidad
del gas en el agua, 981
en agua (moles/litro), 943*t*
Solución, **25**
hipertónica, 106*f*
hipotónica, 106*f*
isotónica, 106*f*
Soluto(s), 100*f*, **105**, 814, 935, 935*f*, 981
Solvente, 25
Soma, **1008**
Somatostatina, **1055**
Sombra orográfica, **1141**, 1141*f*
Somita(s), **462**, 463*f*, 741
Sonda, **393**
de presión de xilema, 825
Sonido, 1031*f*
Sopreno, 97*f*
Soredio, **684**
Sphagnum, 653, 853
Sphenophyta, 632, 656
Spirochaetes, 570*t*
Splicing, 1114
Sprint, 701
SRP, 139*f*
ß-caroteno, 410*f*
STAT, 383*f*
Stramenopila, 600*t*, 605*f*
Streptococcus, 297
Streptococcus pneumoniae, 296, 296*f*
Streptomyces coelicolor, 332
Streptomyces, 586
Súber, 809*t*
Suberina, 820
Subespecies, **530**
Subunidad(es)
de tubulina, 233*f*
grande del ribosoma, 121*f*
pequeña del cromosoma, 121*f*
Suburbanización y pérdida de hábitats en Norteamérica, 1252*f*
Succinato, 184*f*
Succinil-coA, 184*f*
Sucesión, **1213**
desarrollo de las comunidades, 1213
primaria, **1213**
secundaria, **1213**
Suelo, 840*f*, 841, 842
maduro, 841*f*
Suero, **239**
Suga, 1216*f*
Sulfolobus, 10*f*
Sulfuro, 839*t*, 958*t*
Sumación, 1021
Sumidero, **828**, 830*f*
Suministro de sangre al asa de Henle, 952*f*
Superficie
celular, 151
corporal, 942*f*
del área y el volumen, 922*f*
Supervivencia, 1174, 1177*f*, 1182*f*
Supresor de tumores, **236**, 385, 385*f*
Surco de división, 229*f*, 230
Surfactante, **988**
Suspensívoros, **699**, 961
Sustancia inhibidora mülleriana, **1064**
Sustrato, **58**, 60*f*, 165*f*
fosforilado, 178*f*
Sym, 605

T

T. maritima, 420
T. rhodesiense, 597*t*
Tabiques, 669
Tabla
de agua, 1234
de Punnett, 270
de vida, 1191*f*, **1174**
Taiga, **1137**
Tallo, 76*f*, 145*f*, 191*f*, 795, 798*f*, 802*f*, 866
crecimiento, 866
del cactus, 797*f*
Tamaño
de las nidadas, 915*f*
de los huevos, 915*f*
Tampones, 30
Tanque de agua, 178*f*
Taq, 396
Tardígrados, 728*f*

Tasa
de deforestación, 1252*f*
de descomposción, 1232*f*
de incremento finita, **1179**
de incremento per cápita, **1177**
de mortalidad, 1175*f*
intrínseca de crecimiento, **1178**
metabólica, **922**
neta de reproducción, 1176
Taxia, **1166**
Taxol, 630*t*
Taxones, **7**, 1248*f*
Taxonomía, **7**, 594
lineana, 7
Técnica
de fijación de membrana, **1014**
de fijación de membrana y estudios de los canales únicos, 1014
del DNA recombinante, 390
Tecnología del DNA recombinante, **390**
Tejido(s), **154**, 460, 691, 800, 805*f*, 917, 989*f*
adiposo, 929
adiposo marrón, **929**, 929*f*
basal, 801*f*
conectivo, **917**, 917*f*
conectivo laxo, **917**
dérmico, 801*f*, 803
elástico, 996*f*
embrionarios, 460*f*, 471*f*
epiteliales, 919
eréctil del pene, 1087*f*
fibroso, 996*f*
fundamental, 472
linfoide asociado a mucosas (MALT), 1109
maduros, 805*f*
muscular, **918**, 918*f*, 996*f*
nervioso, **918**, 918*f*
nutritivos, 645*f*
órganos y sistemas, 916
vascular, 216, 472, 801*f*, 819, 819*f*
Tejos, 660
Teleósteos, 756*f*
Telofase, **229**, 229*f*, 251*f*
Telomerasa, **309**
y acortamiento de los telómeros durante la replicación, 309*f*
Telómero, **308**, 308*f*, 309*f*
Temperatura, **32**, 64*f*, 1142, 1241*f*
del cuerpo y homeostasis, 927
bajas, 59*f*
bajas del agua, 981
bajas y humedad, 1232*f*
Tendones, **1046**
Tenebrio molitor, 276
Tensión superficial, **27**, 821
Tentáculos, **727**
del gusano pluma, 691*f*
Teoría, **1**, 3
celular, **2**
cromosómica, 276
cromosómica de la herencia, **274**, 275
de la biogeografía de las islas, 1217
de la endosimbiosis, **604**, 605*f*
de la evolución por la selección natural, 4
de la selección clonal, **1110**
de la tensión-cohesión, **821**
del germen de la enfermedad, **569**
Terapia génica, 406, 409
Terminación, **61**, 332, 343, 345
Termoclina, **1129**
Termófilos, **574**, 575
Termorreceptores, **1031**
Termorregulación, **927**
Termotoga, 10*f*
Terocariota, 677
Test ELISA, 1122*f*
Testículo(s), 1057*f*, **1058**, 1082, 1087*f*
Testosterona, **1064**, 1090
Testudinos, 760
Tetra, 249
Tétrada, 246*t*, 249
Tetrahymena, 77, 326
Tetrápodos, **560**, 742
Textura, 842
Thermoplasma, 10*f*
Thermotoga maritima, 420
Thermus aquaticus, 396, 571, 1144
Thiomargarita namibiensis, 578
Thiomargarita, 578
Thlaspi caerulescens, 852
Tiburón, 691*f*, 755, 755*f*, 938*f*, 939*f*
Tiempo, 207*f*
atmosférico, **1133**
geológico, 484
Tigmotropismo, **872**, 872*f*
Tilacoides, **129**, 129*f*, 200*f*, 201
Timina, 72*f*
Tinción de Gram, **579**, 579*f*
Tioles, 40*t*
Tipo(s)
de aprendizaje complejos, 1155
de comportamiento, 1150
de desperdicios nitrogenosos: impacto en el equilibrio hídrico, 942
de ecosistemas acuáticos, 1127
de músculo, 1050
de mutaciones puntuales, 349*t*
de mutaciones en el metabolismo de la lactosa de *E. coli*, 356*t*
de sangre ABO, **993**
de selección natural, 508
ecosistemas terrestres, 1133
salvaje, **276**
simples de aprendizaje: condicionamiento clásico e impronta, 1155
Tiroides, 1057*f*
Tirosina, 47*t*
Tiroxina, 162*f*, **1062**
Tolerancia, **1214**
Tonoplasto, 834, 848
Tonos, **1032**
Top-down, 1204, 1205
Topoisomerasa, **304**
Tórax, 731
Torpor, 929
Torrentes, 1130
Tortugas, 760, 760*f*
Totipotentes, **804**
Toxicidad, 943*t*
Toxinas, 334
y transcripción, 334*t*
Toxoplasma, 597*t*, 618
Tracto digestivo, 966*f*
Traducción, **320**, 337, 339*f*, 353
en bacterias, 343*f*
Tragopogon, 536, 537
Trans, 1039
Transcripción, 33*f*, **320**, 332*f*, 339*f*, 380*f*
en bacterias, 330
y maquinaria de traducción, 567*t*
y procesamiento del RNA en los eucariotas, 333
y traducción, 329
y traducción ocurren simultáneamente en bacterias, 338*f*
Transcriptasa inversa, **391**, 779
y síntesis de DNA a partir de RNA, 391*f*
y síntesis de DNA de doble hebra de un patrón de RNA, 780*f*
Transcriptoma, **429**
Transcrito primario de RNA, **335**
Transducción, **1031**
de señales, **163**, 164*f*, 858, 859*f*, 1074, 1075*f*
Transductores de señal y activadores de la transcripción (STAT), **383**
Transferencia
lateral de genes, **420**, 421*f*, 588
Northern, 398
Southern, 399
Western, 398
Transformación, **296**, 393, 510
Transgénico, **404**

Transición, 485
del individuo joven al adulto, 1064
Translocación, **252**, 344, 349, 828
Transmisión, **781**
Transpiración, **798**, 814
y tensiones de hojas a raíces, 822*f*
Transportador(es), **832**, 846
de electrones, 176
Transporte, 45
activo, **115**, 116*f*, 832, 832*f*, 940
de agua y azúcar en las plantas, 813
de auxina, 874*f*
de electrones y quimiósmosis, 187
de linfocitos, 1109
de oxígeno a los tejidos, 989*f*
del semen, 1087
pasivo, **113**, 832, 832*f*
polar de la auxina, 873
Transversal, 1050
Tráquea, **942**, 984, 985, 985*f*
Traqueidas, **638**, 806
Tratamiento, 404
Treonina, 47*t*
Triblásticos, 691
Tribulus cistoides, 495, 1201
Tribulus, 498
Trichomonas, 616
Tricomas **804**, 804*f*
Tricomonas, 597*t*
Tricópteros, 733*t*
Triglicérido, **1066**
Trigo, 178*f*
Triosas, **83**
Triplete, 323*f*
Tripsina, **970**, 971*t*
Tripsinógeno, **969**
Trisomía, **261**
Triyodotironina, **1063**
tRNA, 340*f*
Trocófora, **715**
Trofoblasto, 459
Trompas de Falopio, **459**, 1089
Tronco encefálico, **1024**
Tropomiosina, **1049**, 1049*f*
actividad muscular, 1049*f*
Troponina-tropomiosina, 1050*f*
Trp, 360
Trypanosoma cruzi, 597*t*
Trypanosoma gambiense, 597*t*
Tsuga, 1215
Tsunami, 562
Tubérculos, 795*f*, **796**
Tubo
colector, 946*f*, 952*f*, 954*t*
criboso, **828**, 829*f*
de cristal, 45*f*
de Malpighi, **943**, 944*f*
digestivo, 963
fotoeléctrico, 204*f*
neural, **462**, 462*f*
polínico, **469**, 904, 904*f*
Tubocurarina, 630*t*
Túbulo(s)
distal, 954*t*
proximal, 948*f*, 954*t*
T, 1050
Tumor(es), 385*f*
benigno, **238**, 238*f*
Tundra, **1138**
ártica, 1139*f*
Tunicados, 753
Turba, **853**
Turgentes, **815**

U

Ubicación de la distribución de especies actual y pasada, 1210
Ubiquinona, **187**
Ultravioleta, 202*f*
Ulva, 652
Ulvophyceae, 652
Umami, **1044**
Umbral potencial, 1012
Unidad de masa atómica (amu), **20**
Uniformidad, 1218
Unikonta, 601*f*
Unión(es), 146*f*
cooperativa, 990
cruzadas, 152*f*
de hendidura, 160*f*, 161
de proteínas al DNA, 365
estrecha, **156**
fosfodiéster, 69, 69*f*
Upstream, 1073
Uracilo, 68*f*
Urea, 102*f*, **942**, 952*f*
Uréter, **946**, 1087, 1087*f*, 1089*f*
Urocordados, **740**, 753
Uso restringido de un hábitat, 1199*f*
Uta stansburiana, 914, 1176
Útero, **459**, 459*f*, 1088*f*, 1089

V

Vaciado de escayola, 549
Vacuna, **773**, 776, 1105, 1122
Vacunación y sistema inmunitario, 775*f*
Vacuola, **128**, 128*f*, 132*f*, 608*f*, 802, 803*f*, 848*f*
contráctil, 608*f*
de alimentos, **608**
Vagina, **1089**, 1089*f*
Vaina, 267*f*
de mielina, **1017**
Valencia, **20**
Valina, 47*t*
Válvula(s), **996**
atrioventricular, 999*f*
semilunares, 999*f*
Variabilidad de las lluvias, 1143*f*
Variación(es), 492
en el ambiente físico, 286*t*
en el ambiente genético, 286*t*
en la diversificación de los hongos, 673
en la población, 492
en los ciclos vitales, 612, 677
genética, **508**
Vasa recta, **952**
Vaso(s)
deferentes, 1087*f*
linfáticos, 980*f*
portador de hemolinfa, 995*f*
quilífero, 969
sanguíneo, 238*f*, 946*f*, 980*f*, 1070*f*
Vector, **391**
de clonación, **391**
Vegetación, 1130*f*
emergente, **1130**
Vejez: respuestas de crecimiento, 873
Vejiga, **946**
natatoria, **756**
urinaria, 1087*f*, 1087*f*, 1089*f*
Velíger, 726
Vellosidades, **924**, 968
Vena(s), 996*f*
cavas, **999**
cava inferior, 999*f*
cava superior, 999*f*
pulmonares, **999**, 999*f*
renal, 946
Veneras, 725
Ventaja del segundo macho, **1084**
Ventana oval, 1034*f*, **1035**
Ventilación, 979*f*
de los pulmones de las aves, 987
de presión negativa, **986**, 986*f*
del pulmón humano, 986
ram, 983
Ventrículo(s), **997**
derecho, 999*f*
izquierdo, 999*f*
Venus atrapamoscas, 872*f*
Vertebrados, 7*f*, 482*f*, **486**, 497*f*, 698, 737, 755, 756, 757

Vértebras, **741**
Vesícula(s), 96*f*, 126*f*, 144*f*
  biliar, 963*f*, **970**
  de transporte, 140*f*
  de transporte, 145*f*
  del aparato de golgi, 128*f*
  seminales, **1086**, 1087*f*
  sináptica, **1019**, 1019*f*, 1033*f*
Vestigio, 486, 486*f*
Vía
  de síntesis del ß-caroteno, 410*f*
  metabólica, **317**
  metabólica de la síntesis de arginina, 317*f*
Vicarianza, **531**, 532, 532*f*
  en las rátidas, 533*f*
Vimentina, 142*t*
Vinblastina, 630*t*
Virión, **774**
Viruela, 787*f*
Virulencia, **296**, 430, 771, 884
Virus, **135**, 298*f*, 774*f*, 769, 786
  ambisentido, **783**
  de DNA de doble hebra, 787
  de doble hebra, 787*f*
  de inmunodeficiencia humana (HIV), **771**, 1119
  de RNA de doble hebra, 788, 788*f*
  de RNA de transcripción inversa, 787
  de RNA de una sola hebra de sentido negativo, 788, 788*f*
  de RNA de una sola hebra de sentido positivo, 789, 789*f*
  de sentido negativo, **783**
  de sentido positivo, **783**
  del sarampión, 788*f*
  emergentes, enfermedades emergentes, 784
  envueltos, 778*f*
  mosaico del caupí, 789*f*
Visión del color, 1041*f*
Vista, 1037
Vitamina(s), 958*t*, **959**
  B1, 958*t*
  B12, 958*t*
  C, 958*t*
  D, 958*t*
Viviparidad, 704*f*, 1085
Vivíparos, **705**, 749
Voltaje, **845**, 1009
Voltio, **1009**
Volumen de la cavidad torácica, 986*f*

W

Wolbachia, 587
World Park Congress, 1259
Wuchereria bancrofti, 729

X

Xanthium, 868
Xenopus laevis, 234
Xenoturbella, 738, 740
Xeroderma pigmentosum, **312**, 313, 384
Xilema, **806**, 806*f*, 807*t*, 809*t*, 820*f*, 821*f*, 823, 823*f*

Y

Yema(s), **453**
  apical, 795
  axilares, **795**

Z

Zea mays, 847
Zigosporangio, **670**
Zigoto, 641*f*, 904*f*
Zona(s)
  afótica, **1128**, 1132
  béntica, **1128**, 1132
  de abscisión, **881**
  de división celular, **801**
  de elongación celular, **801**
  de maduración, **844**
  de maduración celular, **801**
  fotoide, 1128, 1132
  híbridas, **538**
  intermareal, **1132**
  limnética, **1128**
  litoral, **1128**
  oceánica, **1132**
  pelúcida, **453**, 457
Zygomycota, 682

Claves

Concepto clave Información destacada

El círculo dorado te ayuda a elegir la información importante.

Para practicar **PREGUNTA** **EJERCICIO**

El círculo azul te ayuda a practicar lo que has aprendido.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

Deberías ser capaz de...

El cuadro Comprueba si lo has entendido repasa información importante y te hace preguntas para que la apliques.

Mano señalizadora

Los «señalizadores» indican cuáles son las partes importantes de las figuras.

TABLA RESUMEN

Las Tablas Resumen repasan la información importante.

Hay un listado completo al final del libro.

Experimento

Los Cuadros de Experimento enseñan cómo trabajan los científicos con los datos.

BIOHABILIDADES

Las BioHabilidades muestran las habilidades que practican los científicos.

Hay un listado completo al final del libro.

En **www.masteringbio.com** también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.ª ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.

Los recursos *online* amplían los conocimientos aprendidos en el libro de texto.

MB **Web Animation** en www.masteringbio.com

Los recuadros Web Animation son una revisión de temas importantes del libro de texto.

MB *BioFlix* en www.masteringbio.com

Las animaciones en 3D de BioFlix ilustran temas de dificultad en Biología.

TABLAS RESUMEN

2.2	Propiedades del agua
2.3	Seis grupos funcionales habitualmente unidos a los átomos de carbono
3.1	Funciones de las proteínas
3.3	Estructura de las proteínas
5.1	Los polisacáridos tienen una estructura variable
7.1	Diferencias en la estructura de células eucariotas y procariotas
7.2	Componentes de las células eucariotas
7.3	Filamentos del citoesqueleto
11.1	Estructuras implicadas en la mitosis
12.2	Lenguaje empleado para indicar la carga cromosómica de una célula
12.3	Diferencias clave entre la mitosis y la meiosis
13.1	El modelo de Mendel para explicar los resultados de un cruce entre líneas puras
13.2	Algunas extensiones de las leyes de Mendel
14.1	Proteínas implicadas en la síntesis de DNA
16.3	Tipos conocidos de mutaciones puntuales
16.4	Algunos tipos de mutaciones a nivel cromosómico
19.1	Algunas herramientas y técnicas frecuentes en ingeniería genética
21.1	Cuatro procesos esenciales del desarrollo
25.4	Mecanismos evolutivos
26.2	Conceptos de especie
26.3	Mecanismos de especiación simpátrica
26.4	Desenlaces del contacto secundario
28.1	Características de los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya
28.3	Seis métodos generales para obtener energía y carbono
29.2	Principales linajes de eucariotas
35.1	Características de los virus frente a características de los organismos
35.2	La diversidad de los genomas virales
36.1	Componentes del cuerpo primario de la planta
36.2	Componentes del crecimiento secundario
39.3	Sistemas sensoriales selectivos en las plantas
42.1	Características de los desperdicios nitrogenosos producidos por los animales
42.2	Estructura y función de la nefrona y el tubo colector
43.3	Enzimas digestivas
46.1	Tipos de músculo en vertebrados
49.1	El sistema inmune innato
49.3	Activación del sistema inmune adquirido
49.4	Función de los componentes del sistema inmunitario adquirido
53.1	Interacciones de las especies

BIOHABILIDADES

1	Interpretación de gráficos
2	Interpretación de árboles filogenéticos
3	Uso de pruebas estadísticas e interpretación de las barras de error estándar
4	Interpretación de estructuras químicas
5	Logaritmos
6	Realización de mapas conceptuales
7	Uso de la electroforesis para separar moléculas
8	Observación de estructuras y procesos microscópicos
9	Combinación de probabilidades

SISTEMA MÉTRICO

Medida	Unidad de medida y abreviatura	Equivalencia en el sistema métrico	Conversión de unidades métricas a unidades inglesas
Longitud	kilómetro (km)	$1\ km = 1.000\ m = 10^3\ m$	$1\ km = 0{,}62$ millas
	metro (m)	$1\ m = 100\ cm$	$1\ m = 1{,}09$ yardas $= 3{,}28$ pies $= 39{,}37$ pulgadas
	centímetro (cm)	$1\ cm = 0{,}01\ m = 10^{-2}\ m$	$1\ cm = 0{,}3937$ pulgadas
	milímetro (mm)	$1\ mm = 1.000\ \mu m = 10^{-3}\ m$	$1\ mm = 0{,}039$ pulgadas
	micrometro (μm)	$1\ \mu m = 1.000\ nm = 10^{-6}\ m$	
	nanometro (nm)	$1\ nm = 10^{-9}\ m$	
	angstrom (Å)	$1\ Å = 0{,}1\ nm = 10^{-10}\ m$	
Área	hectárea (ha)	$1\ ha = 10.000\ m^2$	$1\ ha = 2{,}47$ acres
	metro cuadrado (m^2)	$1\ m^2 = 10.000\ cm^2$	$1\ m^2 = 1{,}196$ yardas cuadradas
	centímetro cuadrado (cm^2)	$1\ cm^2 = 100\ mm^2 = 10^{-4}\ m^2$	$1\ cm^2 = 0{,}155$ pulgadas cuadradas
Masa	kilogramo (kg)	$1\ kg = 1.000\ g$	$1\ kg = 2{,}20$ libras
	gramo (g)	$1\ g = 1.000\ mg$	$1\ g = 0{,}035$ onzas
	milligramo (mg)	$1\ mg = 1.000\ \mu g = 10^{-3}\ g$	
	microgramo (μg)	$1\ \mu g = 10^{-6}\ g$	
Volumen	litro (L)	$1\ L = 1.000\ mL$	$1\ L = 1{,}06$ cuartos de galón
	mililitro (mL)	$1\ mL = 1.000\ \mu L = 10^{-3}\ L$	$1\ mL = 0{,}034$ onza fluida
	microlitro (μL)	$1\ \mu L = 10^{-6}\ L$	
Temperatura	Kelvin (K) †		$K = °C + 273{,}15$
	Grados Celsius (°C)		$°C = \frac{5}{9}(°F - 32)$
	Grados Fahrenheit (°F)		$°F = \frac{9}{5}°C + 32$

†El cero absoluto es $-2773{,}1516\ °C = 0\ K$.

PREFIJOS USADOS EN EL SISTEMA MÉTRICO

Prefijo	Abreviatura	Definición
micro-	μ	$0{,}000001 = 10^{-6}$
milli-	m	$0{,}001 = 10^{-3}$
centi-	c	$0{,}01 = 10^{-2}$
deci-	d	$0{,}1 = 10^{-1}$
		$1 = 10^0$
kilo-	k	$1.000 = 10^3$

El objetivo fundamental de esta obra es aprender y pensar como un biólogo, en vez de simplemente memorizar, porque los estudiantes de biología de hoy serán los que resuelvan los problemas mañana. Este es el siglo de la biología, no solo por el increíble ritmo de la investigación, sino también porque muchos de los retos más importantes de hoy en día, como la escasez de recursos, la sobrepoblación, la extinción de especies, la resistencia a fármacos y el calentamiento global, tienen una naturaleza biológica.

Esta edición de *Biología* ha pasado por varias revisiones de expertos y asesores. Con las recomendaciones de cientos de profesores de todo el mundo, se han realizado todos los cambios necesarios para que el libro sea el más preciso, actualizado y fácil de usar.

PEARSON
Educación
www.pearsoneducacion.com

ISBN 978-84-7829-098-7